

На правах рукописи



ЕРМАКОВ Евгений Леонидович

**ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЧЛЕНИСТОНОГИХ
ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ**

03.02.08 – экология
(биологические науки)

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Иркутск – 2017

Научный консультант **Корзун Владимир Михайлович**
доктор биологических наук,
заведующий зоолого-паразитологическим отделом ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора

Официальные оппоненты: **Ильиных Александр Васильевич**
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник лаборатории патологии насекомых
ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН

Саттаров Венер Нуруллович
доктор биологических наук, профессор кафедры биоэкологии и биологического образования естественно-географического факультета ФГБОУ ВО Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы

Снегин Эдуард Анатольевич
доктор биологических наук, директор научно-исследовательского центра геномной селекции НИУ "БелГУ", профессор кафедры биологии Института инженерных технологий и естественных наук ФГАОУ ВО Белгородский государственный национальный исследовательский университет

Ведущая организация: **ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, Биологический факультет Кафедра зоологии беспозвоночных**

Защита диссертации состоится **29 марта 2018 года в 13.00 ч.** на заседании диссертационного совета Д 212.074.07 при Иркутском государственном университете по адресу: 664000, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, Байкальский музей им. проф. М.М. Кожова (ауд. 219).

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет» по адресу: 664074, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 124 и на сайте университета по ссылке: <http://isu.ru/ru/science/boards/dissert/dissert.html?id=120>

Отзывы просим направлять ученому секретарю диссертационного совета по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1, биолого-почвенный факультет ИГУ. Тел. / факс: (3952) 241855; e-mail: dissovet07@gmail.com.

Автореферат разослан « _____ » _____ **2017 г.**

Ученый секретарь
диссертационного совета,

к.б.н.



А.А. Приставка

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Исследование динамики структуры популяций животных по количественным признакам в пространстве и времени, факторов её определяющих, является важным направлением современной популяционной биологии (David, 2015; Michimae et al., 2015 и др.). В настоящее время не вызывает сомнений, что изменение фенотипической структуры по количественным признакам у различных видов животных есть результат влияния экологических факторов на генетическую изменчивость популяции (Гриценко, 2008; Bakker et al., 2010). Значительный вклад в исследование этой проблемы внесли работы Г.В. Гречаного с соавт. (Гречаный и др., 2004а, б; Гречаный, Корзун, 1994; 1995). В частности, была сформулирована концепция эколого-генетической регуляции динамики численности животных, которая в теоретическом аспекте смыкается с идеей популяционной разнокачественности как основы популяционного гомеостаза (Шилов, 2003, Мошкин, Шилова, 2008). В процессе верификации этой концепции на природные популяции дрозофилы была показана существенная роль сезонного отбора в динамике фенотипической структуры по морфологическим и физиологическим признакам (Гречаный и др., 1982; 2004а, б; Погодаева, 2000; Гордеева, 2000; Гавриков, 2005). Позднее эти сведения подтвердились и на других природных популяциях дрозофил (Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002; Hoffmann, Weeks, 2007). Тем не менее, полной ясности как работают эколого-генетические механизмы по всему комплексу исследованных количественных признаков, или у других объектов получено не было. Дискуссионность влияния экологических факторов на внутривидовую изменчивость, связанную с особенностями генетической детерминации ширины «нормы реакции» отмечается многими авторами (Кочерина, Драгавцев, 2008; Gabor et al., 2013; Rodríguez, 2013).

Одной из причин недостаточной изученности этой проблемы является сложность оценки генетической структуры популяции по количественным признакам (Гречаный и др., 2004а, б; Корзун, 2007; Hoffmann, 2009). В этой связи были предприняты усилия по разработке новых подходов к оценке структуры (Семёнова, 2002; Гавриков, 2005; Никитин, 2006) и, в частности, метод редукции выборки (Тараканов и др., 1988; Гречаный и др., 1989а). Однако в процессе использования этого подхода при выделении генетически детерминированных групп особей по фенотипической пластичности и «ширине нормы реакции» выявились его недостатки, требовавшие дальнейшего усовершенствования, что и было проведено в настоящей работе.

Особенно актуальна проблема эколого-генетических механизмов регуляции динамики численности и фенотипической структуры в отношении видов с разной биологией. Эта проблема частично была решена за счёт изучения динамики численности и фенотипической структуры популяций других видов насекомых и паукообразных, в том числе синантропных и эктопаразитов (Корзун, 2007; Новицкая, 2016). Эти виды обладают чёткой внутривидовой хронологической структурой. Планктонные копеподы не имеют выраженной пространственной структуры, образуя при этом популяции с максимальной численностью среди современных Metazoa (Ohman, Hirst, 2001). Изученность популяционных механизмов регуляции численности таких метапопуляций в настоящее время недостаточна ввиду преобладания при исследовании зоопланктона классических гидробиологических и биоценологических подходов. Фенотипическая структура по морфологическим признакам и её динамика у таких видов практически не изучена (Русановская, 2013). Особую остроту проблеме придаёт наличие

среди планктонных копепод видов, имеющих природоохранное значение, например эндемиков и эдификаторов. Именно такая ситуация сложилась при изучении эндемика-эдификатора Байкала – рачка эпишуры (Пислегина, 2005; Наумова, 2006). Расширение методологической и концептуальной базы исследований позволит приблизиться к решению ряда дискуссионных вопросов, накопившихся при изучении этого уникального байкальского ракообразного за последние десятилетия. Это будет способствовать углублению наших знаний о биологии байкальской эпишуры.

Настоящая работа была предпринята с целью решения вышеуказанных проблем посредством проведения комплексного исследования влияния экологических факторов на фенотипическую структуру природных популяций дрозифилы и дафнии по морфологическим и физиологическим признакам, а также изучения сезонной динамики фенотипической структуры природных популяций дрозифилы и байкальской эпишуры по морфологическим признакам. Кроме того, у эпишуры исследовали сезонное изменение популяционной структуры по демографическим показателям.

Цель и задачи исследования. Основная цель работы – исследовать закономерности динамики фенотипической структуры природных популяций членистоногих (дрозифилы, дафнии и эпишуры) по количественным признакам.

Для достижения этой цели поставлены следующие **задачи**:

1. Описать сезонную динамику фенотипической структуры по количественным морфологическим и физиологическим признакам в природной популяции *Drosophila melanogaster*.

2. Исследовать структуру природной популяции *Daphnia pulex* по фенотипической пластичности количественных морфологических и физиологических признаков и роль эколого-генетических механизмов в её формировании.

3. Оценить сезонную динамику общей численности, возрастной и половой структуры природной популяции *Epischura baicalensis*.

4. Проанализировать сезонное изменение фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам в природной популяции *E. baicalensis*.

5. Рассмотреть общие закономерности трансформации фенотипической структуры по количественным признакам в природных популяциях *D. melanogaster*, *D. pulex* и *E. baicalensis* при смене условий жизни.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые проведено сравнительное исследование динамики фенотипической структуры по количественным признакам в природных популяциях *D. melanogaster*, *D. pulex* и *E. baicalensis* при изменении условий жизни. Полученные сведения позволяют заключить о наличии фундаментального сходства эколого-генетических механизмов поддержания популяционной стабильности у видов с различной биологией. Показано, что динамика средних и изменчивости количественных морфологических и физиологических признаков *D. melanogaster* и *D. pulex* происходит под воздействием циклического отбора. В популяциях всех трёх видов выявлено два типа фенотипических структур, различающихся степенью воздействия экологического фактора на исследованный признак. У *D. melanogaster* и *D. pulex* эти типы структур отличаются соотношением особей с различным типом реакции: реактивным (реакция выражена) и стабильным (реакция отсутствует). У *D. melanogaster* и *E. baicalensis* выявлено два типа сезонной динамики общепопуля-

ционной изменчивости, определяемых особенностями трансформации фенотипической структуры под влиянием экологических факторов. Для этих видов также впервые была унифицирована аббревиатура обозначений фенотипических классов морфологических признаков.

Впервые проведена оценка сезонной динамики фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по количественным морфологическим признакам с использованием пяти различных подходов. В рамках настоящего исследования метод редукции выборки (МРВ) был существенно модифицирован и диверсифицирован для успешного решения проблем с оценкой популяционной структуры по широкому кругу количественных показателей. Впервые с использованием МРВ была проведена оценка популяционной структуры по количественным морфологическим и физиологическим признакам и демографическим параметрам в природных популяциях дафнии и эпишуры. Показана перспективность этого подхода как при оценке структуры по средним показателям (моде) признаков, так и по фенотипической пластичности и ширине «нормы реакции».

Впервые в природной популяции *D. pulex* установлено наличие трёх типов клонов, различающихся генетически детерминированной реакцией особей на изменение количества корма по количественным признакам, связанным с морфологией и приспособленностью. В том числе впервые выделены клоны с нестандартной реакцией на уменьшение количества корма, характеризующиеся увеличением размеров тела и снижением плодовитости.

Впервые с использованием модифицированной методики учёта популяционных параметров и МРВ была проведена типизация возрастной и половой структуры в природной популяции байкальского эндемика – эпишуры. Показана возможность плотностно-зависимой регуляции сезонных колебаний численности *E. baicalensis* на основе изменения возрастной и половой структуры популяции.

Практическая значимость. Выявленные механизмы регуляции сезонных колебаний численности эпишуры могут быть использованы при составлении прогнозов изменения численности популяций этого уникального и важного в природоохранном отношении гидробионта. Установленные закономерности трансформации структуры популяции дафнии по фенотипической реакции особей по количественным признакам на изменение условий жизни могут стать основой для разработки новых подходов в селекции клонов дафнии, перспективных в хозяйственном отношении (высокопродуктивные, устойчивые к экологическому стрессу) и биотестировании (чувствительные к изменению условий жизни).

Усовершенствованный статистический протокол МРВ может применяться для оценки фенотипической и популяционной структуры у видов членистоногих с разной биологией при исследовании природных популяций.

Материалы диссертации использовались при чтении лекций и проведении практических занятий и семинаров в Байкальском государственном университете экономики и права по курсам «Экология и экономика природопользования», «Экология»; в Сибирском институте права, экономики и управления по курсам «Экология», «Байкаловедение», «Гидробиология», «Учение о биосфере», «Экология животных», «Экология микроорганизмов», «Экологический мониторинг», «Экологическая паразитология»; в Иркутском государственном педагогическом университете по курсам «Концепции современного естествознания», «Эколо-

гия» и «Экологическая токсикология»; в Иркутском государственном университете по курсу «Адаптивная изменчивость организмов».

Основные положения, выносимые на защиту

1. Динамика фенотипической структуры в природных популяциях членистоногих при изменении условий жизни определяется действием эколого-генетических механизмов регуляции. При относительно «мягком» воздействии экологического фактора происходит фенотипическая перестройка популяции за счёт модификационной изменчивости. Фенотипическая структура в этом случае сохраняет стабильный тип, в котором доминируют генетически детерминируемые фенотипы с низкой модификационной изменчивостью или промежуточными средними значениями количественных признаков. При достаточно существенном влиянии экологического фактора происходит трансформация фенотипической структуры в реагирующий тип, характеризующийся доминированием генетически детерминированных фенотипов с высокой изменчивостью и крайними значениями средних по комплексу количественных признаков. Баланс между этими типами структур способствует минимизации резких колебаний уровня фенотипической изменчивости по комплексу количественных морфологических и физиологических признаков и обеспечивает популяционный гомеостаз.

2. Трансформация фенотипической структуры природных популяций членистоногих по количественным признакам происходит в ответ на изменение действия экологических факторов, имеющих сезонную динамику (температура среды, количество корма, гидрологические характеристики, плотность населения). У *D. melanogaster* и *D. pulex* этот процесс определяет отбор особей с генетически детерминированными различиями фенотипической реакции. У *E. baicalensis* при изменении условий жизни происходит перегруппировка численности особей различных половозрастных групп, а также фенотипических классов особей по морфологическим признакам внутри этих групп. В этом случае процесс определяется модификационной изменчивостью, влияние селективных факторов ограничено.

3. Наиболее резкие перестройки фенотипической структуры природных популяций членистоногих характерны для морфологических признаков, адаптивность которых неясна. В изменении средних и изменчивости таких признаков важную роль играют генетические механизмы. По количественным морфологическим признакам с доказанной функциональностью, в том числе связанным с размерами тела, а также по физиологическим признакам этот процесс имеет более сглаженный и поступательный характер. На такие признаки существенное влияние оказывает модификационный эффект.

Апробация работы. Результаты исследований представлялись на научной конференции «Актуальные проблемы биологии», посвящённой 75-летию ИГУ (Иркутск, 1994); V Международной конференции «Проблемы экологии»: чтения памяти проф. М.М. Кожова (Иркутск, 1995); Всероссийском молодежном симпозиуме «Экология Байкала и Прибайкалья» (Иркутск, 1998); II съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Санкт-Петербург, 2000); Международном рабочем совещании «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии» WITA-2001 (Новосибирск, 2001); научно-практических конференциях «Актуальные проблемы права, экономики и управления в Сибирском регионе» (Иркутск, 2004, 2005, 2009); III Международной научной конференции «Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск, 2007); II Всероссийской школе-семинаре с международным участием: «Биоразнообразие беспозво-

ночных животных» (Томск, 2007); XVI Всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2009); Международной научно-практической конференции «Вопросы дальнейшего развития регионов России в условиях мирового финансового кризиса» (Шарья, 2009); Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» (Санкт-Петербург, 2009); Всероссийской конференции «Проблемы биологии и экологии Байкальского региона» (Иркутск, 2009); X съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009); Всероссийских научно-практических конференциях с международным участием: «Актуальные проблемы современной науки и образования. Биологические науки» и «Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия на охраняемых и иных территориях» (Уфа, 2010); Международной научной конференции и школе-семинаре для молодых специалистов: «Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова» (Иркутск, 2010); съезде Гидроэкологического общества Украины «Актуальные гидроэкологические проблемы континентальных и морских экосистем» (Житомир, 2010); IV Международной научной конференции «Современные проблемы гидроэкологии», посвящённой памяти проф. Г.Г. Винберга (Санкт-Петербург, 2010); Международной научно-практической конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома – Шарья, 2010); Международной заочной конференции молодых учёных «Вклад молодых учёных в биологические исследования» (Иркутск, 2012); III Международной научной конференции «Современные проблемы гидроэкологии. Перспективы, пути и методы решений» (Херсон, 2012); 12-й Международной конференции по копеподам 12ICOC (Сеул, 2014).

Личный вклад соискателя. Создание и поддержание коллекции живых дрозофил для учёта физиологических признаков, зафиксированных коллекций организмов (дрозофила и эпишура) для морфологического анализа, подсчёт и измерение морфологических признаков у дрозофилы, разработка методики учёта морфологических признаков эпишуры, камеральная обработка зоопланктонных гидробиологических проб, статистическая обработка данных, анализ результатов и подготовка публикаций проведены при непосредственном участии автора. Оценка морфологических признаков эпишуры проведена совместно с О.О. Русановской, а изучение количественных признаков дафний – совместно с С.И. Питулько.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 65 работ, в том числе одна монография и 13 статей в научных журналах, рекомендуемых ВАК для публикации материалов докторских диссертаций.

