



УДК 575.23:582.951.4

Фенотипическая реакция дафнии на изменение количества корма и генетическая структура природной популяции по морфологическим признакам

Е. Л. Ермаков¹, С. И. Питулько², В. М. Корзун³

¹Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском госуниверситете, Иркутск

²Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

³Иркутский государственный университет, Иркутск

E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru

Аннотация. Природная популяция дафнии генетически гетерогенна по фенотипической реакции особей на изменение количества корма по комплексу количественных морфологических признаков. По большинству признаков обнаружены три генетически детерминированных типа реакции особей на исследуемый экологический фактор, представленные фенотипами, у которых средние арифметические; уменьшаются (R_1), увеличиваются (R_2) или остаются постоянными (St) при уменьшении количества корма. Показано, что обнаруженная фенотипическая реакция проявляется у особей по всему комплексу исследованных признаков, независимо от их функций, кроме цикломорфных.

Ключевые слова: дафния, клоны, фенотипическая пластичность, генотипическая структура, морфологические признаки, цикломорфоз.

Введение

Исследования фенотипической реакции организмов на изменение условий существования в природных и лабораторных популяциях по количественным признакам и анализ влияния на нее генетических факторов являются важным направлением современной генетики [1–4]. В рамках этого направления можно выделить два основных подхода: общая оценка влияния генетических факторов на фенотипическую пластичность и оценка генотипической структуры по взаимодействию генотип-среда. В первом случае изучается генетическая детерминация фенотипической пластичности отдельных групп количественных признаков [3] или их комплекса [1; 2; 4]. Однако для понимания адаптивных стратегий организмов в меняющихся условиях среды важна оценка генотипической структуры по фенотипической пластичности количественных признаков [1; 3].

Целью настоящей работы была оценка генотипической структуры природной популяции дафний по фенотипической реакции особей на изменение количества корма по комплексу количественных морфологических признаков.

Материалы и методы

Исследовали природную популяцию *Daphnia pulex* Leydig, обитающую в постоянном водоеме поймы р. Иркут. От отловленных в природе самок было заложено 14 партеногенетических клонов, которые тестировались в лабораторных условиях в течение двух поколений (F_1 и F_2). Рачков содержали при естественном освещении и комнатной температуре в стеклянных емкостях объемом 500 мл по 30 особей. Изучали фенотипическую реакцию особей на изменение количества корма (*Chlorella vulgaris*) в двух концентрациях – 100 тыс. и 10 тыс. клеток на 1 мл воды [4]. После окончания эксперимента рачков фиксировали в спиртоформалиновом растворе. Морфологическому анализу подвергали первородящих самок. В каждом поколении было проанализировано по 100 особей каждого клона (по 50 при 100 тыс. и при 10 тыс. кл/мл), общее же их количество составило 1 400. Учитывали 12 количественных морфологических признаков, которые можно разделить на 4 группы: 1) общие размеры тела (длина тела, длина и ширина раковины, высота и ширина головы); 2) органы движения (длина плавательной антенны и длина постабдоминальной щетинки); 3) репродуктивная зрелость (дорсальная и вен-

тральная ширина, и длина среднего выроста постабдомена); 4) цикломорфные (длина антеннулы и длина хвостовой иглы).

Результаты и обсуждение

Наличие фенотипической реакции по признакам на варьирование количества корма у всей совокупности исследованных клонов оценивали по индексам реакции (ИР). ИР по данному признаку для каждого клона представляет собой отношение среднего арифметического при низком количестве корма к аналогичному показателю при высоком. Показано, что на общепопуляционном уровне фенотипическая реакция особей по всем признакам, кроме цикломорфных, отсутствовала.

