



УДК 575.23:582.951.4

Изменчивость клональных культур дафний по комплексу количественных признаков в контрастных кормовых условиях

С. И. Питулько¹, Е. Л. Ермаков², В. М. Корзун³

¹Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

²Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском госуниверситете, Иркутск

³Иркутский государственный университет, Иркутск

E-mail: pitulko@inbox.ru

Аннотация. Изучено влияние количества корма на изменчивость клональных культур *Daphnia pulex* по продолжительности развития, выживаемости, плодовитости, длине тела и длине хвостовой иглы. Обнаружено специфическое изменение исследованных признаков в контрастных кормовых условиях у рачков из различных клонов. Выделенные типы реакции особей на экологические условия могут быть связаны с генетической детерминацией фенотипической пластичности изученных количественных признаков.

Ключевые слова: дафния, жизненный цикл, продолжительность развития, выживаемость, плодовитость, длина тела, длина хвостовой иглы.

Введение

За годы развития генетической науки были подробно изучены различные формы изменчивости и роль факторов, их определяющих. Выработано множество подходов к исследованию данного явления: от молекулярных [3] до популяционных [1]. Тем не менее, стройная общая теория изменчивости в биологии до сих пор отсутствует [3]. В этой связи особо актуальными остаются исследования селекционно-генетических механизмов регуляции изменчивости на популяционном уровне по количественным признакам, важным для формирования адаптивной стратегии популяций [4].

Обычно в этом случае фенотипическая изменчивость количественных признаков, тестируемая в контрастных экологических условиях, сопоставляется между генетически гомогенными группами (линиями, клонами, семьями) [4; 5]. Такая методика делает особенно привлекательными организмы, размножающиеся бесполом путём, так как у них внутригрупповая изменчивость практически исключает генетическую составляющую [5]. К таким организмам относятся и дафнии. Целью настоящей работы стал анализ фенотипической изменчивости количественных признаков, связанных с приспособленностью при уменьшении количества корма у рачков из клональных культур *D. pulex*.

Материал и методы

Исследование проводили на 17 клонах планктонного ветвистоусого ракообразного *D. pulex*, заложенных от самок, отловленных в естественном постоянном водоёме в пойме р. Иркут. Корм, одноклеточную водоросль *Chlorella vulgaris*, культивируемую в лаборатории, вносили в двух концентрациях: высокой – 100 000 и низкой – 10 000 клеток хлореллы на миллилитр. Смену среды (корма и воды) проводили каждый третий день. В этих условиях рачки содержались до тех пор, пока количество потомков не превысило 50 на камеру, после чего родительское поколение изымали, фиксировали и измеряли морфологические признаки первородящих самок (одной возрастной стадии) из первого (F₁) и второго поколений (F₂). Исследовали следующие характеристики: продолжительность развития (количество суток до выхода первого выводка), плодовитость (среднее количество яиц, приходящееся на одну самку) и выживаемость (доля рачков, доживших до созревания). Из морфологических признаков измеряли длину тела, длину хвостовой иглы и рассчитывали отношение длины хвостовой иглы к длине тела.

Результаты и обсуждение

Анализ наличия генетической компоненты изменчивости исследованных признаков с помощью двухфакторного дисперсионного ана-

лиза (схема с взаимодействием) показал, что дисперсия между поколениями статистически недостоверна. Это свидетельствует о высокой наследуемости клональных средних по исследованным признакам. Межклональная дисперсия, напротив, статистически достоверна и имеет большой вклад в общую изменчивость, что говорит о высокой генетической гетерогенности исследованной популяции (табл. 1).

Поскольку различия между поколениями по всем исследованным признакам недостоверны, при анализе реакций клонов на изменение количества корма мы рассматривали средние значения по двум поколениям. Наши исследования показали наличие в популяции клонов, различающихся по характеру изменения размеров тела при созревании. Такая реакция отмечена у десяти клонов, и как показал анализ корреляционных взаимодействий, при созревании особей существует связь размеров тела с другими количественными признаками. Размеры тела особей при созревании имеют большое значение для популяции и связаны со скоростью роста и развития [2; 7]. В одних клонах уменьшение количества корма приводило к замедлению развития, тогда как размеры тела и плодовитость оставались постоянными. В тех клонах, в которых уменьшение количества корма не влияло на продолжительность развития особей, существенно снижалась плодови-

тость (табл. 2). Следовательно, сохранение характеристик одних признаков жизненного цикла при снижении количества корма связано с существенным изменением других.

У пяти клонов (2, 13, 14, 19, 20) с мелкими размерами особей при низком количестве корма отмечены промежуточные значения выживаемости и изменения морфологических и физиологических признаков. У двух клонов из этой группы в тех же условиях показаны увеличение размеров тела, удлинение продолжительности развития, сильная редукция хвостовой иглы.

Только для одного клона (22) при уменьшении количества корма отмечено увеличение средней длины хвостовой иглы и отсутствие реакции по длине тела при значительном увеличении продолжительности развития и резком снижении плодовитости.

