



УДК 575.23:582.951.4

## Эколого-генетическая структура природной популяции *Daphnia pulex* по адаптивно-ценным количественным признакам

Е. Л. Ермаков<sup>1</sup>, С. И. Питулько<sup>2</sup>, В. М. Корзун<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском госуниверситете, Иркутск

<sup>2</sup> Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

<sup>3</sup> Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока Роспотребнадзора

E-mail: [ermakov\\_eugeny@mail.ru](mailto:ermakov_eugeny@mail.ru)

**Аннотация.** Природная популяция дафнии генетически гетерогенна по фенотипической реакции комплекса количественных признаков на изменение количества корма. Обнаружено статистически достоверное влияние генетического компонента на фенотипическую пластичность по длине тела, длине хвостовой иглы, плодовитости и выживаемости. Установлено, что плодовитость отрицательно связана с длиной тела и выживаемостью. Выделены три класса клонов по длине тела, плодовитости и выживаемости, различающиеся уровнем фенотипической реакции на созданные в эксперименте градации экологического фактора. При уменьшении количества пищи особи первого реагирующего типа клонов уменьшали размеры тела и выживаемость, но увеличивали плодовитость. Особи второго реагирующего типа клонов в этих условиях, наоборот, увеличивали размеры тела и выживаемость и снижали плодовитость. Был также выделен третий, стабильный тип клонов, особи из которого не обнаружили значимой реакции на созданные в эксперименте условия. Обсуждаются механизмы формирования адаптивных стратегий в природных популяциях.

**Ключевые слова:** природная популяция дафнии, фенотипическая пластичность, адаптивно-ценные количественные признаки, генетический компонент.

### Введение

Действие эколого-генетических факторов на изменчивость количественных, в том числе адаптивно-ценных признаков, складывается как минимум из трёх компонентов: влияние генотипа, т. е. наследование значений признаков; воздействие среды, т. е. изменчивость признаков в градиенте экологических факторов; взаимодействие генотип – среда, определяющее наследственную детерминацию нормы реакции [21; 27]. Соотношение этих компонентов в определении селекционно-генетических процессов, формирующих адаптивную стратегию популяций, вызывает определённые дискуссии в научной литературе [24; 25].

При всём многообразии подходов к исследованию этих процессов можно выделить два генеральных направления: оценка влияния вышеупомянутых компонентов на популяцию в целом [7; 14] и выделение генетически различающихся групп особей [2–6; 9; 13; 15; 22; 30]. Использование обоих подходов к изучению изменчивости адаптивно-ценных признаков позволяет адекватно оценить механизмы формирования селекционно-генетических взаимо-

связей и даёт ценную информацию для понимания эволюционного смысла адаптивных стратегий популяций [24; 27; 28; 31].

Целью настоящего исследования стала оценка генотипической структуры природной популяции дафнии по фенотипической реакции количественных адаптивно-ценных признаков на изменение количества пищи.

### Материал и методы

Объектом работы была природная популяция *Daphnia pulex* Leydig, 1860, обитающая в естественном постоянном водоёме поймы Иркутка. Материалом исследования стали 15 партеногенетических клонов этого планктонного ракообразного, заложенных от самок из природной популяции. Каждый клон содержали в лаборатории на протяжении двух последовательных поколений: первого (F<sub>1</sub>) и второго (F<sub>2</sub>) от начала их закладки.

Изучали фенотипическую реакцию особей на изменение количества пищи. В качестве корма использовали одноклеточную водоросль *Chlorella vulgaris*, которую вносили в двух концентрациях: 100 000 и 10 000 клеток на 1 мл

воды (далее – 100 и 10 тыс. кл/мл) через каждые 2 дня. Такие концентрации хлореллы являются для дафний контрастными экологическими условиями, влияющими на количественные признаки, связанные с приспособленностью [14]. Рачков содержали при естественном освещении и комнатной температуре в стеклянных ёмкостях объёмом 500 мл, наполненных отстоявшейся в течение двух-трёх суток водопроводной водой, которую сменяли через каждые два дня. Морфологическому анализу всегда подвергали рачков на одной и той же возрастной стадии – первородящих самок. Из потомства каждой самки, отловленной в природной популяции, брали 120 рачков ( $F_1$ ) в возрасте одних-двух суток, 60 из которых выращивали при 100 тыс. кл/мл в двух камерах по 30 особей в каждой, и 60 – при 10 тыс. кл/мл, также в двух повторностях по 30 самок в каждой. Этим дафниям содержали до тех пор, пока количество их потомков не достигало 51 и более особей на камеру, после чего у родительских самок  $F_1$  рассчитывали значения признаков, связанных с приспособленностью. Затем  $F_1$  изымали для морфологических исследований и фиксировали в смешанном растворе спирта и формалина (4 % формалина, 10 % этанола, 86 % воды). Поскольку у одного клона выживаемость оказалась нулевой, то морфологический анализ по этому клону не проводили. Из полученной молоди ( $F_2$ ) по 30 экземпляров из каждой камеры оставляли для продолжения эксперимента, и пересаживали в новую популяционную камеру, где поддерживали такие же условия, что и в прежней.

При выборе признаков мы исходили из условного деления всех количественных признаков на две категории: признаки, связанные с приспособленностью (компоненты приспособленности) и признаки, не являющиеся компонентами приспособленности. Значительную часть последних составляют морфологические признаки. Из признаков, относящихся к компонентам приспособленности, мы использовали плодовитость, продолжительность созревания и выживаемость. Все эти признаки, безусловно, адаптивны, но их учёт отличается большим разнообразием подходов, поэтому и особенности механизмов их наследственной детерминации вызывают дискуссии. Количественные морфологические признаки, наоборот, имеют чёткую методику подсчёта или измерения, поэтому механизмы их генетической детерминации и фенотипической экспрессии очень хорошо изучены [2; 6; 7]. Недостатком

количественных морфологических признаков является неясность или дискуссионность их приспособительных свойств [14–18]. Чтобы частично минимизировать недостатки обеих групп признаков, мы включили в анализ как признаки, связанные с приспособленностью, так и морфологические признаки.