Объём и структура работы. Диссертация изложена на 371 страницах и состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений (33 стр.). Список литературы включает 531 наименование, из них 279 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 57 таблицами (из них 33 – в приложениях) и 48 рисунками.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность безвременно ушедшему Учителю Г.В. Гречаному. Особую благодарность выражаю научному консультанту В.М. Корзуну. Автор также признателен коллегам по работе в Иркутском государственном университете за помощь и поддержку. Искренне благодарю Н.П. Блохину, Д.Е. Гаврикова, И.В. Гордееву, Н.И. Гранину, Е.А. Зилова, Л.Р. Измestьеву, Г.И. Кобанову, В.Я. Кузеванова, Н.А. Левину, Е.Ю. Наумову, А.Я. Никитина, Р.М. Островскую, А.В. Пислегина, Е.В. Пислегину, С.И. Пи-

тулько, О.О. Русановскую, И.А. Сосунову, В.И. Чемерилову, С.В. Шимараеву за разностороннюю помощь в организации исследований и подготовке диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ И ЕЁ АДАПТИВНАЯ ПЕРЕСТРОЙКА (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Представлена характеристика основных критериев и факторов поддержания популяционного гомеостаза. В исторической ретроспективе приведены сведения о динамике структурных особенностей природных популяций животных по качественным и количественным признакам, а также популяционной гетерогенности по взаимодействию генотип-среда. Подчёркивается отсутствие ясности в понимании действия сезонного отбора на модификационную изменчивость животных. Особое внимание уделено анализу литературных источников по динамике размеров тела особей из природных популяций животных при изменении плотности населения и температуры. Показано, что к настоящему времени недостаточно сведений об изменении структуры популяций под влиянием экологических факторов.

Дана оценка степени изученности фенотипической структуры по количественным признакам у видов членистоногих с разной популяционной биологией. Отмечен существенный недостаток знаний о популяционной структуре планктонных ракообразных. Обобщена имеющаяся информация об исследованиях популяционных параметров и морфологических признаков байкальской эпишуры. Несмотря на подробную изученность *E. baicalensis*, существует ряд спорных моментов, касающихся изменения популяционных параметров и морфологических признаков этого организма.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследований явились плодовая муха *Drosophila melanogaster* Meigen 1830 и два вида пресноводных зоопланктонных ракообразных: *Daphnia pulex* Leydig 1860 и *Epi-schura baicalensis* Sars 1900.

Оценка изменчивости количественных признаков дрозофилы. Сборы дрозофилы проведены во фруктовых садах пос. Иноземцево Железноводского района Ставропольского края. Для изучения были взяты три выборки мух, отловленных в период 21–25 мая (весенняя выборка), 8–11 августа (летняя выборка) и 19–22 сентября (осенняя выборка) 1991 г. От оплодотворённых самок каждой из выборок закладывали 59–66 линий, которые содержали в стаканчиках Вьёля на стандартной манно-дрожжевой среде при 25 °С и постоянном освещении. Тестировали первое (F₂) и второе (F₃) поколения.

На морфологический анализ от каждой линии в каждом поколении брали по 5 самок и 5 самцов. Учитывали следующие признаки: счётные – число стерноплевральных щетинок (далее – ЧСЩ) и число веточек аристы (ЧВА); мерные – длина крыла (ДК) и длина бедра (ДБ) третьей пары ног. За варианту принимали сумму подсчётов (промеров) с обеих сторон

тела. Результаты измерений мерных признаков приведены в миллиметрах. Всего по морфологическим признакам было проанализировано 3810 особей.

Из физиологических признаков оценивали плодовитость и реакцию особей на увеличение плотности, а также холодоустойчивость. Учёт плодовитости проводили при двух плотностях – низкой (2 пары особей) и высокой (16 пар). Количество яиц ежедневно подсчитывали в течение четырёх дней под бинокляром МБС-9 при увеличении 8×2. Величину плодовитости мух в камере определяли по среднесуточному количеству яиц, приходящихся на одну самку при 6 мл питательной среды за одни сутки яйцекладки. Всего при учёте плодовитости было исследовано 39 888 имаго и 528 552 яйца.

Холодоустойчивость имаго определялась по продолжительности жизни (в мин.) 10 самцов для каждой из линий при низкой температуре (в пределах от +2 до +7 °С). Всего холодоустойчивость была протестирована у 3940 самцов.

Учёт физиологических и морфологических признаков дафнии. Сборы дафний проведены в естественном постоянном водоёме поймы р. Иркут в 1991 г. Материалом исследования стали 15 партеногенетических клонов этого планктонного ракообразного, заложенных от самок, отловленных из природной популяции. Каждый клон содержали в лаборатории на протяжении двух последовательных поколений: 1-го (F₁) и 2-го (F₂) от начала их закладки.

Изучали фенотипическую реакцию особей на изменение количества корма. В качестве корма использовали одноклеточную водоросль *Chlorella vulgaris*, которую вносили в двух концентрациях: 100 тыс. и 10 тыс. клеток на 1 мл воды (далее – 100 и 10 тыс. кл/мл) через каждые два дня. 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 подвергали организмов на одной и той же возрастной стадии – первородящих самок.

Из физиологических признаков оценивали плодовитость, выживаемость и продолжительность созревания. Плодовитость учитывали каждые двое суток путём оценки среднего количества молоди 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. Продолжительность созревания измерялась в сутках от помещения самок в камеру до появления в ней 51 или более молодых особей. Физиологические признаки были учтены у 9650 дафний.

У каждой особи оценивали 12 морфологических признаков: длину тела, ширину раковины, длину раковины, высоту головы, ширину головы, длину плавательной антенны, длину постабдоминальной щетинки, дорсальную ширину, вентральную ширину, длину среднего выроста постабдомена, длину антеннулы, длину хвостовой иглы. Два последних признака относятся к цикломорфным. Под цикломорфозом понимают изменения морфологического облика дафний, происходящие из-за сезонной смены условий жизни.

В каждом поколении морфологические признаки были оценены у 50 особей каждого клона как при 100 тыс., так и при 10 тыс. кл/мл. Общее же количество изученных особей составило 1400. Измерения проводили под бинокляром МБС-9 при увеличении 8×7 с помощью окуляра-микрометра. Значения окуляра-микрометра переводили в мкм.

Оценка популяционных параметров и морфологических признаков байкальской эпишуры. Материалом для исследования возрастной и половой структуры стали сезонные зоопланктонные пробы, которые отбирали еженедельно в течение 2001–2004 гг., кроме периодов ледостава. Место отбора проб расположено в Южном Байкале на расстоянии 2,7 км от берега напротив пос. Большие Коты (51°54'105" с.ш., 105°04'235" в.д.). Облавливали слой 0–250 м, максимальная глубина точки 800 м. Отлов осуществляли сетью Джели с диаметром входного отверстия 37,5 см, ячеи – 0,099 мм (Павлов, Пислегина, 2004), после чего организмы фиксировали в 4 % растворе формальдегида. Сбор зоопланктонных проб был произведён Е.В. Пислегиной и А.В. Пислегиным.

Из популяционных параметров учитывали общую численность популяции, возрастную и половую структуру. Подсчёт численности различных половозрастных категорий проводили под микроскопом Carl Zeiss Jena при увеличении 10×6,3. Всего было проанализировано 116 сезонных выборок. Для оценки общей численности популяции *E. baicalensis* был использован показатель экз./м³ (Афанасьева, 1977; Наумова, 2006).

Возрастная структура в настоящей работе рассматривалась как состоящая из трёх возрастных групп: науплий, копеподитов и взрослых, соответствующих трём главным этапам индивидуального развития рачка. Эти группы формировали путём суммирования численности особей всех метанауплиальных, копеподитных стадий и взрослых рачков обоего пола, учтённых в данной пробе. Для анализа факторов, определяющих сезонную динамику половой структуры (соотношение взрослых самок и самцов), использовали данные отловов зоопланктонных проб в двух горизонтальных слоях воды: 0–50 м и 50–250 м. Всего при оценке популяционных параметров было исследовано 266 018 особей эпишуры.

Морфологические признаки *E. baicalensis* учитывали у взрослых самок, взятых из 9 выборок 2001 г.: весна (1 и 22 марта, 30 мая), лето (20 и 28 июня, 5 и 24 июля), осень (14 и 25 ноября) и 16 выборок 2004 г.: весна (10 и 17 марта, 3 мая и 4 июня), лето (16 и 22 июня, 1 июля, 2 и 20 августа, 29 сентября), осень (15, 22 и 28 октября и 25 ноября), зима (17 и 28 декабря). В каждой пробе морфологические признаки оценивали у 50 особей. Всего было изучено 1250 взрослых самок. Анализировали следующие морфологические признаки: число щетинок на пятом и шестом сегментах антенны (ЧЩА), длину пятого сегмента антенны (5ДСА), длину шестого сегмента антенны (6ДСА), длину цефалоторакса (ДЦФ), длину пятой пары плавательных ног (ДН).

Статистическая обработка данных. Обработку результатов исследований осуществляли стандартными методами вариационной статистики. Поскольку работу проводили с большими массивами данных, имевших, согласно критерию Колмогорова-Смирнова, нормальное распределение, использовали преимущественно параметрические методы: критерий Стьюдента (*t*-критерий), критерий знаков, критерий Фишера (*F*-критерий), различные типы и модели дисперсионного анализа, корреляционный анализ (Закс, 1976; Wu et al., 2007). При анализе динамики фенотипических структур, учитывая меньший объём выборки (фенотипические классы), использовали непараметрический метод – критерий хи-квадрат. Уровни достоверности: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Для оценки фенотипической реакции на экологический фактор у дреозофилы (изменение плодовитости при изменении плотности) и дафнии (фенотипическая пластичность морфологических признаков) использовали индекс регуляции/реакции (ИР). Для дреозофилы ИР

рассчитывался путём деления средней плодовитости при плотности населения $16\text{♀♀} : 16\text{♂♂}$ на аналогичный показатель при $2\text{♀♀} : 2\text{♂♂}$, для дафнии – делением среднего значения морфологического признака при 10 тыс. кл. хлореллы в 1 мл воды на значение признака при 100 тыс. кл. хлореллы в 1 мл воды.

Для оценки фенотипической структуры по количественным признакам у дрозофилы и дафнии, а также сезонной динамики популяционных параметров и фенотипической структуры по морфологическим показателям у байкальской эпишуры применяли метод редукции выборки (МРВ). Эта процедура позволяла выделить у дрозофилы и дафнии генетически различные фенотипы, а у эпишуры – качественно различные группы сезонных проб.

Суть метода такова. Используя результаты дисперсионного анализа, которые показали достоверное влияние по анализируемому фактору или взаимодействию, проводили процедуру исключения из выборки ячеек, вносящих наибольший вклад в дисперсию. После того как достоверность фактора в редуцированной группе ячеек стала незначимой, переходили к дисперсионному анализу исключённой группы ячеек. Если достоверные различия в ней отсутствуют, то это означает, что весь массив данных включает две группы ячеек (линий, клонов, проб), качественно отличающихся друг от друга. При наличии достоверных различий повторяют редукцию уже в исключённой группе. Количество структурных классов при использовании МРВ варьировало от двух до шести.

Глава 3. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДРОЗОФИЛЫ ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

Исследования сезонной динамики структуры изменчивости природной популяции дрозофилы по количественным признакам основаны на использовании двух подходов: общепопуляционного и внутривнутрипопуляционного или структурного.

Общепопуляционный подход даёт общую картину изменчивости исследуемой популяции по количественным признакам и влиянию факторов, её определяющих. Целью внутривнутрипопуляционного подхода является качественная характеристика групп особей (семей, линий, пространственно-временных выборок), отличающихся по исследуемым количественным признакам.

Общепопуляционный уровень исследования сезонной динамики изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы. Исследовали сезонную динамику средних арифметических и трёх показателей коэффициентов вариации (CV) – общего, внутривнутрилинейного и межлинейного. Общий CV – это коэффициент вариации всей совокупности особей по каждой сезонной выборке; внутривнутрилинейный CV представлял собой среднее арифметическое трёх значений коэффициентов вариации, вычисленных по всей совокупности линий за F_2 , F_3 и оба поколения; межлинейный CV получали вычислением средних арифметических значений признаков по каждой линии, затем определяли коэффициент вариации по полученной совокупности значений. Показано, что средние значения по всем изученным морфологическим признакам наименьшие у потомков особей, отловленных в летний период, наибольшие – у отловленных в осенний. Весенняя выборка занимает промежуточное положение (рис. 1). Таким образом, в течение весенне-летнего периода

общепопуляционные средние арифметические по всем количественным морфологическим признакам уменьшаются, летне-осеннего – увеличиваются. Объективное наличие именно такой сезонной динамики подтверждается при анализе средних, рассчитанных отдельно для 2-го и 3-го поколений, как у самок, так и у самцов. Это наблюдение также позволяет сделать вывод о влиянии генетических факторов на обнаруженную сезонную динамику.

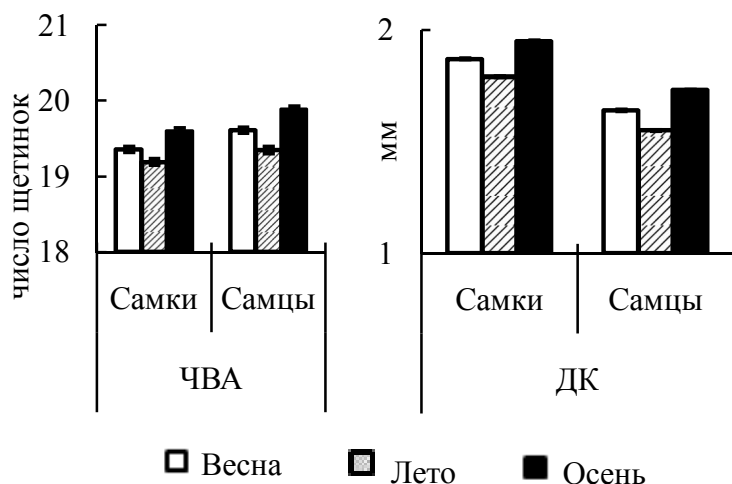


Рис. 1. Сезонная динамика средних арифметических количественных морфологических признаков природной популяции *D. melanogaster* за оба поколения.

не-летний период происходит увеличение изменчивости, к осени – уменьшение, назовём первым сценарием.

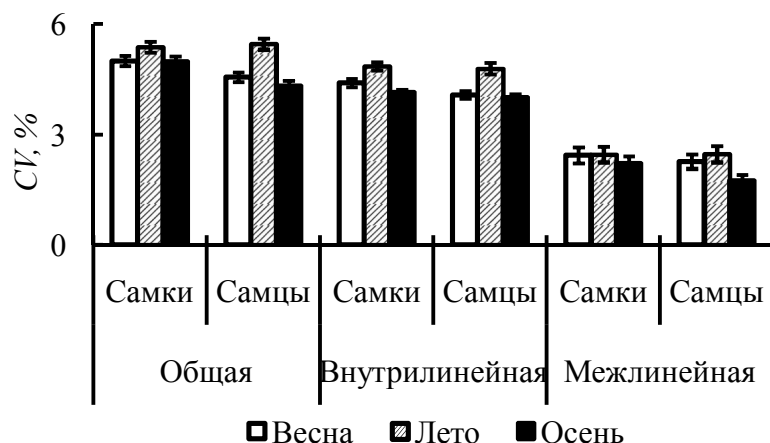


Рис. 2. Сезонная динамика общей, внутри- и межлинейной изменчивости (CV) счётного количественного морфологического признака (ЧВА) в природной популяции *D. melanogaster*.