Продолжительность развития в нашем исследовании характеризуется большой изменчивостью между клонами, несмотря на то, что это основная характеристика жизненного цикла и его адаптивных реакций [2; 7]. В 13 клонах у рачков наблюдается удлинение продолжительности развития, сопровождающееся изменением морфологических признаков или низкая приспособленность при уменьшении количества корма (табл. 2).

Таблица 1

Дисперсионный анализ изменчивости клонов по морфологическим признакам и адаптивным характеристикам при разной концентрации корма (двухфакторная схема со взаимодействием)

| Показатели | Источник изменчивости | Число степеней свободы | Средний квадрат | F |
|----------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------|---|
| Длина тела при созревании | Клон | 13 | 19,99 | 22,78 *** 9,14 ** 14,74 *** |
| | Корм | 1 | 8,03 | |
| | Взаимодействие | 13 | 12,94 | |
| | Случайное | 1372 | 0,88 | |
| Выживаемость | Клон | 12 | 0,11 | 1,94 * 0,25 ⁻ 1,21 |
| | Корм | 1 | 0,01 | |
| | Взаимодействие | 12 | 0,07 | |
| | Случайное | 78 | 0,06 | |
| Продолжительность развития | Клон | 14 | 18,49 | 3,63 ** 15,69 *** 1,77 ⁻ |
| | Корм | 1 | 80,03 | |
| | Взаимодействие | 14 | 9,03 | |
| | Случайное | 90 | 5,10 | |
| Плодовитость | Клон | 13 | 5,75 | 4,25 *** 13,47 *** 2,19 * |
| | Корм | 1 | 18,22 | |
| | Взаимодействие | 13 | 2,96 | |
| | Случайное | 56 | 1,35 | |
| Длина хвостовой иглы | Клон | 13 | 6,28 | 61,12 *** 263,55 *** 13,53 *** |
| | Корм | 1 | 27,08 | |
| | Взаимодействие | 13 | 1,39 | |
| | Случайное | 1372 | 0,10 | |

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$, – $> 0,05$

Таблица 2
Характеристики исследованных клонов при различных концентрациях корма

| Клон | Длина тела (ДТ) | Длина хвостовой иглы (ДХВИ) | ДХВИ / ДТ | Продолжительность развития | Выживаемость | Плодовитость |
|--------|------------------------|-----------------------------|------------------------|----------------------------|------------------------|------------------------|
| И-2-1 | 1,57/1,83*** | 0,182/0,18* | 0,17/0,10*** | 7,6/8,7* | 0,58/0,63 ⁻ | 4,8/1,07*** |
| И-2-2 | 2,01/1,73*** | 0,31/0,15*** | 0,14/0,11*** | 9,25/14,0** | 0,62/0,53*** | 3,36/2,86 ⁻ |
| И-2-3 | 1,80/1,66*** | 0,23/0,22 ⁻ | 0,13/0,13 ⁻ | 8/8 ⁻ | 0,1/0,3 | 3,6/2,7 |
| И-2-5 | 1,88/1,84** | 0,26/0,23** | 0,13/0,11*** | 7,2/8,8 ⁻ | 0,41/0,21* | 3,8/3,97 ⁻ |
| И-2-7 | 2,00/1,88* | 0,28/0,23*** | 0,14/0,12*** | 10/12 ⁻ | 0,86/0,24*** | 1,87/2,17 ⁻ |
| И-2-8 | 2,15/1,83 ⁻ | 0,19/0,15*** | 0,14/0,12*** | 8,8/6,7 ⁻ | 0,43/0,40 ⁻ | 4,07/2,05 ⁻ |
| И-2-9 | 1,88/1,88 ⁻ | 0,26/0,22*** | 0,14/0,12*** | 11,7/12,6 ⁻ | 0,53/0,48 ⁻ | 3,15/1,67 ⁻ |
| И-2-10 | 1,86/1,80*** | 0,33/0,24*** | 0,18/0,13*** | 9,3/13* | 0,50/0,56 ⁻ | 3,57/1,17 ⁻ |
| И-2-13 | 1,80/1,66 ⁻ | 0,23/0,22*** | 0,14/0,13** | 9,7/10,1 ⁻ | 0,80/0,60* | 5,27/4,52 ⁻ |
| И-2-14 | 1,88/1,77*** | 0,26/0,09*** | 0,14/0,09*** | 8,1/8,5 ⁻ | 0,76/0,72 ⁻ | 3,75/2,85 ⁻ |
| И-2-15 | 1,77/1,76 ⁻ | 0,25/0,24 ⁻ | 0,12/0,11** | 11/13*** | 0,53/0,39 ⁻ | 2,33/1,53 ⁻ |
| И-2-18 | 1,94/1,92* | 0,28/0,21* | 0,14/0,13* | 10/12 ⁻ | 0,52/0,35 ⁻ | 5,02/5,7 ⁻ |
| И-2-19 | 1,91/1,57* | 0,28/0,26* | 0,15/0,11*** | 9,7/10,6 ⁻ | 0,72/0,27** | 3,72/6,1 ⁻ |
| И-2-20 | 1,87/1,77*** | 0,29/0,25*** | 0,16/0,14* | 11,0/11,2 ⁻ | 0,64/0,53 ⁻ | 3,45/1,7 ⁻ |
| И-2-21 | 1,85/1,69 ⁻ | 0,32/0,29*** | 0,16/0,14*** | 7,7/9,3 ⁻ | 0,90/0,40*** | 2,89/1,7 ⁻ |
| И-2-22 | 1,92/1,93 ⁻ | 0,30/0,33** | 0,16/0,15 ⁻ | 8,7/12* | 0,61/0,76 ⁻ | 3,3/1,47* |
| И-2-24 | 1,79/1,80 ⁻ | 0,38/0,29*** | 0,21/0,16*** | 8,7/9,2 ⁻ | 0,82/0,54*** | 2,75/2,99 ⁻ |