Плодовитость учитывали путём оценки среднего количества яиц, приходящихся на одну самку в каждой популяционной камере. Выживаемость определяли путём вычисления доли самок, выживших в каждой камере к моменту появления молоди, от их количества при начале опыта.

Для оценки продолжительности созревания использовали косвенный критерий индивидуальной плодовитости. Согласно результатам наших исследований [12] и литературным сведениям [1; 23], средняя индивидуальная плодовитость дафнии равна 1,7 потомка на взрослую самку. Поскольку в нашем эксперименте в каждую камеру помещали по 30 самок, то созревшими считались все самки, когда количество их потомков на камеру было 51 или более. Исходя из этого продолжительность созревания измерялась в сутках между моментом помещения самок в камеру и до момента появления в ней 51 или более молодых особей.

Из морфологических признаков учитывали длину тела от верхнего выступа головного шлема до основания хвостовой иглы и длину хвостовой иглы – цикломорфный признак [10]. Под цикломорфозом понимают изменения морфологического облика дафний, происходящие из-за сезонной смены условий жизни [10]. В каждом поколении морфологические признаки были оценены у 50 особей каждого клона, получавших разное количество пищи (100 и 10 тыс. кл/мл). Общее количество изученных особей составило 1400. Измерения проводили под биноклем МБС-9 при увеличении  $8\times 7$  с помощью окуляр-микрометра. Дафнию с каплей воды помещали на предметное стекло. Значения окуляр-микрометра переводили в микрометры.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами [8; 11]. Использовали критерий Стьюдента, дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием). Для оценки фенотипической реакции на экологический фактор оценивали индекс реакции (ИР), вычисляемый путём деления среднего арифметического в варианте при количестве корма 10 тыс. кл/мл на этот же показатель в варианте 100 тыс. кл/мл. Для оценки генотипической структуры по реакции на из-

менение количества корма использовали метод редукции выборки, основанный на совместном применении методов группировки данных и дисперсионного анализа. Суть метода такова: используя результаты двухфакторного дисперсионного анализа, которые показали достоверное влияние взаимодействия «клон – корм», проводили процедуру исключения из выборки клонов, вносящих наибольший вклад в долю влияния взаимодействия «клон – корм» до тех пор, пока оно в оставшейся части выборочной совокупности станет недостоверным, после чего осуществляли анализ взаимодействия в группах с высоким и низким ИР. При отсутствии статистически достоверного влияния взаимодействия в этих группах можно заключить, что генотипическая структура представлена тремя классами клонов, особи которых различаются по степени фенотипической реакции на изменение количества корма. Более подробно данный методический подход описан в ранее выполненных работах [4; 5].

### Результаты

Изложение результатов начнём с анализа описательной статистики (табл. 1). Для корректной оценки степени влияния генетических факторов на исследованные признаки необходимо вначале определить степень влияния условий опыта на фенотип в целом. В нашем случае эта задача решалась путём сопоставления средних значений, полученных в двух последовательных поколениях: первом ( $F_1$ ) и втором ( $F_2$ ) от начала закладки клонов. Если ста-

статистически достоверные различия отсутствуют, следовательно, воздействие условий опыта на фенотип весьма невелико, что предполагает возможность значительного влияния генетической компоненты на изменчивость признаков. Из данных табл. 1 видно, что такая ситуация чаще встречается при количестве корма 100, нежели 10 тыс. кл/мл. При этом по длине тела достоверные различия имеются в обеих градациях экологического фактора, по длине хвостовой иглы и плодовитости они всегда отсутствуют, а по продолжительности созревания и выживаемости эти различия отсутствуют в первом варианте опыта (100 тыс. кл/мл) и высоко достоверны во втором (10 тыс. кл/мл).

Однако сравнение средних арифметических позволяет оценить только влияние опыта на изменчивость в обоих вариантах. В этом случае мы не можем оценить возможность влияния неконтролируемых факторов опыта на фенотипическую реакцию признаков в созданных градациях. При использовании индекса реакции (ИР) было обнаружено (см. табл. 1), что по морфологическим признакам и плодовитости различия по этому показателю между поколениями отсутствуют, а по продолжительности развития и выживаемости – статистически достоверны.

Из данных табл. 1 видно, что при снижении количества корма значения морфологических признаков и плодовитость сокращаются, продолжительность созревания увеличивается, выживаемость на достоверном уровне не изменяется.

Таблица 1

Средние арифметические ( $\bar{x}$ ) и индексы реакции (ИР) количественных признаков дафнии при большом и малом количестве корма в  $F_1$  и  $F_2$

Признак	Поколение	При количестве корма, тыс. кл/мл		ИР
		100	10	
Длина тела	$F_1$	1,86±0,008	1,79±0,008	0,97±0,022
	$F_2$	1,82±0,008***	1,84±0,009***	1,01±0,017**
Длина хвостовой иглы	$F_1$	0,28±0,003	0,24±0,003	0,88±0,059
	$F_2$	0,28±0,003	0,24±0,003	0,86±0,036
Плодовитость	$F_1$	3,88±0,527	2,56±0,377	0,95±0,197
	$F_2$	3,60±0,326	3,07±0,504	0,82±0,133
Продолжительность созревания	$F_1$	8,43±0,238	8,90±0,411	1,05±0,032
	$F_2$	8,98±0,411	11,03±0,506***	1,28±0,073**
Выживаемость	$F_1$	0,47±0,064	0,62±0,049	2,54±0,533
	$F_2$	0,49±0,064	0,30±0,046***	0,68±0,196***

Примечание: звёздочками отмечена достоверность различий между поколениями; в данной и последующих таблицах: «\*» –  $P < 0,05$ ; «\*\*» –  $P < 0,01$ ; «\*\*\*» –  $P < 0,001$ .