представлял собой изменчивость, детерминируемую средовыми факторами. Этот показатель обнаруживает такую же закономерность, как и общий CV, но значительно чаще проявляясь на статистически достоверном уровне (рис. 3). Сравнение показателей внутрилинейного CV между поколениями в большинстве случаев показало отсутствие статистически существен-

С помощью общего CV была проведена оценка общей фенотипической изменчивости количественных морфологических признаков. Оказалось, что этот показатель вариации как у самок, так и у самцов по счётным признакам проявляет общую закономерность: потомки особей, отловленных летом, всегда характеризуются максимальными показателями общего CV, а отловленных осенью – минимальными. Для весенней выборки характерна промежуточная величина этого показателя (рис. 2). Аналогичная картина наблюдается по ЧСЦ. Такую сезонную динамику, когда в весен-

По мерным признакам характерен иной характер сезонной динамики общего CV: у потомков особей, отловленных весной и летом, значения были высокие, между собой достоверно не отличаясь, а осенью – гораздо ниже (рис. 3). По ДБ картина схожая. Снижение общепопуляционной фенотипической изменчивости от весны к осени назовём вторым сценарием сезонной динамики изменчивости.

Внутрилинейный CV

ных различий. Преемственность между поколениями значений внутрилинейного CV предполагает возможное наследование линейных показателей этого компонента изменчивости. В то же время сезонная динамика внутрилинейного CV как между поколениями, так и за оба поколения имела общий характер почти по всем признакам. Это свидетельствует о наличии общих закономерностей, определяющих сезонную динамику среднего компонента изменчивости исследованных признаков.

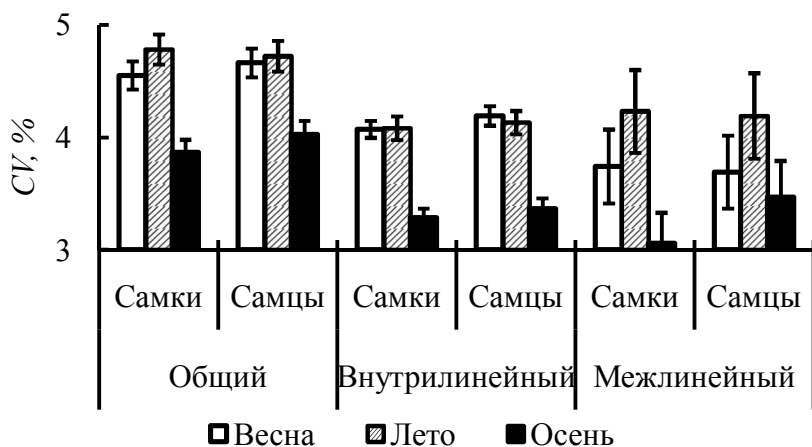


Рис. 3. Сезонная динамика общей, внутри- и межлинейной изменчивости (CV) мерного количественного морфологического признака (ДК) природной популяции *D. melanogaster*.

весенней и летней выборками, осенью же он достоверно ниже (рис. 2, 3). Сравнение значений межлинейного CV между поколениями показало отсутствие различий по всем исследованным количественным морфологическим признакам. Это наблюдение говорит о высокой наследуемости значений признаков.

Оценка влияния факторов, определяющих сезонную динамику изменчивости количественных морфологических признаков дрозофилы. Эту оценку проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (схема с взаимодействием). Дисперсия по фактору «поколение» оценивала компонент изменчивости, определяемый вариацией экологических условий в двух последовательных поколениях и была тождественна ранее вычисленному внутрилинейному CV . Дисперсия по фактору «линия» определялась генетическими различиями и была аналогична межлинейному CV . Взаимодействием «поколение-линия» оценивали степень генетической гетерогенности по модификационной изменчивости (фенотипической пластичности) количественных морфологических признаков.

Действие фактора «поколение» по счётным признакам недостоверно, как правило, в одной из трёх изученных сезонных выборок. Так, у самок по ЧСЩ и у самцов по ЧВА влияние этого фактора недостоверно летом ($F=3,55$; $F=3,49$ соответственно, в обоих случаях $df_{1/2}=1/528$, $P>0,05$), у самцов по ЧСЩ – осенью ($F=3,71$; $df_{1/2}=1/472$, $P>0,05$). У самок по ЧВА влияние «поколение» достоверно во всех трёх сезонных выборках. Следовательно, каких-либо чётких тенденций по сезонной динамике влияния фактора «поколение» на счётные признаки не выявлено.

По мерным признакам влияние фактора «поколение» всегда высоко достоверно ($P<0,001$). Например, у самцов по ДК весной $F=542,43$, $df_{1/2}=1/520$; летом $F=266,86$, $df_{1/2}=1/488$ и осенью $F=159,32$, $df_{1/2}=1/472$. Такие же высокие значения этот показатель обна-

чивости исследованных признаков.

Межлинейный CV определяется в основном генетической изменчивостью выборки линий, следовательно, и особей, от которых линии были заложены (Гречаный и др., 2004а, б). Этот компонент вариации показал отсутствие сезонной динамики по счётным признакам у самок. В остальных случаях анализируемый показатель характеризуется отсутствием различий между

ружил и в остальных случаях. При этом имеет место последовательное снижение доли влияния фактора «поколение» от весны – к лету и далее к осени. Так, у самок по ДК доли влияния составили 43,12; 38,81 и 13,74 %, а у самцов – 48,80; 31,46 и 22,83 %, весной, летом и осенью, соответственно. Следовательно, динамика этого фактора аналогична той, что была выявлена при анализе внутрилинейного *CV*.

Дисперсия по фактору «линия» во всех случаях была статистически достоверной ($P < 0,001$). По счётным признакам значения F варьировали от 1,85 ($df_{1/2}=58/472$) до 4,99 ($df_{1/2}=64/520$); по мерным – от 2,59 ($df_{1/2}=64/520$) до 5,96 ($df_{1/2}=65/528$). Это значит, что отловленные особи, от которых были заложены линии, следовательно, и в целом популяция «Иноземцево» характеризуются генетической гетерогенностью по изученным признакам в течение всего периода активной жизни, т.е. от весны к осени. Эти результаты подтверждают выводы, сделанные при анализе межлинейного *CV*, и свидетельствуют о существенном влиянии генетических факторов на фенотипическую изменчивость признаков.

Доли влияния фактора «линия» по счётным и мерным признакам сопоставимы. Так, по ЧСЦ доля влияния фактора «линия» варьирует от 13,48 до 25,21 %, по ЧВА – от 7,56 до 15,42 %, при этом по ЧСЦ доля влияния этого фактора всегда выше, чем по ЧВА. По мерным признакам эти показатели таковы: ДК – 11,64–19,29 %; ДБ – 6,16–18,28 %, причём у самок показатель всегда выше по ДК, у самцов весной и летом – по ДБ, а осенью – по ДК.

Показано, что достоверное влияние взаимодействия факторов «линия-поколение» на изменчивость счётных признаков встречается эпизодически. У самок по ЧСЦ – летом ($F=1,42$, $df_{1/2}=65/528$, $P < 0,05$) и осенью ($F=1,86$, $df_{1/2}=64/520$, $P < 0,001$); по ЧВА – только летом ($F=1,65$, $df_{1/2}=65/528$, $P < 0,01$). У самцов достоверное влияние взаимодействия обнаружено только весной по ЧСЦ ($F=1,59$, $df_{1/2}=64/520$, $P < 0,01$). Во всех остальных случаях достоверное взаимодействие у самцов отсутствует. Таким образом, этот показатель по ЧСЦ выше, чем по ЧВА, а у самок выше, чем у самцов.

По ДК и ДБ достоверное влияние взаимодействия обнаруживается всегда. Значения F при этом варьируют от 1,34 ($df_{1/2}=64/520$, $P < 0,05$) до 3,78 ($df_{1/2}=65/528$, $P < 0,001$). Другими словами, установлено, что одни и те же экспериментальные условия по-разному влияют на характер изменения ДК и ДБ у особей из различных линий. Каких-либо чётких закономерностей сезонной динамики доли влияния взаимодействия по мерным признакам не выявлено, но как тенденцию можно отметить чрезвычайно низкие значения этого показателя в весенней выборке и высокие – в летней и осенней. Как следствие, для доли влияния по взаимодействию характерны весьма существенные колебания: от 2,07 (весна) до 14,28 % (лето) по ДК и от 6,16 (весна) до 24,54 % (осень) по ДБ. Доля влияния по взаимодействию по ДБ всегда выше, чем по ДК. При этом в первом случае она сопоставима с влиянием фактора «линия», а во втором – с влиянием фактора «поколение».

Данные, полученные с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, подтверждают некоторые выводы, сделанные на основании оценки изменчивости с помощью общего и внутрилинейного *CV*. Так, достоверное влияние фактора «линия» говорит о наличии генетической гетерогенности в исследуемой природной популяции дрозофилы по количественным морфологическим признакам.

Таким образом, общепопуляционный подход позволяет сделать ряд важных предположений, описывающих общие особенности влияния экологических факторов и генетиче-

ской компоненты на сезонную динамику изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции. Между тем, для проверки этих предположений необходима качественная характеристика внутривидовых групп особей, различающихся средними арифметическими и модификационной изменчивостью. При выделении таких групп по исследованным количественным морфологическим признакам *D. melanogaster* из природной популяции «Иноземцево» мы стремились учитывать и их генетические различия.

Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по количественным морфологическим признакам. Для исследования сезонной динамики фенотипической структуры по количественным признакам мы объединили все сезонные выборки в единый массив, провели по нему группировку, а затем полученные структурные классы разнесли по соответствующим сезонам. В этом случае картина сезонного изменения фенотипической структуры более наглядна и позволяет выявить влияние на неё отбора.

Структурно-функциональная композиция популяции есть результат влияния комплекса факторов, для оценки которого мы использовали пять подходов к группировке. При первом (группировка особей) и втором (группировка линий) применяли классическую группировку данных, в этом случае фенотипическая структура отражала преимущественно влияние экологических факторов. При третьем и четвёртом использовали группировку линий по средним и внутрилинейному *CV* соответственно с применением МРВ. В этом случае фенотипическая структура отражала генетически дифференцированные группы по значениям признаков и ширине «нормы реакции». Наконец, пятый подход к оценке фенотипической структуры состоял в выделении групп линий, различающихся характером корреляции и степенью её статистической достоверности.

Использование первого, второго и третьего подходов привело к выделению одного и того же количества классов по исследованным признакам. По счётным признакам это были фенотипические классы с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс) и высокими (В-класс) значениями признака. Границы классов по счётным признакам у самцов и самок совпали, поэтому, несмотря на половую дифференциацию особей по средним этих признаков, для особенностей структурной организации такие различия по ЧСЦ и ЧВА нехарактерны. По ДК выделено пять фенотипических классов особей с очень низкими (ОН-класс), низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс), высокими (В-класс) и очень высокими (ОВ-класс) значениями. По ДБ выделено три фенотипических класса: с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс), высокими (В-класс) значениями. В отличие от счётных признаков, по мерным границы классов имеют четкую половую специфику. Рассмотрим более подробно характер сезонной динамики фенотипической структуры по результатам первого (индивидуальные значения) и третьего (учитывающего генетические особенности линий) подходов. Результаты второго подхода качественно не отличаются от результатов первого.

Сезонная динамика фенотипической структуры по ЧВА с использованием первого подхода имела следующий вид (рис. 4). Весной и осенью модальным является П-класс, летом – Н-класс. Количественное наполнение Н- и П-классов по ЧВА примерно сопоставимо, количество особей в В-классе значительно ниже. Следовательно, по ЧВА смена фенотипической структуры происходит дважды в год, что сближает характер этой сезонной динамики с первым сценарием, описанным для общепопуляционной изменчивости.

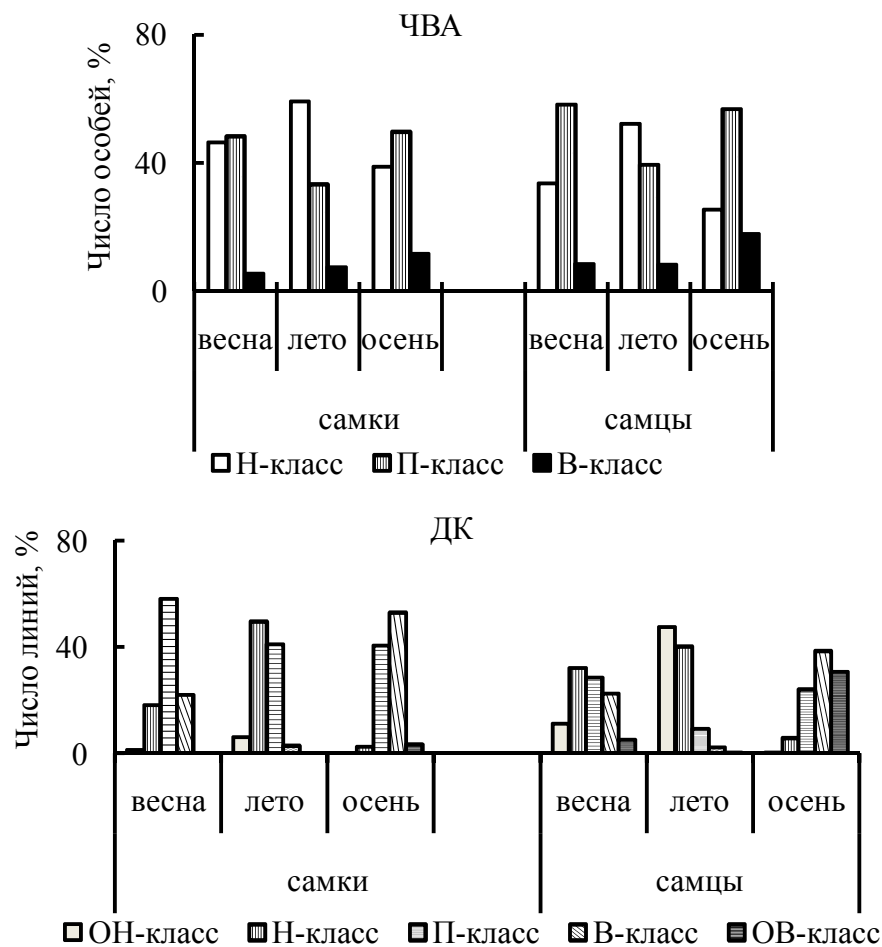


Рис. 4. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* (первый подход) по счётному (ЧВА) и мерному (ДК) количественным морфологическим признакам.

Сезонная динамика фенотипической структуры по мерным признакам характеризуется тем, что не все фенотипические классы представлены в отдельных сезонных выборках. На примере ДК (рис. 4), видно, что общая картина сезонной перестройки фенотипической структуры по мерным признакам имеет следующий вид: летом она направлена на увеличение количества особей с мелкими размерами крыла и бедра, а осенью – с крупными. Все эти закономерности статистически достоверны. Например, по ДК χ^2 был равен 92,23 и 80,14 ($df=8$, $P<0,001$) у самок и самцов соответственно.