Для оценки генетической обусловленности фенотипической пластичности особей по исследованным морфологическим признакам использовали двухфакторный дисперсионный анализ с взаимодействием в двух вариантах. В первом случае сравнивали дисперсию между клонами и между поколениями по каждому количеству корма отдельно, а во втором – между клонами (фактор «клон»), между количеством корма («корм») и оценивали взаимодействие «клон–корм». Оказалось, что межклональная дисперсия статистически достоверна в обоих вариантах. Это означает, что генетическая гетерогенность исследованной выборки клонов достаточно велика. Дисперсия между поколениями (вариант 1) всегда статистически недостоверна, что свидетельствует о высокой наследуемости клональных средних по исследованным морфологическим признакам. В целом эти результаты показывают достоверное влияние генетической компоненты на фенотипическую экспрессию признаков, как при высоком, так и при низком количестве корма. Отклик на тестируемые контрастные условия (фактор «корм», вариант 2) по всем изученным признакам, кроме цикломорфных, статистически недостоверен.

Наиболее интересно взаимодействие «клон–корм» (вариант 2), показывающее влияние генотипа на степень фенотипической реакции особей при изменении количества корма по морфологическим признакам. По всем признакам взаимодействие достоверно при высоком уровне значимости ($P < 0,001$).

Недостоверность фактора «корм» (кроме цикломорфных признаков) и статистическая значимость взаимодействия «клон–корм» по исследованным признакам означает, что количество корма не оказывает влияния на общепопуляционные средние, но определенная часть

выборки клонов неоднозначно реагирует на созданные условия. Это позволяет ставить вопросы о характере фенотипической реакции рачков из конкретных клонов и количественном соотношении клонов, особи которых отличаются фенотипической реакцией на изменение количества корма. Для ответа на эти вопросы был предпринят анализ генотипической структуры популяции по фенотипической реакции количественных морфологических признаков.

Использование метода «редукции выборки» [1; 3], позволило выделить по всем признакам, кроме цикломорфных, три генотипических класса клонов, особи которых различались по степени реакции признаков на изменение количества корма. В первый класс вошли клоны, у которых $ИР < 1$ (R_1). Дафнии, принадлежащие к таким клонам, характеризуются тем, что у них средние арифметические по каждому исследованному признаку при концентрации корма 10 тыс. кл/мл существенно ниже, чем при концентрации 100 тыс. кл/мл. Второй класс составили клоны с $ИР \approx 1$ (St). У рачков из этого класса фенотипическая реакция признаков на исследуемый фактор на достоверном уровне не проявляется. Особи клонов третьего класса обладали $ИР > 1$ (R_2) и характеризовались тем, что у них средние арифметические по каждому исследованному признаку при концентрации корма 10 тыс. кл/мл существенно выше, чем при 100 тыс. кл/мл. Этот тип клонов слабо выражен по цикломорфным признакам. Количественное соотношение между тремя этими типами клонов представляет собой генотипическую структуру природной популяции по степени фенотипической реакции особей на изменение количества корма.

Соотношение клонов, принадлежащих к трем выделенным типам реакции, у всех признаков, кроме цикломорфных, по критерию χ^2 статистически не различается ($df = 18$, $\chi^2 = 24,14$; $P > 0,05$). Количество клонов колеблется в пределах: $R_1 - 3-5$; St – 5–8; $R_2 - 2-4$. Особняком стоят цикломорфные признаки, структура по которым высокодостоверно отличается от структуры по остальным ($df = 22$, $\chi^2 = 119,45$; $P < 0,001$). С другой стороны, достоверных различий между цикломорфными признаками не обнаружено ($df = 2$, $\chi^2 = 3,01$; $P > 0,05$). Количественное соотношение клонов для цикломорфных признаков составило: $R_1 - 9-11$; St – 3–4; $R_2 - 0-1$. Это свидетельствует о сопоставимости результатов оценки фе-

нотипической реакции по первым трем группам признаков.

Отсутствие фенотипической реакции на общепопуляционном уровне объясняется специфичностью соотношения генотипов, детерминирующих различные типы реакции особей. Этот вывод подтверждается сравнением большинства исследованных признаков с цикломорфными. Явление, когда генотипическая структура популяции способствует «свертыванию» изменчивости природных популяций, ослабляя воздействие отбора в комфортных условиях, отмечалось и ранее [2].