Следует подчеркнуть, что по морфологическим признакам, плодовитости и продолжительности созревания обнаруженные тенденции воспроизводятся в обоих поколениях, что свидетельствует о выраженной наследуемости фенотипической реакции этих признаков на изменение исследуемого фактора. Кроме этого, можно заметить, что выбранные градации фактора являются сравнительно «мягкими» для всего комплекса признаков, связанных с приспособленностью, а также длины тела.

Анализ наличия генетической компоненты в изменчивости признаков начинали с оценки её влияния на детерминацию исследованных показателей. Для этого использовали двухфакторный дисперсионный анализ (схема с взаимодействием), в которой сравнивали дисперсию между клонами и между поколениями по каждому варианту количества получаемого корма отдельно (табл. 2).

Таблица 2

Дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) изменчивости между клонами и поколениями по количественным признакам дафнии

Признак	Кол-во корма, тыс. кл/мл	Источник изменчивости	df	MS	F	Доли влияния, %
Длина тела	100	Клон	13	308,18	27,35***	21,18
		Поколение	1	279,44	0,99	0
		Клон-поколение	13	282,10	25,03***	38,63
		Случайная	672	11,27	–	40,19
	10	Клон	13	337,33	25,68***	23,22
		Поколение	1	385,26	1,75	0
		Клон-поколение	13	220,72	16,80***	29,74
		Случайная	672	13,14	–	47,05
Длина хвостовой иглы	100	Клон	13	79,03	66,05***	44,30
		Поколение	1	1,33	0,07	0
		Клон-поколение	13	20,22	16,90***	21,65
		Случайная	672	1,20	–	34,05
	10	Клон	13	71,44	39,50***	31,02
		Поколение	1	4,03	0,12	0
		Клон-поколение	13	34,02	18,81***	28,70
		Случайная	672	1,81	–	40,28
Плодовитость	100	Клон	14	7,35	1,69	0
		Поколение	1	1,12	0,26	0
		Клон-поколение	14	7,18	1,65	0
		Случайная	30	4,35	–	
	10	Клон	14	14,63	6,23***	45,57
		Поколение	1	3,95	1,68	0
		Клон-поколение	14	4,99	2,12*	19,57
		Случайная	30	2,35	–	34,87
Продолжительность созревания	100	Клон	14	7,64	37,42***	37,60
		Поколение	1	4,54	0,76	0
		Клон-поколение	14	5,97	29,22***	58,27
		Случайная	30	0,20	–	4,13
	10	Клон	14	15,21	25,35***	33,66
		Поколение	1	68,27	6,89***	17,92
		Клон-поколение	14	9,91	16,52***	42,89
		Случайная	30	0,60	–	5,53
Выживаемость	100	Клон	14	0,38	15,77***	65,54
		Поколение	1	0,00	0,06	0
		Клон-поколение	14	0,07	2,88**	16,71
		Случайная	30	0,02	–	17,75
	10	Клон	14	0,17	8,40***	28,39
		Поколение	1	1,58	23,13***	38,10
		Клон-поколение	14	0,07	3,37**	18,15
		Случайная	30	0,02	–	15,35

Оказалось, что в большинстве случаев межклональная дисперсия статистически достоверна и её вклад в общую дисперсию варьирует от 21,18 до 65,54 % по разным признакам. Исключение составляет только плодовитость в варианте 100 тыс. кл/мл, где межклональная дисперсия не отличается от случайной. Эти результаты означают, что наблюдается генетическая гетерогенность исследованной выборки клонов как по морфологическим признакам, так и по признакам, связанным с приспособленностью.

Дисперсия между поколениями статистически недостоверна во всех вариантах при исследовании морфологических признаков и плодовитости, что свидетельствует о высокой наследуемости клональных средних по ним. По продолжительности развития и выживаемости дисперсия между поколениями достоверна при 10 тыс. кл/мл. В этих случаях её доли влияния составляют 17,9 % (продолжительность развития) и 38,1 % (выживаемость), что либо меньше, либо сопоставимо с долей влияния межклональной дисперсии.

Взаимодействие клон – поколение в нашем случае означает, что определённая часть клонов по-разному реагирует на неконтролируемые условия эксперимента. Оно достоверно в тех же случаях, что и межклональная дисперсия, являясь, таким образом, ещё одним подтверждением генетической гетерогенности исследованной популяции, как по морфологическим признакам, так и по признакам, связанным с приспособленностью. Максимальные доли влияния по этому показателю (42,9–58,3 %) обнаружены по продолжительности созревания, промежуточные – по морфологическим признакам (21,7–38,6 %), минимальные – по выживаемости и плодовитости (0–19,6 %).

Поскольку по признакам, связанным с приспособленностью, дисперсия между поколениями не обнаруживает устойчивой тенденции, её можно отождествить со случайной изменчивостью. Следовательно, случаи статистически достоверных отличий дисперсии между поколениями от случайной компоненты означают, что неконтролируемые факторы в значительно большей степени влияют на изменчивость признаков, связанных с приспособленностью, нежели морфологических.

Для анализа влияния генетических факторов на фенотипическую пластичность особей по исследованным морфологическим признакам использовали двухфакторную схему с иным сочетанием анализируемых факторов.