Применение третьего подхода показало следующий характер структурных особенностей популяции. Соотношение линий, принадлежащих к различным фенотипическим классам по счётным признакам, у самок и самцов характеризуется наличием мощного П-класса, на который приходится примерно 2/3 всего количества линий, и двух крайних Н- и В-классов (рис. 5). Сезонное изменение фенотипического состава происходит в основном за счёт изменения количества особей в крайних классах, т.е. носит направленный характер. Например, в весенний период наблюдается примерно одинаковое количество особей с генетически обусловленным высоким и низким ЧВА (Н- и В-классы). Летом увеличивается количество особей с малым (Н-класс), а осенью – с большим (В-класс) ЧВА. Выявленная сезонная динамика

По ЧСЦ сезонная динамика фенотипической структуры качественно сходна с вышеописанной. Обнаруженная сезонная динамика фенотипической структуры по счётным признакам статистически достоверна, а её характер лишён половой специфики. Так, значения χ^2 при оценке сезонной динамики по ЧВА у самок и самцов составили 10,64 ($P<0,05$) и 19,75, ($P<0,001$) соответственно ($df=4$). Сравнение структуры между полами дали следующие результаты: 3,58; 0,99 и 4,58 – весной, летом и осенью соответственно (во всех случаях $df=4$, $P>0,05$). Между средними арифметическими и CV наблюдается обратная взаимосвязь: в классе с высокими значениями среднего изменчивость низкая, а в Н-классе – высокая.

всегда достоверна. Например, значения χ^2 для ЧВА составили 27,24 и 61,09 ($df=4$, $P<0,001$) у самок и самцов соответственно.

Достоверные половые различия в фенотипическом составе популяции по счётным

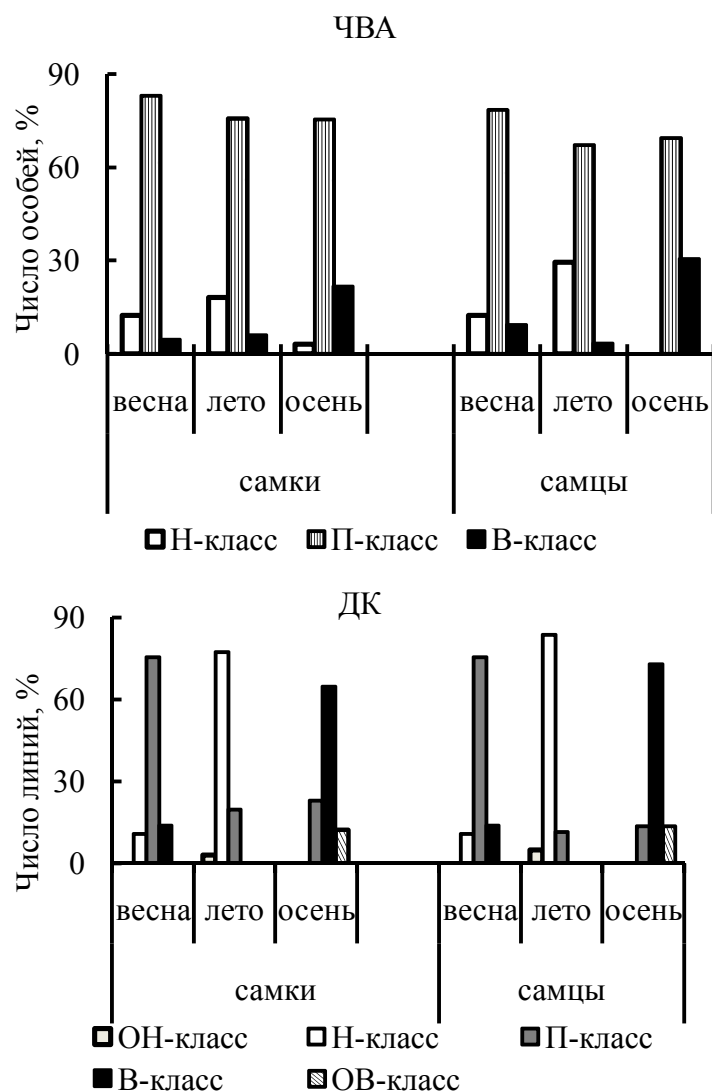


Рис. 5. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* (третий подход) по счётному (ЧВА) и мерному (ДК) количественным морфологическим признакам.

Показано отсутствие половых различий фенотипической структуры (третий подход) по мерным признакам в различные сезоны. Значения χ^2 весной, летом и осенью для ДК составили 0,00; 2,87 и 3,03 ($df=4$, $P>0,05$). Сезонное изменение фенотипической структуры высоко достоверно: χ^2 у самок и самцов для ДК равен 288,05 и 350,89 ($df=8$, $P<0,001$). Следовательно, изменение фенотипического состава при использовании третьего подхода сопровождается интенсивной перегруппировкой вариант во всех классах. В результате летом в популяции преобладают особи с малыми размерами крыла и бедра, осенью доминируют мухи с противоположными размерами мерных признаков, а весной – с промежуточными. Эти данные, с одной стороны, ещё раз подтверждают наличие генетической гетерогенности природ-

признакам не обнаружены. Значения χ^2 весной, летом и осенью для ЧВА составили 0,43, 0,13 и 0,09 ($df=2$, $P>0,05$).

Сравнение фенотипической изменчивости у особей из различных классов по счётным признакам показало, что максимальной вариацией в пределах любого фенотипического класса, выделенного с использованием третьего подхода, характеризуется летняя выборка мух.

По ДК при сезонной смене условий жизни особи классов ОН и ОВ встречаются только в одной из трёх сезонных выборок – летней и осенней соответственно (рис. 5). Фенотипы Н- и В- классов представлены в двух выборках: весенней и летней, а также в весенней и осенней соответственно. Только особи П-класса обнаружены во всех трёх сезонных выборках. По ДБ Н-класс представлен в весенней и летней выборках, но отсутствует в осенней. В-класс у самок представлен во всех трёх сезонных выборках, а у самцов – только в осенней. П-класс, как и по всем остальным признакам, имеется во всех трёх сезонных выборках.

ной популяции *D. melanogaster* по ДК и ДБ, а с другой – вскрывают её структуру в весенний, летний и осенний периоды.

При сравнении общего *CV* мерных признаков у разных фенотипических классов в рамках отдельных сезонных выборок показано, что по мере смены сезонов от весны к лету и далее к осени происходит достоверное снижение изменчивости. При сравнении межгрупповых средних и изменчивости ДК выявилась достоверная тенденция обратной связи этих показателей.

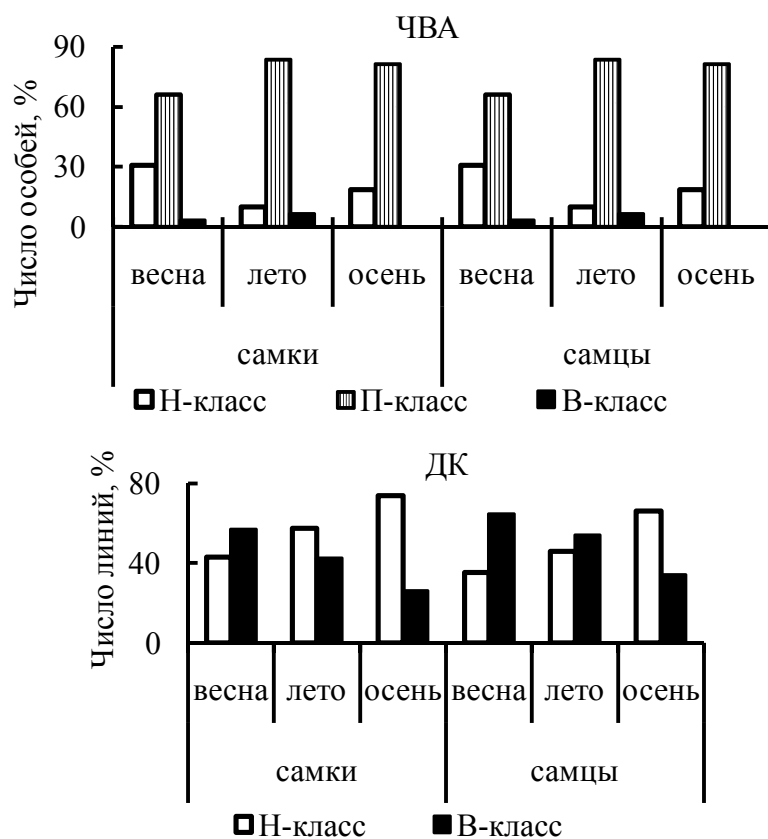


Рис. 6. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* (четвёртый подход) по изменчивости счётного (ЧВА) и мерного (ДК) количественных морфологических признаков.

ного *CV* по разным сезонным выборкам: 11,96–12,36 % (ЧСЦ) и 6,28–8,14 % (ЧВА) – у самок и 12,77–13,24 % (ЧСЦ) и 6,78–9,98 % (ЧВА) – у самцов. За редким исключением, внутри каждого класса между сезонами выделенные группы линий не различались по показателям внутрилинейного *CV*, а между классами эти различия были всегда достоверны. Значимых отличий между показателями изменчивости самок и самцов в большинстве случаев также не обнаружено.

Характерной особенностью фенотипической структуры по изменчивости счётных признаков (четвёртый подход) является наличие мощного П-класса, почти всегда имеющего статус модального (рис. 6). Иными словами, в течение всех трёх сезонов в популяции доминируют особи с генетически детерминированным промежуточным уровнем модификационной изменчивости. Сезонная динамика определяется соотношением особей в классах с высо-

Применение четвёртого подхода по счётным признакам привело к выделению трёх фенотипических классов. В Н-класс попали линии, которые характеризуются низкими значениями внутрилинейного *CV* по ЧСЦ и ЧВА, где этот показатель по разным сезонным выборкам оказался равен: 5,95–6,33 % (ЧСЦ) и 2,09–2,47 % (ЧВА) – у самок; 5,87–6,68 % (ЧСЦ) и 2,07–2,11 % (ЧВА) – у самцов. П-класс составили линии с промежуточными значениями внутрилинейного *CV* счётных признаков по разным сезонам: 8,64–9,02 % (ЧСЦ) и 4,12–4,17 % (ЧВА) – у самок и 8,74–8,98 % (ЧСЦ) и 4,19–4,44 % (ЧВА) – у самцов. Наконец, В-класс был представлен линиями, которые обладали высокими значениями внутрилиней-

кими и низкими значениями этого показателя. Так, летом более многочислен В-класс, характеризующийся высокими значениями изменчивости, а весной и осенью – Н-класс, у представителей которого межлинейная изменчивость низкая.

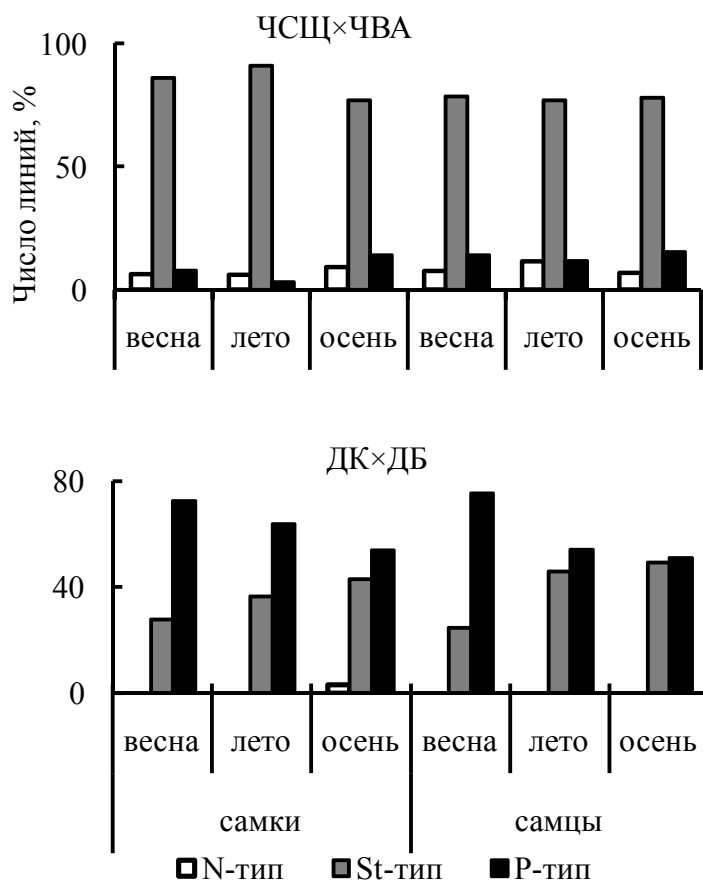


Рис. 7. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* (пятый подход) по корреляции счётных (ЧСЦ×ЧВА) и мерных (ДК×ДБ) количественных морфологических признаков.

ла результаты анализа структуры изменчивости всей популяции, когда количество особей с генетически детерминированной низкой изменчивостью последовательно увеличивается от весны к лету и далее – к осени (рис. 6). Количество линий с высокой изменчивостью последовательно снижается в том же направлении. Так, вычисление χ^2 для оценки статистической достоверности сезонной динамики привело к следующим результатам. По ЧСЦ у самок и самцов его значения составили 19,55 и 27,45 ($df=4$, $P<0,001$), по ЧВА – 16,54 и 20,23 ($df=4$, $P<0,001$), по ДК – 19,48 и 19,50 ($df=2$, $P<0,001$), наконец, по ДБ – 12,95 и 14,46 ($df=2$, $P<0,01$, $P<0,001$).

С помощью пятого подхода мы оценивали структуру популяции по связи между отдельными признаками. Поэтому вначале охарактеризуем общие закономерности корреляции. С этой целью использовали общепопуляционный коэффициент корреляции Пирсона r_1 , который показал, что связи в паре ЧСЦ×ЧВА как между \bar{x} , так и между CV статистически не существенны, а в паре ДК×ДБ – достоверны (табл. 1). Эти результаты, в общем, соответствуют ранее полученным и дают общую картину, но не позволяют выявить присутствие меж-

Применение четвертого подхода к мерным признакам привело к выделению двух фенотипических классов, обладающих низкой и высокой изменчивостью. У самок Н-класса значения внутрилинейного CV в различные сезоны были равны 2,60–2,63 % и 2,07–2,27 % по ДК и ДБ соответственно. У самцов эти значения для данного класса линий составили 2,39–2,51 % по ДК и 2,12–2,26 % по ДБ. В-класс у самок имел значения 3,95–4,21 % (ДК) и 3,34–3,66 % (ДБ), а у самцов – 3,77–4,10 % (ДК) и 3,47–3,72 % (ДБ). Внутри каждого класса между сезонами выделенные группы линий не различались по показателям внутрилинейного CV , между классами эти различия были статистически существенны. Значимых различий между самками и самцами по этому показателю не выявлено.

Сезонная динамика соотношения линий с низкой и высокой изменчивостью оказалась статистически достоверной и полностью подтвердила

линейных различий в этих двух парах корреляции. Для решения этой задачи использовали линейный показатель корреляции Пирсона r_2 , который вычислили отдельно для каждой линии. Кроме того, оценка линейных показателей корреляции позволяет оценить фенотипическую структуру природной популяции по уровню корреляции и её возможную сезонную динамику. В данном случае для выделения фенотипических классов использовали уровень достоверности коэффициентов корреляции ($P < 0,05$), т.е. достоверную отрицательную корреляцию относили к N-классу, недостоверную – ко St-классу и достоверную положительную – к P-классу.