Наличие в изученной популяции дафний генотипов, у которых выявлено не только уменьшение, но и увеличение средних значений количественных морфологических признаков при уменьшении количества корма, говорит о том, что для таких признаков выбранные градации тестируемых условий оказались достаточно «мягкими». Этот вывод подтверждается тем, что по цикломорфным признакам, реакция на изменение количества корма по которым была наиболее четкой, клоны R₂-класса представлены единично или не представлены вообще.

Общие выводы об особенностях генотипической структуры по фенотипической реакции особей на изменение количества корма одинаково справедливы для всех исследованных признаков, кроме цикломорфных. Фенотипическая реакция особей в пределах клона по всему комплексу признаков качественно сходна: если у особей уменьшаются средние при снижении количества корма, то происходит это по всему комплексу признаков. Та же самая картина наблюдается и по клонам, особи которых увеличивают средние при снижении количества корма.

Заключение

Природная популяция дафнии генетически гетерогенна по фенотипической реакции осо-

бей на изменение количества корма по комплексу количественных мерных признаков. По большинству признаков обнаружено три генетически детерминированных типа реакции особей на исследуемый экологический фактор. У них средние арифметические: уменьшаются (R₁), увеличиваются (R₂) или остаются постоянными (St) при уменьшении количества корма. При этом у цикломорфных признаков преобладает первый тип реакции – снижение средних значений признака при уменьшении количества корма. Наличие генетически детерминированных различий по фенотипической реакции на изменение количества корма, а также специфичность соотношения фенотипов с различной реакцией позволяют заключить, что в исследованной популяции дафнии присутствует интегральный отбор по комплексу количественных морфологических признаков.

Литература

1. Гречаный Г. В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по счетным морфологическим признакам и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 12. – С. 1619–1629.
2. Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях / Л. А. Животовский. – М.: Наука, 1984. – 182 с.
3. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1341–1348.
4. Ямпольский Л. Ю. Нормы реакции количественных признаков и взаимодействия генотип-среда у дафний / Л. Ю. Ямпольский // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 8. – С. 85–92.

Phenotypic reaction of daphnia to change of food quantity and genotypic structure of natural population by morphological characters

E. L. Ermakov¹, S. I. Pitulko², V. M. Korzun³

¹Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

²Limnological Institute SB RAS, Irkutsk;

³Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. Natural *Daphnia* population is genetically heterogeneous by phenotypic reaction of individuals to change of food quantity by a set of quantitative morphological characters. By majority of characters, three genetically determined types of individual reaction to ecological factor were obtained, they are represented by phenotypes in

which average values decrease (R_1), increase (R_2) or remain constant (St) at decreased quantity of food. It is shown that the found phenotypic reaction appears in individuals by the whole set of investigated characters independently on their functions, except cyclomorphic ones.

Key words: daphnia, clones, phenotypic plasticity, genotypic structure, morphological characters, cyclomorphosis.

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

Ermakov Evgeny Leonidovitch
Irkutsk State University
Research Institute for Biology
3 Lenin St., Irkutsk, 664003
Ph. D. of Biology
research scientist
phone: (3952)24–30–77
E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru

Питулько Сергей Илларионович
Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, а/я 4199
ведущий инженер
тел. (3952) 42–82–18
E-mail: ptulko@inbox.ru

Pitulko Sergey Illarionovitch
Institute of Limnology SB RA S
3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033
leading engineer
Phone: (3952) 42–82–18
E-mail: ptulko@inbox.ru

Корзун Владимир Михайлович
Иркутский государственный университет
664003 г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5
доктор биологических наук
профессор кафедры ботаники и генетики
тел. (3952)24–18–55
E-mail: vkorzun@inbox.ru

Korzun Vladimir Mikhaylovitch
Irkutsk State University
5 Sukhe-Bator St., Irkutsk, 664003
D. Sc. of Biology
Prof.
phone: (3952)24–18–55
E-mail: vkorzun@inbox.ru