Поскольку предыдущий анализ показал, что влияние фактора «поколение» можно приравнять к случайной изменчивости, в этой схеме оба поколения объединили в одну ячейку. Такая схема позволяет сопоставить суммарную дисперсию, определяющуюся неконтролируемыми факторами, включая дисперсию между поколениями, и собственно случайную, с дисперсией взаимодействия «клон – корм», отражающего влияние генетической детерминации фенотипической пластичности.

Итак, общую фенотипическую дисперсию разлагали на дисперсию между клонами («клон»), дисперсию между количеством корма («корм»), дисперсию взаимодействия «клон – корм» и внутриклональную (случайную) дисперсию (табл. 3).

Как и в предыдущей схеме, дисперсия по фактору «клон» достоверна во всех случаях, доля влияния по нему колебалась от 18,3 до 46,8 % по разным признакам (см. табл. 3). Отклик на тестируемые контрастные условия (фактор «корм») статистически недостоверен по длине тела, плодовитости и выживаемости. Доля влияния этого фактора по длине хвостовой иглы и продолжительности созревания составила 21,2 и 9,0 % (см. табл. 3). Низкая доля влияния на изменчивость фактора «корм» подтверждает результаты анализа ИР. Наиболее интересно рассмотрение взаимодействия «клон – корм», которое показывает влияние генетических факторов на степень фенотипической реакции особей по морфологическим признакам при изменении количества корма. По всем признакам, кроме продолжительности созревания, взаимодействие статистически достоверно. Доля влияния взаимодействия на изменчивость колеблется от 14,6 до 27,7 %. Недостоверность фактора «корм» и статистическая значимость взаимодействия «клон – корм» по исследованным признакам (кроме продолжительности созревания) означает, что количество корма не оказывает влияния на общепопуляционные средние, но определенная часть выборки клонов неоднозначно реагирует на созданные условия. Кроме того, как было показано выше, в детерминацию средних арифметических признаков и их фенотипической реакции существенный вклад вносит генотипический компонент, поэтому неоднозначность реакции отдельных клонов на созданные условия в значительной степени определяется генетическими различиями. Продолжительность созревания, наоборот, отличается противоположными характеристиками уровня

значимости фактора «корм» и взаимодействия «клон – корм». Так, наличие статистически достоверной дисперсии по фактору «корм» свидетельствует о существенном его влиянии в избранных градациях. С другой стороны, статистическая значимость межклональной дисперсии и отсутствие достоверности по взаимо-

действию «клон – корм» говорит о том, что по этому признаку в избранных градациях количества пищи генетическая детерминация средних арифметических выражена существенно сильнее, чем генетическая детерминация фенотипической пластичности.

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа (двухфакторная схема с взаимодействием) изменчивости между клонами дафнии и количеством получаемого корма по количественным признакам

Признак	Источник изменчивости	df	MS	F	Доли влияния, %
Длина тела	Клон	13	391,89	22,78 <sup>***</sup>	21,94
	Корм	1	157,3	0,62	0
	Клон-корм	13	253,62	14,74 <sup>***</sup>	27,69
	Случайная	1372	17,203	–	50,37
Длина хвостовой иглы	Клон	13	123,32	61,98 <sup>***</sup>	35,29
	Корм	1	536,18	19,75 <sup>***</sup>	21,15
	Клон-корм	13	27,149	13,64 <sup>***</sup>	14,63
	Случайная	1372	1,9898	–	28,93
Плодовитость	Клон	14	13,56	3,24 <sup>***</sup>	18,29
	Корм	1	25,80	3,07	0
	Клон-корм	14	8,42	2,01 <sup>*</sup>	16,51
	Случайная	90	4,18	–	65,20
Продолжительность созревания	Клон	14	18,53	5,22 <sup>***</sup>	46,75
	Корм	1	47,50	13,39 <sup>***</sup>	8,98
	Клон-корм	14	4,32	1,22	0
	Случайная	90	3,55	–	44,27
Выживаемость	Клон	14	0,40	7,38 <sup>***</sup>	45,15
	Корм	1	0,01	0,22	0
	Клон-корм	14	0,16	2,87 <sup>**</sup>	26,53
	Случайная	90	0,05	–	28,32

Полученные результаты позволяют ставить вопросы о характере фенотипической реакции рачков конкретных клонов по комплексу исследованных количественных признаков и выделении клонов, особи которых обладают различными проявлениями морфологических признаков и признаков, связанных с приспособленностью в разных условиях. Оценка количественного соотношения клонов с разной фенотипической пластичностью по разным признакам позволит прояснить степень влияния генетического компонента в формировании адаптивной стратегии популяции под действием экологического фактора.

Для ответа на поставленные вопросы был предпринят анализ генотипической структуры популяции по фенотипической реакции количественных признаков с помощью метода редукции выборки. Этот анализ показал, что по трём признакам, обладавшим статистически достоверным взаимодействием «клон – корм»

(длина тела, плодовитость, выживаемость), можно выделить по три класса клонов, особи которых различались по степени реакции признаков на изменение количества корма (табл. 4), по длине хвостовой иглы – два. При этом достоверных отличий между поколениями в пределах каждого класса не обнаружено, что позволяет говорить о генетической детерминации трёх выделенных типов фенотипической реакции. В первый класс вошли клоны, у которых  $IP \leq 1$  ( $R_1$ ). Дафнии, принадлежащие к таким клонам, характеризуются тем, что у них средние арифметические по каждому исследованному признаку в варианте с количеством корма 10 тыс. кл/мл существенно ниже, чем при 100 тыс. кл/мл. Второй класс составили клоны с  $IP \approx 1$  ( $St$ ). У рачков из этого класса фенотипическая реакция признаков на исследуемый фактор на достоверном уровне не проявляется. Особи клонов третьего класса обладали  $IP \geq 1$  ( $R_2$ ) и характеризовались тем,

что у них средние арифметические по каждому исследованному признаку в варианте 10 тыс. кл/мл существенно выше, чем при 100 тыс. кл/мл. Этот тип клонов отсутствует по цикломорфному признаку длина хвостовой иглы.