Таблица 1 – Сезонная динамика межлинейной корреляции количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Пол	Сезон	N	Пары признаков			
			ЧСЦ×ЧВА		ДК×ДБ	
			r_1 между			
			\bar{x}	CV	\bar{x}	CV
Самки	Весна	65	-0,138	-0,005	0,607***	0,634***
	Лето	66	0,031	0,044	0,512***	0,677***
	Осень	65	0,205	-0,080	0,455**	0,433**
	Всего	196	0,180	0,047	0,813***	0,630***
Самцы	Весна	65	0,119	0,083	0,561***	0,579***
	Лето	61	-0,236	0,057	0,508***	0,517***
	Осень	59	-0,089	0,054	0,513***	0,666***
	Всего	185	0,152	0,106	0,834***	0,585***

Обнаружено, что между ЧСЦ и ЧВА как у самок, так и у самцов во все исследованные сезоны года можно выделить три группы линий: N – корреляция достоверная и отрицательная, St – корреляция отсутствует и P – корреляция достоверная и положительная (рис. 7). Наличие линий с достоверной корреляцией между ЧСЦ и ЧВА при отсутствии общей корреляции между признаками следует считать наиболее важным результатом, так как: во-первых, это свидетельствует о том, что структурный анализ позволяет выявить нестандартные связи между признаками, которые могут определяться генотипом; во-вторых, структурированность популяции позволяет «свёртывать» изменчивость и уклоняться от нежелательного влияния отбора. При этом оценка общепопуляционных параметров показывает отсутствие достоверной взаимосвязи, тогда как некоторые линии демонстрируют её наличие как положительного, так и отрицательного характера. Необходимо отметить, что в нашем случае линии, у особей которых корреляция в паре ЧСЦ×ЧВА отсутствует, доминируют на протяжении всех трёх сезонов как у самок, так и у самцов. Количество же линий с положительной и отрицательной корреляцией примерно сопоставимо, что в итоге приводит к отсутствию достоверной сезонной динамики. На основании этого можно сделать два вывода. Первый: отсутствие выраженной корреляции между счётными признаками в природной популяции дрозофилы объясняется, с одной стороны, доминированием линий с отсутствием корреляции, с другой – приблизительным паритетом линий с положительной и отрицательной корреляцией. Второй: отсутствие выраженной сезонной динамики структуры по коррелятивным взаимосвязям между счётными признаками свидетельствует о слабом действии отбора на этот показатель.

Оценка r_2 между ДК и ДБ и последующее вскрытие фенотипической структуры по корреляции ДК×ДБ привело к иным результатам (рис. 7). Так, в большинстве случаев выделено две группы линий – с недостоверной и достоверной положительной корреляцией. У самок осенью обнаружены две линии со статистически существенной отрицательной корреляцией. Сезонная динамика соотношения этих двух групп статистически значима. χ^2 у самок составил 7,34 ($df=2$, $P<0,05$), а у самцов – 14,82 ($df=2$, $P<0,001$). Показано последовательное понижение количества линий с достоверной корреляцией и увеличение количества линий с недостоверной корреляцией от весны к лету и далее – к осени. У самок осенью даже появляется некоторое количество линий с отрицательной корреляцией. Такие результаты позволяют подтвердить ранее полученные данные относительно наиболее низкой корреляции ДК×ДБ осенью, более того, снижение этого показателя можно объяснить влиянием селекционно-генетических факторов.

Сезонная динамика структуры природной популяции *D. melanogaster* по фенотипической реакции плодовитости на увеличение плотности населения и её связь с изменением морфологических признаков. Для анализа общепопуляционной тенденции сезонной динамики изменчивости популяции по реакции особей на увеличение плотности использовали данные двух подходов. Вычисляли значения плодовитости при низкой и высокой плотности и ИР линий, заложенных от самок, выловленных в весенний, летний и осенний периоды, в F_2 и F_3 от начала их закладки. Из полученных данных следует, что при сезонной смене условий жизни от весны к осени фенотипическая реакция плодовитости на увеличение плотности населения уменьшается, а ИР увеличивается. Этот эффект достигается за счёт понижения плодовитости особей при низкой плотности. Так, средняя плодовитость при низкой плотности весной, летом и осенью составила соответственно 38,8; 29,2 и 22,9 яйца на самку, при высокой 6,8; 7,9 и 7,0, а ИР 0,18; 0,27 и 0,31. Эти данные устойчиво воспроизводятся в двух последовательных поколениях, что позволяет утверждать о наличии генетического контроля за изменением плодовитости при сезонном изменении численности и плотности популяции.

Количественную оценку генетической неоднородности выборок по исследуемому показателю проводили при помощи трёхфакторного дисперсионного анализа. В нашем случае общую изменчивость плодовитости весенней, летней и осенней выборок разлагали на дисперсию, определяемую изменением плотности, различиями между линиями, особенностями опыта, взаимодействием между этими факторами, и остаточную изменчивость. Для нас наибольший интерес представляет анализ вклада в общую дисперсию взаимодействия факторов «линия-плотность», которое отражает реакцию особей из различных линий на увеличение плотности. В весенний и летний периоды этот вклад существен и значим ($F=2,4$, $df_{1/2}=65/254$, $P<0,001$ и $F=1,6$, $df_{1/2}=65/254$, $P<0,01$, соответственно); в осенний недостоверен ($F=0,9$, $df_{1/2}=64/260$, $P>0,05$).

Оценку генетической структуры популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и её сезонной динамики проводили по данным взаимодействия «линия-плотность» в трёхфакторном дисперсионном анализе с использованием МРВ. В весенней и летней выборках было дифференцировано по три генетически различных класса линий (рис. 8). Линии с низкими значениями ИР, т.е. регулируемые (Н и П классы, ИР=0,14 и 0,20), преобладают весной, а линии с промежуточными и высокими, т.е. нерегулируемые (П и В клас-

сы, $IP=0,27$ и $0,43$) – летом. В осенней выборке статистически достоверное взаимодействие «линия-плотность» отсутствовало, поэтому можно полагать, что она представлена одним генетически гомогенным классом с высокими значениями $IP=0,31$ (В класс). Регулируемые линии в весенней выборке обладают большей плодовитостью при низкой плотности, а в летней – пониженной плодовитостью при высокой плотности по сравнению с нерегулируемыми.

Как следует из вышеизложенного, снижение фенотипической реакции плодовитости самок на увеличение плотности населения от весны к осени происходит за счёт сезонного отбора фенотипов с узкой «нормой реакции» по плодовитости (н-тип). Такая же картина была описана нами выше для мерных признаков, по которым также от весны к осени происходило наращивание фенотипов с генетически детерминированной узкой «нормой реакции» по

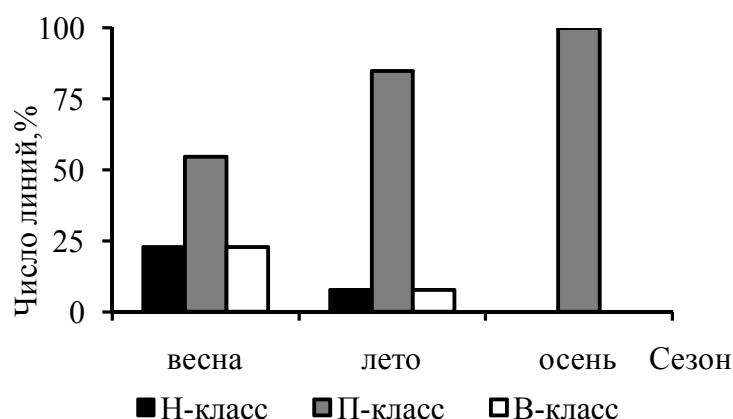


Рис. 8. Сезонная динамика генетической структуры природной популяции дрозофилы по реакции плодовитости на увеличение плотности.

по 10 линий р- и н-типов по плодовитости и оценили у самок из этих линий ЧВА и ДК. Результаты, представленные в табл. 2, свидетельствуют о том, что по каждому сезону р-тип по плодовитости обладает высокой внутрилинейной изменчивостью по ЧВА и ДК, т.е. включает особей В-класса, а н-тип, соответственно, низкой изменчивостью морфологических признаков, т.е. состоит из особей Н-класса.

Таблица 2 – Изменчивость (CV , %) плодовитости и морфологических признаков у особей р- и н-типа

Признак	Сезон	Р-тип	Н-тип
Плодовитость	Весна	$108,0 \pm 1,00$	$68,4 \pm 7,79$
	Лето	$96,1 \pm 2,29$	$57,2 \pm 2,57$
	Осень	$92,3 \pm 1,92$	$41,3 \pm 4,01$
ЧВА	Весна	$3,97 \pm 0,659$	$3,58 \pm 0,580$
	Лето	$4,89 \pm 0,485$	$3,91 \pm 0,153$
	Осень	$4,23 \pm 0,358$	$3,85 \pm 0,060$
ДК	Весна	$4,05 \pm 0,367$	$3,97 \pm 0,349$
	Лето	$3,65 \pm 0,348$	$3,59 \pm 0,238$
	Осень	$3,97 \pm 0,460$	$3,48 \pm 0,091$

Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и связь с плодовитостью. При оценке влияния экологических факторов на популяционную структуру при сезонной смене условий жизни важным показателем является устойчивость к изменению температуры среды обитания. В настоящей работе мы оценивали холодоустойчивость самцов дрозофилы по продолжительности жизни (в мин) в условиях холодового шока (при температуре 2–7 °С). Наибольшими значениями этого показателя характеризуются потомки особей, отловленных весной (205,5±2,93 и 177,7±1,83 мин в F₂ и в F₃, соответственно). В летний период значения этого показателя понижаются (112,1±1,32 и 75,3±1,16 мин в F₂ и в F₃), осенью снова возрастают, хотя и не достигают уровня холодоустойчивости самцов весеннего периода (164,6±2,52 (F₂) и 154,5±2,26 (F₃) мин). Как видно из этих данных, наблюдается хорошая повторяемость исследуемого показателя в двух поколениях. Эти результаты, свидетельствуют о генетической обусловленности наблюдаемых различий. Нами отмечено также и наличие чёткой отрицательной связи между сезонными изменениями степени холодоустойчивости особей и значений температуры воздуха. Общая фенотипическая изменчивость холодоустойчивости, оценённая в CV, весной так же оказалась максимальной (24,7 %), а летом и весной эти показатели практически совпадали – 20,5 и 20,9 %, соответственно.

Каковы факторы, определяющие обнаруженные сезонные изменения холодоустойчивости и уровня её изменчивости? На этот вопрос мы попытались ответить с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (модель без взаимодействия). Весенняя выборка характеризуется достоверными отличиями дисперсии по фактору «линия» от случайной ($F = 1,8$; $df_{1,2}=64/4$, $P < 0,01$). Это свидетельствует в пользу утверждения, что и весенняя выборка была генетически гетерогенна по продолжительности жизни самцов при низкой температуре, т.е. по холодоустойчивости. В летней и осенней выборке межлинейная дисперсия статистически не отличалась от случайной, т.е. генетическая гетерогенность по исследуемому показателю в этот период в природной популяции отсутствовала. Следовательно, общая фенотипическая изменчивость по холодоустойчивости в разные сезоны формируется за счёт разных компонентов: в весенний период включает генетическую составляющую, в летний определяется только экологическими факторами, а в осенний достоверного влияния этих компонентов на межлинейную изменчивость не обнаружено.

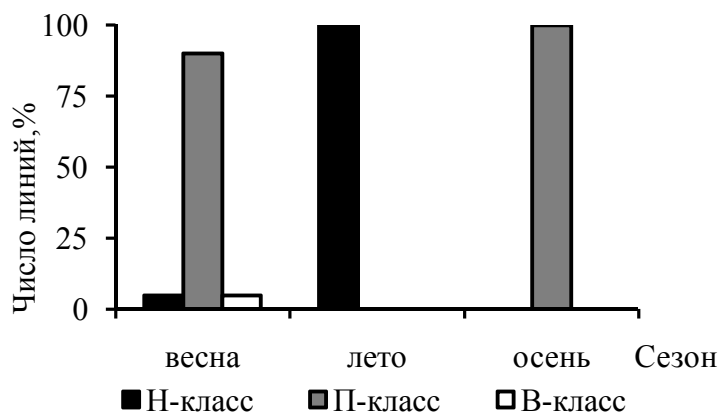


Рис. 9. Сезонная динамика генетической структуры природной популяции дрозофилы по холодоустойчивости.

При оценке фенотипической структуры в весенней выборке было выделено три генетически различных класса линий (Н, П и В-классы), из которых более 90 % составили модальный П-класс (рис. 9). Таким образом, несмотря на достоверные межлинейные различия, генетическая гетерогенность природной популяции по холодоустойчивости самцов в период отлова выборки (21–25 мая) была невелика. В летней и осенней выборках статистически значимого вклада в общую диспер-

сию по холодоустойчивости генетической компоненты не выявлено. Этот факт позволяет заключить, что и выборки линий, и природная популяция дрозофилы летом и осенью включают один генетически однородный по холодоустойчивости класс особей с низкими (Н-класс) и промежуточными (П-класс) значениями (рис. 9). Оценка генетической гетерогенности и структуры трёх выборок линий популяции дрозофилы по холодоустойчивости свидетельствует о том, что происходит сезонное генетическое изменение этого показателя.

Таким образом, весной преимущество имеют особи с высокими холодоустойчивостью, плодовитостью и крупными размерами тела, а летом – с низкими значениями этих количественных признаков и мелкими размерами. Осенью в популяции сохраняется доминирование особей с низкой плодовитостью, но их холодоустойчивость повышается, а размеры тела становятся максимальными. Следовательно, при изменении средних значений очевидно проявление первого сценария, при которой резкие изменения структуры происходят дважды в год при сезонной смене условий жизни. Механизмы этих общепопуляционных изменений в ответ на динамику условий жизни определяются сезонным отбором генотипов по ряду количественных морфологических и физиологических признаков. Так, весной в популяции доминируют особи с генетически детерминированной широкой модификационной изменчивостью («нормой реакции»). Возможно, что высокая изменчивость и, как следствие, реактивность дают им преимущество при влиянии непредсказуемых изменений фактора. Летом происходит постепенное и, в общем, предсказуемое увеличение плотности и преимуществом получают особи с генетически детерминированной умеренной модификационной изменчивостью, характеризующиеся стабильностью важных количественных показателей. Осенью, при снижении плотности (за счёт увеличения пищевых ресурсов) и температуры, особи изменяют средние значения, становясь крупнее, но снижают плодовитость. В этом случае очевидно, что сезонная динамика происходит по второму сценарию – постепенное и последовательное изменение структуры популяции.

Для подтверждения полученных на дрозофиле данных о влиянии отбора на динамику фенотипической изменчивости количественных признаков мы обратились к объекту, обладающему иной биологией, – дафнии.