Примечание: В числителе значения средних длины тела при недостатке корма, в знаменателе – при высокой концентрации, ДХВИ/ ДТ – отношение длины хвостовой иглы к длине тела; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$, – $> 0,05$

Рачки в 12 клонах достоверно снижали плодовитость – это типичный ответ на голодание [8]. Размеры особей оставались постоянными (табл. 2).

Снижение числа выживших рачков отмечено у 13 клонов, в одном – гибель культуры. В двух клонах выживаемость при уменьшении количества корма возростала. В большинстве случаев гибель особей сопровождается замедлением развития и снижением плодовитости у потомков (табл. 2).

Изученные клоны отличаются высокой специфичностью реакции на недостаток корма по комплексу исследованных количественных признаков. Это отмечалось ранее у двух клонов *D. pulex* [2] и четырёх клонов *D. magna* [6; 7; 8]. Большинство клонов при низкой концентрации корма проявляют однотипную реакцию, представленную уменьшением величины тела, укорочением хвостовой иглы (14 клонов из 17), замедлением развития, низким выживанием и снижением плодовитости. Длина хвостовой иглы определяется пищевыми условиями, что отмечено у многих видов в естественных [6] и лабораторных [2; 8] условиях. Только два клон (3, 22) при недостатке корма не изменяют отношение длины хвостовой иглы к длине тела, у остальных они уменьшаются. Два клон

(1, 22) увеличивают размеры тела с чётко выраженным замедлением развития.

Заключение

В нашем исследовании обнаружена высокая генетическая гетерогенность выборки клонов *D. pulex* из природной популяции по фенотипической изменчивости количественных признаков, связанных с приспособленностью. Достаточно чётко выделяются четыре генетически детерминированных типа адаптивной реакции на недостаток пищи: 1) увеличение продолжительности развития при неизменных размерах; 2) возрастание продолжительности развития при увеличении или уменьшении размеров; 3) сокращение продолжительности развития при неизменных размерах; 4) сокращение продолжительности развития при увеличении или уменьшении размеров.

Литература

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М. : Академкнига, 2003. – 431 с.
- Жукова Н. А. Цикломорфоз у дафний / Н. А. Жукова // Учёные записки Ленинградского пед. ин-та. – Т. 7. – С. 85–148.

3. Инге-Вечтомов С. Г. Матричный принцип в биологии (прошлое, настоящее, будущее?) / Инге-Вечтомов С. Г. // Экологическая генетика. – 2003. – Т. 1, № 1. – С. 6–15.

4. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций / Г. В. Гречаный [и др.] – Иркутск : Иркут. ун-т., 2004. – 302 с.

5. Ямпольский Л. Ю. Нормы реакции количественных признаков и взаимодействия генотип-среда у дафний / Л. Ю. Ямпольский // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 8. – С. 85–92.

6. Becker C. Resource quality effects on life histories of *Daphnia* / C. Becker, M. Boersma // Limnology and Oceanography. – 2003. – Vol. 48, № 2. – P. 700–706.

7. Burns C. W. Effects of crowding and different food levels on growth and reproductive investment of *Daphnia* / C. W. Burns // Oecologia. – 1995. – Vol. 101, № 2. – P. 234–244.

8. Burns C. W. Crowding-induced changes in growth, reproduction and morphology of *Daphnia* // Freshwater biology. – 2000. – Vol. 43, № 1. – P. 19–29.

Variability of clonal cultures of daphniids by complex of quantitative features in contrast feeding conditions

S. I. Pitulko¹, E. L. Ermakov², V. M. Korzun³

¹Limnological Institute SB RAS, Irkutsk.

²Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

³Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. The influence of food quantity on the variability of *Daphnia pulex* clonal cultures by duration of development, survival, fecundity, body length, tail spine length was studied. Specific changes in characteristics studied in contrast food conditions in crustaceans from different clones was revealed. Revealed reaction types of individuals onto ecological conditions can be associated with genetic determination of phenotypic plasticity of studied quantitative characteristics.

Key words: daphnia, life cycle, duration of development, survival, fecundity, body length, tail spine length.

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: pitulko@inbox.ru

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

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

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