Количественное соотношение между выделенными типами клонов представляет собой генотипическую структуру природной популяции по степени фенотипической реакции особей на изменение количества корма.

Таблица 4

Генотипическая структура фенотипической пластичности количественных признаков в природной популяции дафнии

Признак	Тип клонов	Число клонов	$\bar{x}$ при количестве корма, тыс. кл/мл:		ИР
			100	10	
Длина тела	R <sub>1</sub>	3	1,84±0,012	1,73±0,012	0,95±0,009
	St	8	1,87±0,008	1,86±0,008	1,00±0,006
	R <sub>2</sub>	3	1,77±0,011	1,81±0,013	1,03±0,009
Длина хвостовой иглы	R <sub>1</sub>	11	0,28±0,002	0,23±0,003	0,85±0,011
	St	3	0,26±0,005	0,26±0,004	1,03±0,024
Плодовитость	R <sub>1</sub>	1	4,90±0,701	1,01±0,098	0,22±0,036
	St	11	3,44±0,368	2,21±0,242	0,87±0,109
	R <sub>2</sub>	3	4,46±0,659	5,61±0,706	1,87±0,520
Выживаемость	R <sub>1</sub>	3	0,62±0,111	0,32±0,087	0,45±0,113
	St	9	0,50±0,057	0,45±0,050	1,24±0,250
	R <sub>2</sub>	3	0,28±0,065	0,63±0,078	3,86±1,135

Важным представляется вопрос: насколько характеристика выборки клонов по степени реакции на изменение количества корма повторяется по разным признакам? Использование критерия хи-квадрат показало, что соотношения клонов по длине тела, плодовитости и выживаемости статистически не различаются ( $df = 4$ ,  $\chi^2 = 1,59$ ;  $P = 0,811$ ). Количество клонов колеблется в следующих пределах: R<sub>1</sub> – 1–3; St – 8–11; R<sub>2</sub> – 3. Отделяется цикломорфный признак длина хвостовой иглы, структура по которому высоко достоверно отличается от структуры по остальным признакам ( $df = 6$ ,  $\chi^2 = 20,90$ ;  $P = 0,002$ ). Количественное соотношение клонов для него составило: R<sub>1</sub> – 11; St – 3; R<sub>2</sub> – 0.

Для выяснения особенностей структурной организации популяции дафнии необходимо установить, представлены ли одни и те же классы одними и теми же клонами. Это позволило бы сделать заключение о наличии сходства в степени реакции особей по разным признакам на изменение рассматриваемого экологического фактора.

Для ответа на эти вопросы рассчитали ИР выделенных классов по всем признакам у клонов, относящихся к этим классам при группи-

ровке по длине тела и плодовитости. Эти два признака были выбраны из-за их высокой адаптивной ценности, а также потому, что проведенный анализ изменчивости позволяет считать их характерными представителями морфологических признаков и признаков, связанных с приспособленностью в рамках изученного нами комплекса. Результаты группировки по длине тела и по плодовитости представлены в табл. 5 и 6.

Из табл. 5 и 6 видно, что результаты использования группировки по обоим подходам сходны, с учётом того, что длина тела и плодовитость обнаруживают отрицательную клональную взаимосвязь, т. е. особи из клонов, снижающих длину тела (R<sub>1</sub> при группировке по длине тела) при уменьшении количества корма, характеризуются увеличением плодовитости (R<sub>2</sub> при группировке по плодовитости). Соответственно, особи из клонов, увеличивающих длину тела при уменьшении количества корма (R<sub>2</sub> по длине тела), характеризуются снижением плодовитости (R<sub>1</sub> по плодовитости). В St-класс попадают примерно одни и те же клоны (с учётом количественных различий в их соотношении) при использовании группировки по длине тела или по плодовитости.

Таблица 5

Генотипическая структура фенотипической пластичности по количественным признакам в природной популяции дафнии (группировка по длине тела)

Признак	Тип клонов	$\bar{x}$ при количестве корма, тыс. кл/мл:		ИР
		100	10	
Длина тела	R <sub>1</sub>	1,84±0,012	1,73±0,012	0,95±0,009
	St	1,87±0,008	1,86±0,008	1,00±0,006
	R <sub>2</sub>	1,77±0,011	1,81±0,013	1,03±0,009
Длина хвостовой иглы	R <sub>1</sub>	0,29±0,004	0,22±0,005	0,79±0,020
	St	0,27±0,002	0,24±0,003	0,92±0,014
	R <sub>2</sub>	0,30±0,006	0,27±0,005	0,96±0,027
Плодовитость	R <sub>1</sub>	4,35±0,748	4,64±0,793	1,21±0,231
	St	3,54±0,367	2,34±0,340	0,72±0,100
	R <sub>2</sub>	4,03±0,683	2,07±0,490	0,63±0,176
Продолжительность созревания	R <sub>1</sub>	8,67±0,582	11,83±1,385	1,39±0,081
	St	8,69±0,274	9,55±0,670	1,10±0,031
	R <sub>2</sub>	8,34±0,390	8,75±0,861	1,06±0,026
Выживаемость	R <sub>1</sub>	0,48±0,065	0,35±0,070	0,61±0,082
	St	0,69±0,069	0,54±0,120	1,05±0,185
	R <sub>2</sub>	0,16±0,047	0,48±0,313	2,44±0,417