Глава 4. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДАФНИИ ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

Структура изменчивости природной популяции дафнии по количественным морфологическим признакам. Данные анализа средних и ИР, представленные в табл. 3, показывают, что при снижении количества корма плодовитость и значения всех 12 изученных морфологических признаков сокращаются, продолжительность созревания увеличивается, по выживаемости чётких тенденций не обнаружено. Хотя все эти особенности на статистически достоверном уровне, кроме длины хвостовой иглы и длины антеннулы, не подтверждаются, следует подчеркнуть, что обнаруженные тенденции воспроизводятся в обоих поколениях, что свидетельствует о наследуемости фенотипической реакции этих признаков на изменение исследуемого фактора. Кроме того, по морфологическим признакам показано, что различия между поколениями по средним в большинстве случаев достоверны, а по ИР –

незначимы. Это также указывает, что наследственная преобладанность лучше выражена по ИР, чем по средним.

Для анализа влияния генетических факторов на фенотипическую пластичность особей по 12 исследованным морфологическим и трём физиологическим признакам использовали двухфакторную схему дисперсионного анализа с взаимодействием. Общую фенотипическую дисперсию разлагали на дисперсию между клонами («клон»), дисперсию между количеством корма («корм»), дисперсию взаимодействия «клон-корм» и внутриклональную (случайную) дисперсию.

Дисперсия по фактору «клон» достоверна во всех случаях, доля влияния по нему колебалась от 15,63 до 46,8 % по разным признакам. Отклик на тестируемые контрастные условия (фактор «корм») по всем изученным признакам, кроме длины хвостовой иглы, длины антеннулы и продолжительности созревания, статистически недостоверен. Доля влияния этого фактора по длине хвостовой иглы составила 21,15 %, длине антеннулы – 26,36 %, по продолжительности созревания 8,98 %. Низкая доля влияния на дисперсию по фактору «корм» подтверждает результаты анализа \bar{x} и ИР.

Таблица 3 – Средние арифметические (\bar{x}) и индексы реакции (ИР) количественных признаков у *D. pulex* при большом и малом количестве корма в F₁ и F₂

Признак	Поколение	Количество корма, тыс. кл/мл		ИР
		100	10	
Длина тела	F ₁	1855,4±8,03	1790,8±7,58	0,97±0,022
	F ₂	1815,4±7,77***	1837,7±8,61***	1,01±0,017
Длина хвостовой иглы	F ₁	280,4±2,88	242,3±3,26	0,88±0,059
	F ₂	277,3±3,01	237,5±3,25	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: уровни значимости приведены при сравнении поколений.

Наиболее интересно рассмотрение взаимодействия «клон-корм», которое показывает влияние генетических факторов на степень фенотипической реакции особей при изменении количества корма по морфологическим признакам. По всем признакам взаимодействие достоверно при высоком уровне значимости (P<0,001). Доля влияния взаимодействия на изменчивость количественных морфологических признаков колеблется от 13,34 до 34,01 % и примерно соответствует доле влияния межклональной дисперсии. По плодовитости и выживаемости взаимодействие статистически значимо, его доля влияния составляет 16,51 и 26,53 % соответственно. По продолжительности созревания влияние взаимодействия на вариацию признака несущественно.

Недостоверность фактора «корм» (кроме цикломорфных признаков) и статистическая значимость взаимодействия «клон-корм» (кроме продолжительности созревания) по всем исследованным признакам означают, что количество корма не оказывает влияния на обще-

популяционные средние, но определённая часть выборки клонов неоднозначно реагирует на созданные условия. Кроме того, как было показано выше, средние арифметические признаков и их фенотипическая реакция определяется генетическими особенностями клонов. 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. Поскольку эта реакция генетически обусловлена, то выделение качественно отличных групп клонов по ней является также и оценкой генетической структуры популяции.

Генетическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма. Для выделения групп клонов, качественно отличных по фенотипической реакции на созданные в эксперименте условия, использовали МРВ. При этом группировку клонов осуществляли по взаимодействию «клон-корм». Применение этого статистического протокола позволило выделить по всем признакам, кроме длины хвостовой иглы, три класса клонов, особи которых различались по степени реакции признаков на изменение количества корма. 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 $IP < 1$ (R_1). Дафнии, принадлежащие к таким клонам, характеризуются тем, что у них средние арифметические по каждому исследованному признаку при 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 $IP > 1$ (R_2) и характеризовались тем, что у них средние арифметические по каждому исследованному признаку при 10 тыс. кл/мл существенно выше, чем при 100 тыс. кл/мл. Этот тип клонов слабо выражен по цикломорфным признакам: по длине хвостовой иглы он отсутствует, по длине антеннулы представлен только одним клоном. Количественное соотношение между тремя этими типами клонов представляет собой генотипическую структуру природной популяции по степени фенотипической реакции особей на изменение количества корма.

Оценка различий в соотношении клонов в трёх выделенных классах по разным признакам показала, что у дафнии имеются два типа фенотипической структуры по морфологическим признакам. По десяти морфологическим признакам количество клонов колеблется в пределах: $R_1 - 3-5$; $St - 5-8$; $R_2 - 2-4$, статистически не различаясь ($df=18$, $\chi^2=24,14$; $P>0,05$). Такой же тип структуры обнаружен по плодовитости и выживаемости, количество клонов по которым составило в: $R_1 - 3$ и 5 ; $St - 5$ и 8 ; $R_2 - 2$ и 4 соответственно.

Структура по цикломорфным признакам отличается от структуры по остальным морфологическим признакам ($\chi^2=119,45$, $df=22$, $P<0,001$). Количественное соотношение клонов для цикломорфных признаков составило: $R_1 - 9-11$; $St - 3-4$; $R_2 - 0-1$, также между собой не различаясь ($\chi^2=3,01$, $df=2$, $P>0,05$).

Для выяснения особенностей структурной организации популяции дафнии по степени реакции на изменение количества корма необходимо определить, представлены ли одни и те же классы одними и теми же клонами по морфологическим и физиологическим признакам. Это позволило бы выяснить особенности адаптивных стратегий различных генотипических классов при изменении рассматриваемого экологического фактора. Для этого мы рассчитали

ИР выделенных классов по всем признакам у клонов, относящихся к этим классам при их группировке по длине тела и плодовитости. Эти два признака были выбраны из-за их высокой адаптивной ценности, а также потому, что проведённый анализ изменчивости позволяет считать их характерными представителями морфологических и физиологических признаков в рамках изученного нами комплекса. Результаты группировки по длине тела и по плодовитости представлены на рис. 10.

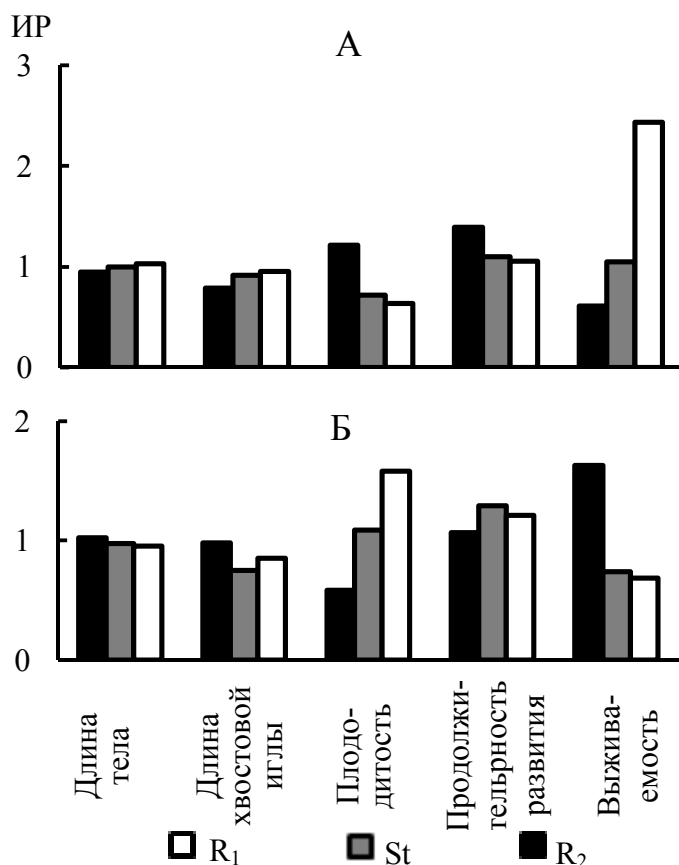


Рис. 10. Значения индексов реакции (ИР) по количественным морфологическим признакам у особей трёх типов клонов *D.pulex*, при группировке клонов по: длине тела (А); плодовитости (Б).

Изменения 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 созревания и снижением выживаемости. Особи из клонов, увеличивающих длину тела при уменьшении количества пищи и сокращающих плодовитость, характеризуются очень незначительным увеличением длины хвостовой иглы, короткой продолжительностью созревания, слабо изменяющейся в изученных грациях количества пищи, и значительным увеличением выживаемости.

Подчеркнём, что все обнаруженные взаимосвязи генетически детерминированы, поскольку по всем исследованным признакам, независимо от их физиологической специализации, обнаружено существенное влияние межклональной вариации, а тип реакции каждого клона в целом один и тот же по всему комплексу признаков. Таким образом, предпринятый нами анализ представляет «срез» генетической структуры популяции по количественным

Из рисунка видно, что длина тела и плодовитость обнаруживают отрицательную клональную взаимосвязь. То есть особи из клонов, снижающих длину тела (R_1 при группировке по длине тела) при уменьшении количества корма, характеризуются увеличением плодовитости (R_2 при группировке по плодовитости). Соответственно, особи из клонов, увеличивающих длину тела при уменьшении количества корма (R_2 по длине тела), характеризуются снижением плодовитости (R_1 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.

показателям. Это заключение предполагает возможность селекционной перегруппировки количественного соотношения выделенных групп клонов при изменении количества пищи в течение сезонного изменения условий жизни.

Исследования, проведённые нами на видах с различной биологией – дрозофиле и дафнии, показывают, что функционирование системы механизмов популяционного гомеостаза включает две важные составляющие. Во-первых, поддержание присутствия в популяции особей с различной генетически детерминированной нормой реакции на изменение экологического фактора. Во-вторых, селекционно-генетическую перестройку соотношения типов особей с разной реакцией по комплексу количественных признаков. Динамическое равновесие соотношения особей с генетически различным типом реакции на экологический фактор и определяет гомеостаз популяции в колеблющихся условиях среды. Насколько эти выводы справедливы для популяций других видов членистоногих, популяционная биология которых существенно отличается от таковой у дрозофилы и дафнии? Для ответа на этот вопрос мы предприняли исследование популяционных параметров и количественных морфологических признаков в природной популяции байкальского эндемика *Epischura baicalensis*.

Глава 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЭПИШУРЫ ИЗ ЮЖНОГО БАЙКАЛА ПО ПОПУЛЯЦИОННЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ И МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Сезонная динамика возрастной и половой структуры природной популяции *E. baicalensis* в 2001-2004 гг. Из популяционных параметров учитывали общую численность, возрастную и половую структуры, а также общую численность взрослых особей. Вначале

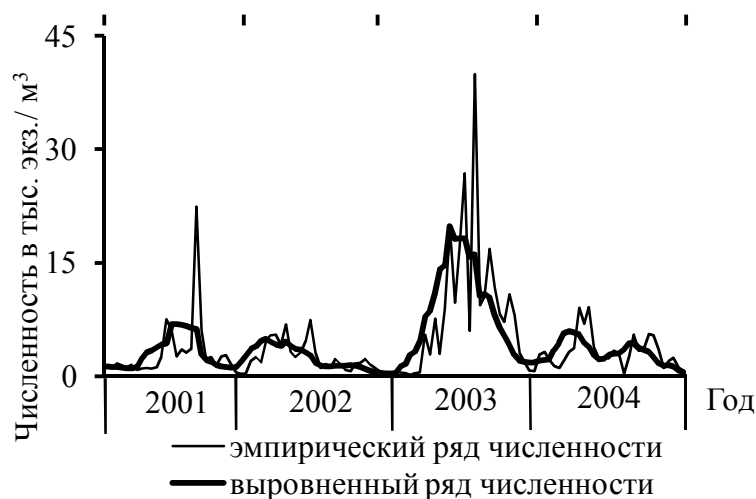


Рис. 11. Сезонная динамика общей численности популяции *E. baicalensis* в 2001-2004 гг.

дадим характеристику сезонной динамике общей численности природной популяции *E. baicalensis* (рис. 11). На рисунке видно, что в течение каждого года отмечено два сезонных популяционных цикла. В 2001-2003 гг. один цикл выражен чётко, а другой – слабо. При этом рост общей численности наблюдался в зимне-весенний период (февраль-апрель), максимума численность популяции достигала в весенне-летний период (май-август), а спад численности происходит в осенне-зимний период (сентябрь-ноябрь). В декабре-январе численность эпишуры минимальна. В течение 2004 г. обнаружено два чётких популяционных цикла. В этом случае активный рост численности отмечен зимой (февраль) и в начале лета (июнь). Максимум численность популяции достигала дважды – весной (март) в подлёдный период и ле-

том (июль-август). Резкий спад наблюдался в апреле-мае и, как обычно, в осенне-зимний период (сентябрь-ноябрь).

Насколько достоверна описанная сезонная динамика общей численности и связана ли она с изменением возрастной структуры? Для ответа на этот вопрос использовали двухфакторную схему дисперсионного анализа с взаимодействием, в которой фактор «проба» оценивал различия между сезонными пробами по общей численности рачка; фактор «стадия» – различия между количеством науплий, копеподитов и взрослых особей; взаимодействие отражало изменение количественного соотношения рачков разных возрастных стадий в разных сезонных пробах.

Оказалось, что за все четыре года дисперсия по обоим факторам и их взаимодействию с высокой достоверностью отличалась от случайной (во всех случаях $P < 0,001$). Так, анализ фактора «проба» показал, что численность популяции весьма существенно изменяется по сезонам (в 2001 г.: $F=17,14$, $df_{1/2}=28/174$; в 2002 г.: $F=6,90$, $df_{1/2}=26/162$; в 2003 г.: $F=15,78$, $df_{1/2}=29/192$, в 2004 г.: $F=18,35$, $df_{1/2}=29/192$). Анализ результатов по фактору «стадия» свидетельствует о достоверных сезонных различиях численности рачков разных возрастных категорий в исследованный четырёхлетний период (в 2001 г.: $F=15,76$, $df_{1/2}=2/174$; в 2002 г.: $F=20,28$, $df_{1/2}=2/162$; в 2003 г.: $F=10,95$, $df_{1/2}=2/192$; в 2004 г.: $F=15,51$, $df_{1/2}=2/192$).