Таблица 6

Генотипическая структура фенотипической пластичности количественных признаков в природной популяции дафнии (группировка по плодовитости)

Признак	Тип клонов	$\bar{x}$ при количестве корма, тыс. кл/мл:		ИР
		100	10	
Длина тела	R <sub>1</sub>	1,84±0,008	1,87±0,009	1,02±0,006
	St	1,86±0,010	1,81±0,008	0,98±0,007
	R <sub>2</sub>	1,80±0,013	1,71±0,010	0,95±0,008
Длина хвостовой иглы	R <sub>1</sub>	0,26±0,003	0,25±0,003	0,98±0,016
	St	0,30±0,004	0,22±0,005	0,75±0,016
	R <sub>2</sub>	0,29±0,004	0,24±0,005	0,85±0,018
Плодовитость	R <sub>1</sub>	4,90±0,701	1,01±0,098	0,22±0,036
	St	3,44±0,368	2,21±0,242	0,87±0,109
	R <sub>2</sub>	4,46±0,659	5,61±0,706	1,87±0,520
Продолжительность развития	R <sub>1</sub>	8,61±0,319	9,16±0,693	1,07±0,030
	St	7,83±0,456	10,08±1,228	1,29±0,091
	R <sub>2</sub>	9,56±0,469	11,50±1,264	1,21±0,061
Выживаемость	R <sub>1</sub>	0,34±0,051	0,42±0,162	1,63±0,255
	St	0,62±0,082	0,44±0,083	0,74±0,077
	R <sub>2</sub>	0,68±0,076	0,46±0,079	0,68±0,077

Изменение остальных трёх признаков относительно длины тела и плодовитости представляет следующую картину. Особи из клонов, сокращающих длину тела при уменьшении количества пищи и увеличивающих при этом плодовитость, характеризуются очень сильным укорочением длины хвостовой иглы, резким возрастанием продолжительности развития и снижением выживаемости. Особи из клонов, увеличивающих длину тела при уменьшении количества пищи и сокращающих плодови-

тость, характеризуются практически неизменной длиной хвостовой иглы, малой продолжительностью развития, которая слабо изменяется в изученных грациях количества пищи и увеличением выживаемости.

Подчеркнём, что все обнаруженные взаимосвязи генетически детерминированы и предполагают возможность селекционной перегруппировки количественного соотношения выделенных групп клонов при изменении количества пищи в пространственно-временном разрезе.

### Обсуждение

Исследование количественных признаков различной физиологической и адаптивной спецификации позволило прийти к выводу, что выявляемый уровень влияния генетического компонента на фенотипическую реакцию в значительной степени определяется, с одной стороны, уровнем экологической контрастности тестируемого фактора, а с другой – действием неконтролируемых факторов.

Использованные нами градации количества корма взяты как контрастные из работы Л. Ю. Ямпольского [14]. Однако результаты, полученные в настоящей, а также предыдущих наших работах [2; 9], свидетельствуют о том, что исследованные нами количественные признаки дафний можно разделить на группы с высокой и низкой контрастностью. В первую группу вошли продолжительность созревания и цикломорфные признаки: длина хвостовой иглы и длина антеннулы, во вторую – длина тела, а также прочие морфометрические признаки, плодовитость и выживаемость.

По влиянию неконтролируемых факторов все исследованные признаки также можно отнести к двум категориям: с высоким и низким влиянием. К первой группе относятся признаки, связанные с приспособленностью, ко второй – морфологические признаки. Полученные результаты отражают различия в структуре материала по этим двум категориям признаков. Так, по морфологическим признакам в каждой экспериментальной ячейке было по 25 вариантов, а по признакам, связанным с приспособленностью – только два. Однако при анализе большого количества материала таких недостатков в экспериментальном дизайне избежать практически невозможно.

Влияние генетических факторов при оценке средних значений всех исследованных признаков статистически достоверно. Влияние генетических факторов на фенотипическую реакцию оказалось недостоверным только по продолжительности созревания.

Все вышеперечисленные обстоятельства отразились в специфике выявляемой генотипической структуры по фенотипической реакции исследованных признаков при изменении количества корма. Как и ранее [2], можно постулировать наличие двух разновидностей такой структуры. Первая характеризуется доминированием одного из реагирующих типов клонов и невысоким количеством стабильных клонов.

Для второй характерно доминирование класса стабильных клонов и примерное равновесие обоих реагирующих типов. Первую разновидность структурно-функциональной организации обнаруживают только цикломорфные морфологические признаки, вторую – все остальные, включая большинство морфометрических признаков, а также плодовитость и выживаемость.

Выделение генетически отличных групп клонов позволяет прояснить некоторые спорные вопросы, касающиеся корреляции важных приспособительных признаков и особенности формирования адаптивных стратегий в популяциях дафний. Так, в отдельных работах связь между размерами тела дафний и плодовитостью, а также выживаемостью не обнаруживается [1], в других же наблюдается положительная корреляция между этими важными признаками [19]. В обеих процитированных работах исследователи не анализировали межклональные различия. В нашем исследовании при анализе выборки клонов показана отрицательная корреляция между размерами тела и плодовитостью. К сходным выводам при анализе межклональных различий приходят и некоторые другие авторы [15; 22; 25].

Некоторый интерес представляют два обнаруженных нами класса клонов с зеркально противоположными типами реакции особей на увеличение количества корма. Особи одного из них при уменьшении количества пищи уменьшали размеры тела и выживаемость, но увеличивали плодовитость и продолжительность созревания. Эта реакция на ухудшение условий в целом типична и показана в значительном количестве работ [14; 19; 20]. Особи, принадлежащие к группе клонов с альтернативным типом реакции, при уменьшении количества пищи увеличивали размеры тела и выживаемость, но сокращали плодовитость, продолжительность созревания у них при этом не изменялась. Такая реакция кажется несколько противоречивой, но её можно объяснить тем, что такие клоны имеют более низкий размерный порог при наступлении репродуктивной зрелости и начинают размножаться на более ранних стадиях [20]. Более высокая скорость созревания у особей этого типа подтверждает это предположение. У клонов первого типа этот порог значительно выше и они приступают к размножению позже.

### Заключение

Результаты проведённого исследования показали, что на фенотипическую пластичность количественных признаков, связанных с приспособленностью, существенное влияние оказывают генетические факторы. С другой стороны, такие признаки, как длина тела, плодовитость и выживаемость оказались взаимосвязанными друг с другом, и эта взаимосвязь также обнаруживает генетический контроль. Как и в предыдущих исследованиях, проведённых нами [2; 8], были обнаружены три типа клонов, различающихся особенностями фенотипической реакции комплекса количественных признаков на созданные в эксперименте условия (изменение количества пищи). При уменьшении количества пищи особи первого типа клонов уменьшали размеры тела и выживаемость, но увеличивали плодовитость. Особи другого типа клонов в этих условиях, наоборот, увеличивали размеры тела и выживаемость и снижали плодовитость. Был также выделен третий, стабильный тип клонов, особи из которого вообще не обнаружили значимой реакции на созданные в эксперименте условия. Очевидно, что при изменении условий жизни, в том числе – уменьшении количества пищи соотношение между этими тремя типами клонов будет изменяться за счёт селекционной перестройки. Можно полагать, что при достаточном количестве корма селективное преимущество будет на стороне стабильных генотипов, при ухудшении кормовых условий, например, в начале или конце периода активной жизнедеятельности, превосходство будут получать реактивные клоны, обладающие выраженной реакцией.

### Литература

1. Байчоров В. М. Взаимосвязь плодовитости, размера яиц и репродуктивного усилия у *Daphnia magna* в различных режимах плотности и температуры / В. М. Байчоров // Журн. общ. биол. – 1992. – Т. 53, № 6. – С. 830–838.
2. Генотипическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма / Е. Л. Ермаков [и др.] // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 2. – С. 239–248.
3. Гречаный Г. В. Плотность населения как фактор регуляции генетической структуры и численности популяций животных. Фенотипическая изменчивость по реакции особей на увеличение плотности в популяциях дрозофилы / Г. В. Гречаный, В. М. Корзун, Е. А. Бабушкина // Генетика. – 1989. – Т. 25, № 9. – С. 1578–1588.
4. Гречаный Г. В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по счётным морфологическим признакам и её сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 12. – С. 1619–1629.
5. Гречаный Г. В. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и её сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Журн. общ. биологии. – 2004. – Т. 65, № 1. – С. 39–51.
6. Ермаков Е. Л. Сезонная динамика случайной изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы / Е. Л. Ермаков // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2010. – Т. 3, № 1. – С. 76–85.
7. Закс Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. – М.: Статистика. – 1976. – 598 с.
8. Питулько С. И. Изменчивость клональных культур дафний по комплексу количественных признаков в контрастных кормовых условиях / С. И. Питулько, Е. Л. Ермаков, В. М. Корзун // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2009. – Т. 2, № 2. – С. 83–86.
9. Питулько С. И. Цикломорфоз у ветвистоусых ракообразных / С. И. Питулько, В. М. Корзун // Байкал. зоол. журн. – 2010. – Т. 5, № 2. – С. 10–19.
10. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйш. шк, 1973. – 320 с.
11. Содержание дафнии в лабораторных условиях и её использование для оценки действия сточных вод целлюлозно-бумажной промышленности / Г. В. Гречаный [и др.] // Исследование биологического действия антропогенных факторов. – Иркутск, 1979. – С. 38–51.
12. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и её сезонное изменение / Г. В. Гречаный [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1341–1348.
13. Фенотипическая пластичность размера и формы крыла у *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans* / Л. А. Животовский [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 4. – С. 517–522.
14. Ямпольский Л. Ю. Нормы реакции количественных признаков и взаимодействия генотип-среда у дафний / Л. Ю. Ямпольский // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 8. – С. 85–92.
15. Anticipatory maternal effects in two different clones of *Daphnia magna* in response to food shortage / G. Gorbi [et al.] // J. Limnol. – 2011. – Vol. 70, N 2. – P. 1–9.
16. Becker C. Resource quality effects on life histories of *Daphnia* / C. Becker, M. Boersma // Limnology and Oceanography. – 2003. – Vol. 48, N 2. – P. 700–706.
17. Burns C. W. Effect of Crowding and different food levels on growth and reproductive investment of *Daphnia* / C. W. Burns // Oecologia. – 1995. – Vol. 101, N 2. – P. 234–244.