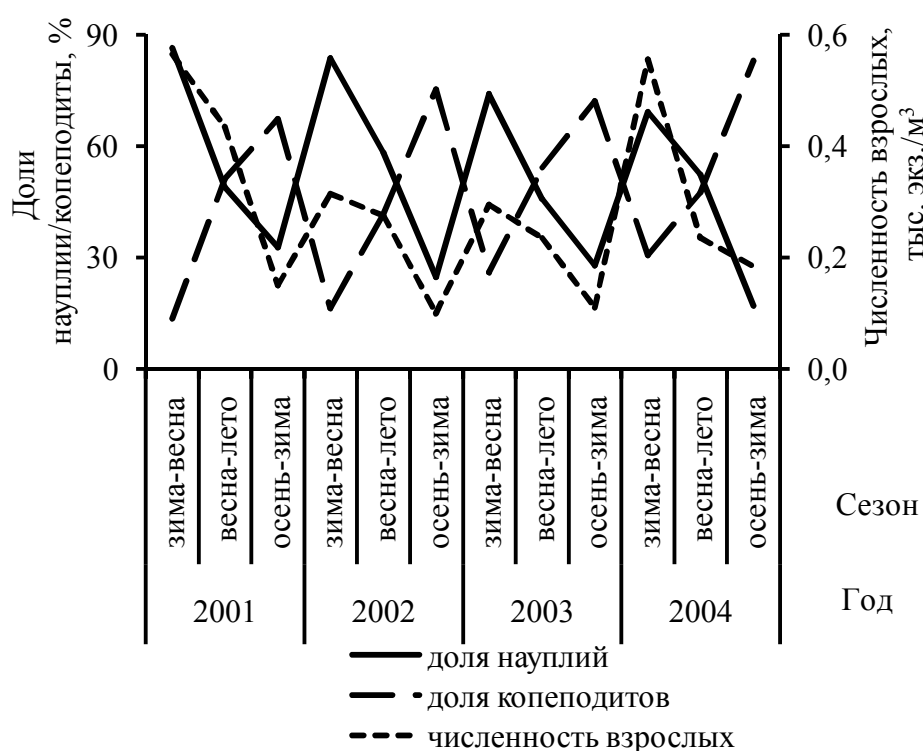


Рис. 12. Сезонная динамика долей науплий и копеподитов, а также численности взрослых особей *E. baicalensis* в разные сезоны в 2001-2004 гг.

Наиболее интересным результатом было обнаружение статистически значимого взаимодействия факторов «проба-стадия», поскольку оно свидетельствует о зависимости изменения соотношения численности различных возрастных групп рачка от даты взятия проб. Значения F по взаимодействию «проба-стадия» в 2001, 2002, 2003 и 2004 гг. были равны соответственно 5,88 ($df_{1/2}=56/174$), 4,45 ($df_{1/2}=52/162$), 12,15 ($df_{1/2}=58/192$), и 11,93 ($df_{1/2}=58/192$).

Для выделения качественных различий характера установленной взаимосвязи использовали метод редукции выборки, который показал, что сезонные пробы за исследованный четырёхлетний период по доле науплиусов группируются в три класса: с высоким, промежуточным и низким относительным количеством рачков науплиальных стадий. Затем их распределили по каждому году

отдельно. Оказалось, что эти три класса соответствуют трём биологическим сезонам: подлётному периоду (зима-весна), весне-лету и осени-зиме. Затем в сезонных пробах, принадлежащих к каждому классу, вычислили показатели возрастной структуры и численности: общую численность популяции; соотношение (в %) науплий/копеподиты; численность взрослых рачков (рис. 12). В зимне-весенний период, при увеличении общей численности популяции, в возрастной структуре доминируют науплии, доля которых в популяции достигает 90 %. Также наблюдается максимальная численность взрослых в году. Количество особей копеподитных стадий в этот сезон невысокое. В весенне-летний период соотношение науплий и копеподитов становится равным 50 : 50, а численность взрослых заметно снижается. К осени в возрастной структуре популяции доминируют уже копеподиты, доходя до 90 %, а численность науплий и взрослых минимальна в году. Все эти закономерности устойчиво воспроизводятся каждый год в рамках изученного четырёхлетнего периода.

Для оценки достоверности сезонной динамики численности взрослых особей и соотношения полов на глубинах 0–50 м и 50–250 м использовали двухфакторный дисперсионный анализ, в котором определяли влияние сезона на общую численность взрослых особей (фактор «проба»), соотношение взрослых самок и самцов (фактор «пол») и взаимодействие этих факторов. Применяв эту схему для каждого слоя отдельно, мы обнаружили, что сезонная динамика общей численности взрослых всегда статистически достоверна (в 2001, 2002, 2003 и 2004 гг. для 0-50 м: $F=71,27$, $df_{1/2}=28/116$, $F=8,56$, $df_{1/2}=26/108$, $F=65,20$, $df_{1/2}=19/80$ и $F=131,33$, $df_{1/2}=29/120$; для 50-250 м: $F=4,51$, $df_{1/2}=28/116$, $F=7,76$, $df_{1/2}=26/108$, $F=495,51$, $df_{1/2}=19/80$ и $F=5,43$, $df_{1/2}=29/120$). Во всех случаях $P<0,001$.

Влияние сезона на соотношение взрослых самок и самцов (фактор «пол») для глубин 0–50 м оказалось достоверным в 2002–2004 гг. ($F=9,22$, $df_{1/2}=1/116$, $P<0,01$; $F=4,88$, $df_{1/2}=1/108$, $P<0,05$; $F=7,61$, $df_{1/2}=1/80$, $P<0,001$, соответственно) и недостоверным в 2001 г. ($F=0,01$, $df_{1/2}=1/120$, $P>0,05$). Для глубин 50–250 м статистически значимых отличий между численностью самцов и самок не выявлено. Взаимодействие «сезон-пол» в поверхностном слое достоверно всегда ($F=30,97$, $df_{1/2}=28/116$; $F=4,13$, $df_{1/2}=26/108$; $F=6,81$, $df_{1/2}=19/80$; $F=17,27$, $df_{1/2}=29/120$; везде $P<0,001$), в глубинном – в 2003 и 2004 гг. ($F=47,89$, $df_{1/2}=19/80$; $F=3,54$, $df_{1/2}=29/120$, везде $P<0,001$). Результаты дисперсионного анализа вполне определённо указывают на то, что сезонная смена условий жизни влияет на изменение общей численности взрослых особей и соотношение полов, а также на взаимодействие двух этих показателей.

Полученные результаты позволяют перейти к решению вопроса о качественном характере обнаруженной сезонной динамики. С этой целью проводили оценку структуры популяции с использованием МРВ, что позволило выделить три группы сезонных проб, отличающихся по изученным параметрам. Обнаружено, что при низких температурах на глубинах 0-50 м (зимне-весенний период) большая часть взрослых особей сосредоточивается в этом горизонте. Когда температура поверхностного слоя поднимается (весна-лето), большая часть взрослой эпишуры опускается на глубинные горизонты (50–250 м). Эта закономерность в отношении байкальской эпишуры отмечалась и ранее (Кожова, Бейм, 1993).

Соотношение полов изменяется в зависимости от сезона и глубины (рис. 13). При этом доли взрослых самок и самцов поддерживаются на уровне 50 : 50 в том горизонте, где в данный сезон происходит размножение. В зимне-весенний период такая картина наблюдается на глубинах 0-50 м, в весенне-летний – 50-250 м.

В 2004 г. в Байкале отмечалась аномально высокая температура, что повлекло за собой ряд нетипичных особенностей, характеризующих сезонную динамику популяционных показателей. Во-первых, весной в слое 0–50 м наблюдается максимальная за весь четырёх-летний период исследований численность взрослых, при этом самок значительно больше, чем самцов. Во-вторых, в слое 50–250 м обнаружена достоверная сезонная динамика соотношения полов, что для этих глубин нехарактерно. Как следствие, в глубинном слое в 2004 г. соотношение полов 50 : 50 прослеживалось длительный период от лета до начала зимы.

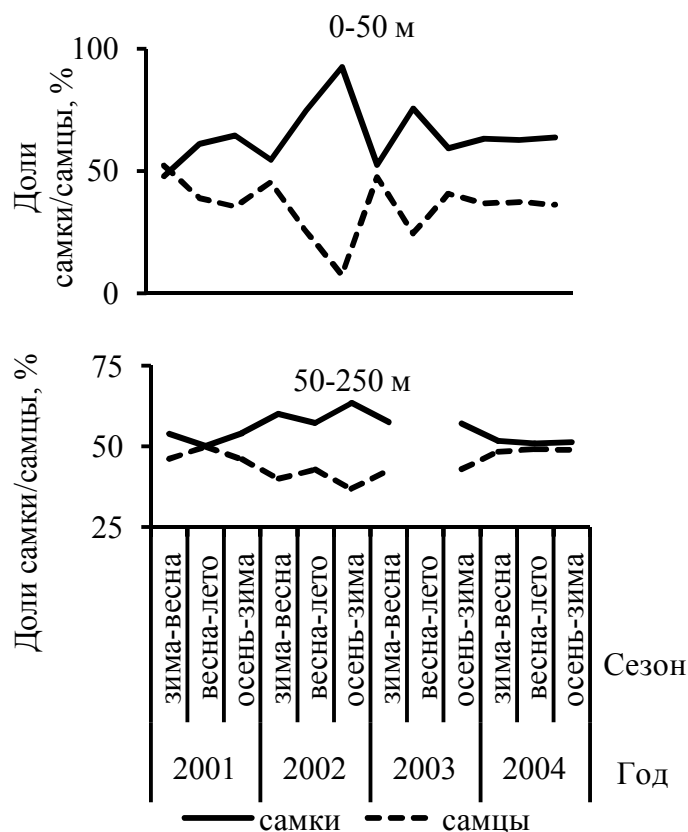


Рис. 13. Сезонная динамика распределения взрослых особей *E. baicalensis* в поверхностном (0-50 м) и глубинном (50-250 м) горизонтах и её связь с изменением температуры воды в поверхностном горизонте.

Полученные результаты изучения сезонной динамики возрастной и половой структуры природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала и её взаимосвязи с изменением численности дают возможность представить следующую картину.

В подлёдный период (биологическая весна), когда плотность популяции эпишуры очень низка, количество взрослых особей максимально в году, соотношение полов близко к 1:1. Взрослые самки в этот период характеризуются мелкими размерами тела, что, по-видимому, может отражать низкую интенсивность вертикальных миграций. Эта ситуация благоприятствует быстро-

му размножению, поэтому в популяции доминируют науплии, составляя в разные годы от 75 до 95 % общей численности. Этот период можно назвать фазой роста природной популяции *E. baicalensis*. Науплии в благоприятных условиях низкой плотности и доступности пищи быстро растут, поэтому к наступлению биологического лета относительное количество особей копепоидитных стадий увеличивается. Продолжается рост численности науплий в результате активного размножения. Итогом такой популяционной динамики становится достижение популяцией максимума численности и плотности. В этот период популяция байкальской эпишуры находится в фазе пика. Высокая плотность благоприятствует выживанию более крупных и обладающих более широким пищевым спектром копепоидитов, выживаемость науплий резко падает. Относительная численность взрослых особей также снижается, соотношение полов смещается в сторону самок. Однако на глубинах 50–250 м, где летом происходит размножение эпишуры, соотношение полов поддерживается на уровне 1:1. Причиной этого является накопление на глубинах 50–250 м взрослых самцов, что в 2004 г. приводит

му размножению, поэтому в популяции доминируют науплии, составляя в разные годы от 75 до 95 % общей численности. Этот период можно назвать фазой роста природной популяции *E. baicalensis*. Науплии в благоприятных условиях низкой плотности и доступности пищи быстро растут, поэтому к наступлению биологического лета относительное количество особей копепоидитных стадий увеличивается. Продолжается рост численности науплий в результате активного размножения. Итогом такой популяционной динамики становится достижение популяцией максимума численности и плотности. В этот период популяция байкальской эпишуры находится в фазе пика. Высокая плотность благоприятствует выживанию более крупных и обладающих более широким пищевым спектром копепоидитов, выживаемость науплий резко падает. Относительная численность взрослых особей также снижается, соотношение полов смещается в сторону самок. Однако на глубинах 50–250 м, где летом происходит размножение эпишуры, соотношение полов поддерживается на уровне 1:1. Причиной этого является накопление на глубинах 50–250 м взрослых самцов, что в 2004 г. приводит

даже к аномальному для эпишуры численному превосходству самцов над самками. В общем, ситуация, когда в популяциях ракообразных соотношение полов смещается в пользу самцов, свидетельствует о влиянии стрессовых факторов (Rigaud et al., 1997; Beladjal et al., 2002; Einarsson, Örnólfssdóttir, 2004; Zupo, Messina, 2007). В нашем случае таким фактором может быть высокая численность взрослых особей и высокая температура в поверхностном горизонте воды. Взрослые самки характеризуются крупными размерами тела, что облегчает вертикальные миграции и обеспечивает высокую конкурентоспособность.

В конце биологического лета (август-сентябрь) начинается фаза спада численности популяции эпишуры. В этот период происходит резкое снижение общей численности популяции, науплий; численность взрослых особей и соотношение полов существенно не изменяются. Это также может являться результатом действия хищников и конкурентных планктонных видов. В фазе депрессии численности *E. baicalensis* популяционные параметры и количественные признаки заметных изменений не претерпевают. В связи с этим мы предлагаем периоды спада и депрессии эпишуры считать одной фазой популяционного цикла.

Результаты проведенного исследования сезонной динамики комплекса популяционных параметров *E. baicalensis* свидетельствуют о закономерной трансформации популяционной структуры при изменении численности. Изменение экологических факторов существенно влияет на этот процесс. Полученные результаты позволяют ставить вопрос об универсальности обнаруженных закономерностей в отношении популяционной изменчивости и структуры по количественным морфологическим признакам. Особенно этот вопрос важен по отношению к размерам тела особи – адаптивно-ценного количественного признака, являющегося, по мнению некоторых авторов (Leibold, Tessier, 1991; Harini, Ramachandra, 1999; Burns, 2000; Nespolo et al., 2013), показателем конкурентоспособности у животных. Поэтому мы предприняли исследование морфологических признаков у взрослых самок в тех же сезонных пробах, по которым были изучены популяционные параметры за 2001 и 2004 гг.

Сезонная динамика количественных морфологических признаков у взрослых самок из природной популяции *E. baicalensis* в 2001 и 2004 гг. Однофакторный дисперсионный анализ не выявил достоверную сезонную динамику только по ЧЩА и 5ДСА за 2001 г. ($F=0,88$, и $F=1,71$ соответственно, в обоих случаях $df_{1/2}=8/441$, $P>0,05$). Во всех остальных случаях она имела место, значения F варьировали от 2,25 ($df_{1/2}=8/441$, $P<0,05$) до 23,78 ($df_{1/2}=8/441$, $P<0,001$).

Анализ данных за 2001 и 2004 гг. показывает, что в весенне-летний период характер динамики средних значений и изменчивости качественно сходен, что говорит о повторяемости сезонных изменений из года в год. Сезонная динамика изученных морфологических признаков имеет от двух (2001 г.) до пяти (2004 г.) периодов возрастания и снижения средних и CV . На примере динамики 5ДСА и ДЦФ в 2004 г. можно видеть, что периоды увеличения средних приходятся, как правило, на важные гидрологические даты: начало (первый) и окончание (второй) весенней гомотермии, летний максимум температур (третий), начало осенней гомотермии (пятый) (рис.14). По 5ДСА, а также и по ЧЩА и 6ДСА периоды возрастания средних всегда сопровождаются сокращением изменчивости, что можно рассматривать как доказательство отбора особей с большими размерами этих органов. По ДЦФ и ДН выражена тенденция к последовательному повышению средних от весны к осени.