18. Burns C. W. Crowding-induced changes in growth, reproduction on morphology of *Daphnia* / C. W. Burns // *Freshwater Biology*. – 2000. – Vol. 43, N 1. – P. 19–29.
19. Czeżuga B. Effect of Various Types of Phytoplankton on Fertility, Egg Size and Duration of Postembryonic Growth of a Few Plankton Representatives of Cladocera (Crustacea) / B. Czeżuga, M. Kozłowska, B. Kiziewicz // *Polish J. of Environmental Studies*. – 2003. – Vol. 12, N 5. – P. 545–555.
20. Ebert D. A food-independent maturation threshold and size at maturity in *Daphnia magna* / D. Ebert // *Limnol. Oceanogr.* – 1992. – Vol. 37, N 4. – P. 878–881.
21. Eisen E. J. Genotype by environment interactions and genetic correlations involving two environmental factors / E. J. Eisen, A. M. Saxton // *Theor. Appl. Genet.* – 1983. – Vol. 67. – P. 75–86.
22. Ephippial eggs and dynamics of the clonal structure of *Daphnia longispina* (Crustacea, Cladocera) in a mountain lake (Lago Scuro Parmense, Northern Italy) / V. Rossi [et al.] // *Archiv Hydrobiol. spec. Issues Advance Limnol.* – 1998. – Vol. 32, Pt. 1. – P. 195–206.
23. Epp G. T. Clonal variation in the survival and reproductive of *Daphnia pulex* under low-food stress / G. T. Epp // *Freshwater Biology*. – 1996. – Vol. 35, N 1. – P. 1–10.
24. Evolutionary ecology of inducible morphological plasticity in predator–prey interaction: toward the practical links with population ecology / O. Kishida [et al.] // *Popul. Ecol.* – 2010. – Vol. 52. – P. 37–46, doi 10.1007/s10144-009-0182-0.
25. Guissande C. Reproductive strategy as population density varies in *Daphnia magna* (Cladocera) / C. Guissande // *Freshwater Biology*, – 1993. – Vol. 29, N 3. – P.463–467.
26. Jeyasingh P. D. Phosphorus availability mediates plasticity in life-history traits and predator–prey interactions in *Daphnia* / P. D. Jeyasingh, L. J. Weider // *Ecology Letters*. – 2005. – Vol. 8. – P. 1021–1028.
27. Leroi A. M. Long-term laboratory evolution of genetic life-history trade-off in *Drosophila melanogaster*. 1. The role of genotype-by-environment interaction / A. M. Leroi, A. K. Chippendale, M. R. Rose // *Evolution*. – 1994. – Vol. 46, N 4. – P. 1244–1257.
28. Perender M. Quantitative genetic variation in *Daphnia*: temporal changes in genetic architecture / M. Perender, M. Lynch // *Evolution*. – 2000. – Vol. 54, N 5. – P. 1502–1509.
29. Perrin N. Resource allocation, population dynamics and fitness some experiments with *Daphnia magna* Straus / N. Perrin, D. G. Baird, P. Calow // *Arch. Hydrobiol.* – 1992. – Bd. 123, Hf. 4. – S. 431–446.
30. Sarnelle O. Type III functional response in *Daphnia* / O. Sarnelle, A. E. Wilson // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89, N 6. – P. 1723–1732.
31. Transgenerational effects of poor elemental food quality on *Daphnia magna* / P. C. Frost [et al.] // *Oecologia*. – 2010. – Vol. 162. – P. 865–872.

## The environmental and genetic structure of a natural *Daphnia pulex* population on the life-history quantitative traits

E. L. Ermakov<sup>1</sup>, S. I. Pitul'ko<sup>2</sup>, V. M. Korzun<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

<sup>2</sup>Lymnological Institute SB RAS, Irkutsk

**Abstract.** A natural daphnia population is genetically heterogeneously on with regard to phenotypic response to modification in the food quantity (a set of life-history quantitative traits). The statistically significance effect of a genetic component on phenotypic plasticity on body length, tail spine length, fecundity and viability was obtained. It was found that fecundity have negative relation with body size and viability. Three classes clones which have differences by level of phenotypic response on creating in experiment the grades of environmental conditions on body length, tail spine length, fecundity and viability was extracted. Under decreasing amount of food the specimen of the first reaction kind of clones were diminish body sizes and viability but were increased fecundity. The specimen of the second reaction kind of clones in these conditions, otherwise were increased body sizes and viability but were decreased fecundity. Also the third, stable kind of clones was separated their specimen were not observe of significance reaction to experimental conditions. The ways forming the adaptive strategy was discusses.

**Key words:** natural population, daphnia, phenotypic plasticity, the fitness ability quantitative traits, genetic component.

Ермаков Евгений Леонидович  
Научно-исследовательский институт  
биологии при ИГУ  
664003, г. Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник  
тел. (3952)24–30–77  
E-mail: ermakov\_eugeny@mail.ru

Ermakov Evgeny Leonidovich  
Irkutsk State University  
Research Institute for Biology  
3 Lenin St., Irkutsk, 664003  
Ph. D. in Biology,  
senior research scientist  
Phone: (3952)24–30–77  
E-mail: ermakov\_eugeny@mail.ru

*Питулько Сергей Илларионович*  
*Лимнологический институт СО РАН*  
*664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3 ведущий*  
*инженер*  
*тел. (3952) 42-82-18*  
*E-mail: pitulko@inbox.ru*

*Pitul'ko Sergey Illarionovich*  
*Limnological Institute SB RAS*  
*3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033*  
*leading engineer*  
*phone: (3952) 42-82-18*  
*E-mail: pitulko@inbox.ru*

*Корзун Владимир Михайлович*  
*Иркутский научно-исследовательский*  
*противочумный институт Сибири и*  
*Дальнего Востока*  
*664047, г. Иркутск, ул. Трилисера, 78*  
*доктор биологических наук,*  
*ведущий научный сотрудник*  
*тел. (3952) 22-01-37*  
*E-mail: vkorzun@inbox.ru*

*Korzun Vladimir Mikhaylovich*  
*Anti-Plague Research Institute of Siberia*  
*and Far East*  
*78 Trilisser St., Irkutsk, 664047*  
*D. Sc. of Biology, leading research scientist*  
*phone: (3952) 22-01-37*  
*E-mail: vkorzun@inbox.ru*