Определённый интерес представляет оценка парной корреляции между исследованными количественными морфологическими признаками. С помощью коэффициента парной корреляции Пирсона показано, что статистически достоверная положительная связь наблюдалась в большинстве случаев между ДЦФ и ДН. Между признаками ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА значимая парная корреляция чаще всего отсутствовала. Между ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА – с одной стороны и ДЦФ и ДН – с другой корреляция не проявлялась. Также показано, что сезонное изменение ДЦФ и ДН в некоторых случаях коррелировано с изменением температуры воды. По признакам ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА такая тенденция отсутствовала.

Качественный характер сезонного изменения изученных морфологических признаков показывает картина динамики фенотипической структуры по ним. Для оценки фенотипической структуры за варианты брали индивидуальный показатель, при этом данные по каждому морфологическому признаку за оба года объединяли в единый массив с последующей оценкой количества классов по общей шкале. Рассмотрим фенотипическую структуру на примере признаков 5ДСА и ДЦФ. Классовый интервал по 5ДСА составил 9 мкм, поэтому фенотипическая структура по этому признаку включала пять классов (табл. 4). Фенотипическая структура по 5ДСА типична также и для признаков 6ДСА и ЧЩА и характеризуется принадлежностью от 60 до 90 % особей к мощному модальному классу с крайними значениями (Н- или В-классы) и очень незначительным количеством фенотипов с промежуточными значениями (П-класс) (рис. 15). Такой характер распределения типичен для признаков с дискретной изменчивостью, как правило, слабо связанных с общими размерами тела. По ДЦФ обнаружили пять фенотипических классов (классовый интервал 40 мкм (табл. 4)).

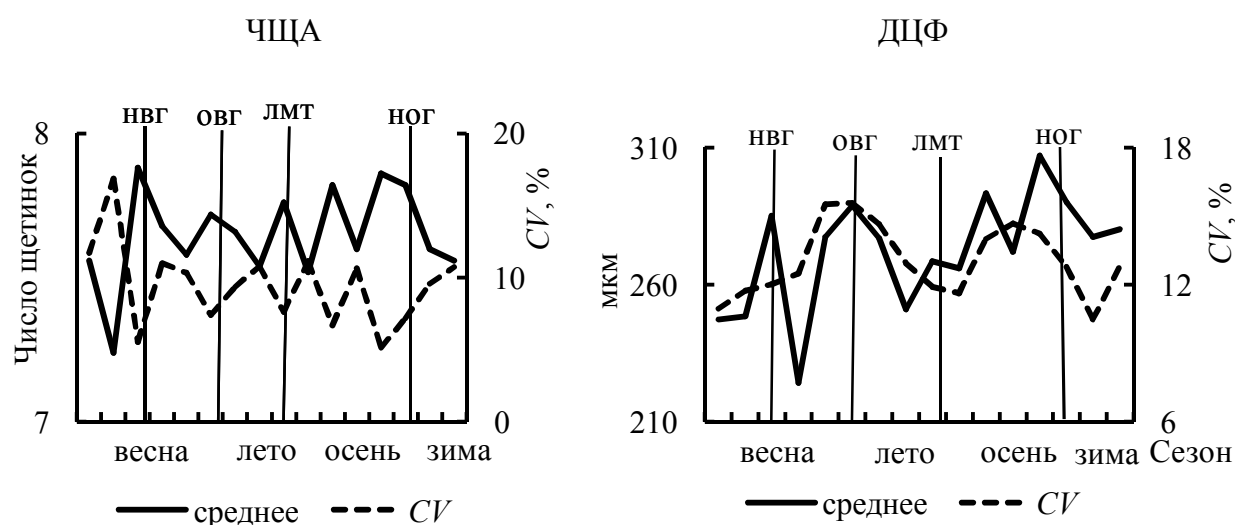


Рис. 14. Сезонная динамика средних значений и изменчивости (CV) 5ДСА и ДЦФ в 2004 г. при изменении гидрологических показателей: нвг – начало весенней гомотермии, овг – окончание весенней гомотермии, лмт – летний максимум температур, ног – начало осенней гомотермии.

Фенотипическая структура по ДЦФ аналогична таковой и по ДН, характеризуется «нормальным» распределением частот классов с выраженной модой, особи в которой имеют промежуточные значения признаков. Это классические мерные признаки с высокой адаптивной ценностью. Межгодовые различия в большинстве случаев были несущественны, что

свидетельствует о повторяемости и цикличности обнаруженных закономерностей. В то же время различия между сезонными пробами были, как правило, статистически достоверны. Так, по 5ДСА в 2001 г. значения критерия хи-квадрат составили 82,6 ($df=24$), а в 2004 г. – 320,1 ($df=45$). По ДЦФ в 2001 и 2004 гг. значения этого критерия составили 245,0 ($df=32$) и 1070,2 ($df=65$) соответственно. Во всех случаях $P < 0,001$.

Таблица 4 – Границы фенотипических классов по количественным морфологическим признакам *E. baicalensis*

Признак	Обозначения класса				
	ОН	Н	П	В	ОВ
5ДСА	38–46	47–55	56–64	65–73	74–82
ДЦФ	174–214	215–255	256–295	296–336	337–377

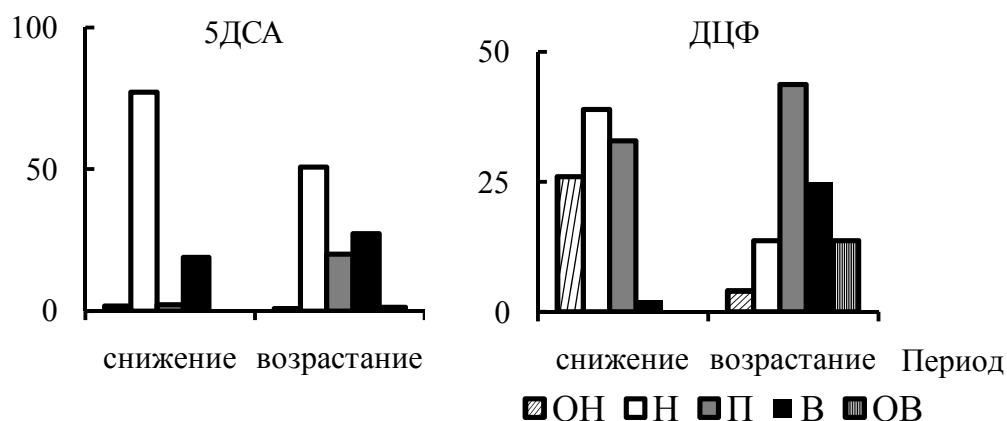


Рис. 15. Изменение фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам при снижении и возрастании общепопуляционных средних.

В какой степени описанные вышесезонные изменения средних и вариации количественных морфологических признаков определяют сезонную перегруппировку фенотипической структуры? Для ответа на этот вопрос мы провели оценку качественных различий фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* с помощью МРВ (рис. 15). Оказалось, что по признакам антенны (ЧЩА, 5ДСА, 6ДСА) было выделено два варианта бимодальной фенотипической структуры. Первый характеризуется значительным количеством особей В-класса (40 %) и доминирует при повышении средних, и второй, имеющий очень высокую численность особей Н-класса (до 80 %) и преобладающий в точках снижения (рис. 15). Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что сезонная динамика 5ДСА и другим признакам антенны в природной популяции байкальской эпишуры определяется трансформацией фенотипической структуры. Наличие перерывов в распределении фенотипических классов, а также отсутствие стабильной связи с признаками, отражающими размеры тела, означают, что фенотипическая структура по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА отражает и генетическую гетерогенность природной популяции *E. baicalensis* по этим признакам. Эти результаты свидетельствуют в пользу наличия сезонного отбора фенотипов с различными средними значениями признаков. В частности, при их увеличении происходит снижение изменчивости, что говорит об отборе на увеличение ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА. Селективными факторами в этом случае могут быть гидрологические параметры в периоды гомотермии и летнего максимума температур.

По признакам, связанным с размерами тела (ДЦФ и ДН), для обеих групп выборок (с низкими и высокими значениями) характерно нормальное распределение (рис. 15). При этом в большинстве сезонных выборок для фенотипической структуры свойственно доминирование фенотипа с промежуточными значениями ДЦФ и ДН, а сезонная динамика общепопуляционных средних определяется изменением соотношения фенотипов с низкими и высокими значениями. В этом случае обосновать генетические различия между фенотипическими классами затруднительно. Кроме того, тенденция снижения изменчивости ДЦФ и ДН при увеличении средних значений неясна. Эти данные подтверждают информацию о связи увеличения средних размеров тела с некоторыми гидрологическими параметрами. Однако с температурой воды такая связь неочевидна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все три объекта исследований, несмотря на свою таксономическую удаленность и экологические отличия обнаружили принципиальное сходство в характере изменения фенотипической структуры популяции по количественным морфологическим признакам в ответ на влияние экологического фактора. Показано, что возможно существование двух различных сценариев трансформации фенотипической структуры: первый – резкое изменение структуры в ответ на влияние фактора и второй – более сглаженное, мягкое. В первом случае мы встречаемся с аномальными вариантами строения структуры. Так, у дрозофилы обнаружены особи с аномальной корреляцией, нетипичной для популяции в целом; у дафнии доминируют реагирующие особи; у эпишуры распределение признака имеет выраженную бимодальность. Во всех этих случаях можно предполагать весьма существенную роль отбора.

Противоположный эффект – типичное нормальное распределение, сложность реакции особей на экологический фактор у всех трёх объектов характеризует морфометрические признаки и вообще признаки, связанные с размерами тела. Так, у дрозофилы по ДК и ДБ в целом обнаружена широкая «норма реакции», но при этом показан отбор на сужение этой «нормы реакции» от весны к лету. У дафнии признаки, связанные с размерами тела, имеют нормальное распределение, т.е. доминирование особей St-типа и примерное равенство особей обоих реагирующих типов. У эпишуры по ДЦФ и ДН наблюдается типичное нормальное распределение, а также несовпадение изменения общепопуляционных средних по ним с хронологией воздействия температурных параметров. Следует подчеркнуть, что у дрозофилы и дафнии обнаружен отбор на регуляцию ширины «нормы реакции» признаков, связанных с размерами тела. Для эпишуры влияние отбора по ним можно только предполагать. По таким признакам существенно модификационное влияние экологических факторов. Например, у дрозофилы осенью происходит резкое увеличение размеров тела, которое можно объяснить модификационным эффектом увеличения количества пищи (сезон созревания винограда и основной массы фруктов). У эпишуры температура развития науплий может оказывать влияние на размеры тела особей копепоидитных стадий (Афанасьева, 1977; 1995; Кожова, Бейм, 1993). У дрозофилы, как показано в настоящей работе, связь между холодоустойчивостью и размерами тела может контролироваться генетически. Эта зависимость обнаружена также и в других работах (Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002).

Полученные нами данные позволяют конкретизировать информацию об особенностях адаптивных стратегий беспозвоночных при смене количественных параметров основных

экологических факторов, прежде всего температуры среды и количества доступного корма. Так, ранее у дрозофилы и дафнии выделено два генетически детерминированных типа особей: реагирующий (р-тип) и не реагирующий (н-тип) по плодовитости и реакции особей на увеличение плотности (Гречаный, 1990; Гречаный и др., 2004а). Наши исследования позволили существенно расширить понятия регулируемого и нерегулируемого типов, как за счёт включения в анализ, кроме плодовитости, других количественных признаков, так и за счёт установления взаимосвязей комплекса количественных признаков. Например, при низкой плотности населения особи р-типа у дрозофилы обладают высокой плодовитостью, холодоустойчивостью и размерами тела, в том числе – размера крыла. Большая длина крыла дрозофил регулируемого типа хорошо согласуется и высокой миграционной активностью, что показано в других работах (Гречаный и др, 2004а; Корзун, 2007). При высокой плотности особи р-типа характеризуются противоположными значениями количественных признаков. Н-тип, напротив, имеет узкую «норму реакции» и слабо реагирует на изменение уровня плотности. Показано, что особи р-типа доминируют в начале периода активной жизнедеятельности, а н-типа – в конце периода активной жизнедеятельности. У дафнии были выделены три генетически детерминированных типа реакции клонов на снижение количества пищи. В частности, нами было выделено два реагирующих типа особей, а не один р-тип, как ранее (Гречаный, 1990; Гречаный и др., 2004а). Первый – R₁, уменьшающий величины морфологических признаков и снижающий выживаемость, но увеличивающий плодовитость; второй – R₂, увеличивающий значения морфометрических показателей и выживаемости, но снижающий плодовитость. Особей из клонов третьего, стабильного, типа – St не реагируют на созданные в эксперименте условия, поэтому вполне соответствуют характеристике классического н-типа. Поскольку в большинстве случаев доминировали особи стабильного типа, то можно полагать, что именно они представляют собой фенотип, наиболее хорошо адаптированный к слабо меняющимся экологическим условиям – например, в середине лета в водоёме средних или крупных размеров. Реагирующие типы представляют собой своего рода экологических «спринтеров», адаптированных к жизни в небольших прудах и лужах, где условия меняются очень быстро. Таким образом, результаты нашего исследования природных популяций дрозофилы и дафнии показали, что характеристики р- и н- типов имеют более универсальный характер и охватывают не только плодовитость, а целые комплексы количественных признаков, отвечающих за адаптивность организмов. Особи р-типа отличаются в целом выраженной реакцией и лучше адаптированы к непредсказуемым (абиотическим) факторам среды. Поэтому у дрозофил особи этого типа более обильны в начале периода активной жизнедеятельности, а у дафний населяют мелкие водоёмы. Стабильный тип характеризуется меньшей шириной «нормы реакции» и доминирует в стабильных условиях – середине лета для дрозофилы или в крупных водоёмах для дафний.

Результаты наших исследований также позволяют расширить имеющиеся представления относительно адаптивных стратегий байкальской эпишуры. Так, весной взрослые особи имеют небольшие размеры тела, летом – самки крупные, а самцы остаются мелкими. Мы полагаем, что крупным самкам легче совершать суточные пищевые миграции на большое расстояние. Действительно, в литературе есть данные о том, что более крупные размеры у самок пресноводных видов копепоид благоприятствуют большей двигательной активности (Nespolo et al., 2013). Поскольку весной, в подлёдный период, на Байкале температура воды в

поверхностном слое низкая, эпишуре для совершения трофических миграций не нужно преодолевать слишком большие расстояния. Летом, когда температура воды для эпишеры экстремально высокая, рачкам приходится совершать более длительные миграции. По-видимому, самцы летом могут вообще отказываться от вертикальных миграций ввиду энергетической невыгодности этого процесса для них. Об этом свидетельствует накопление взрослых самцов в глубинных горизонтах в летний период, что наблюдалось и ранее (Павлова, 1995).

В целом можно полагать, что при влиянии температуры воды на количественные морфологические признаки байкальской эпишеры целесообразно выделять два эффекта, или механизма. Модификационный эффект – когда температура прямо влияет на размеры тела особи, ускоряя или замедляя индивидуальное развитие. Селективный эффект, когда температура действует как селективный фактор. Как известно, при низкой температуре индивидуальное развитие у большинства изученных видов замедляется и приводит к формированию крупных особей, высокая температура обладает противоположным эффектом (Шилов, 2003, Гречаный и др., 2004а, б). У эпишеры была обнаружена обратная связь между температурой воды и размером тела взрослых самок, что было объяснено слишком длительным жизненным циклом, т.е. взрослые самки зимнего поколения мелкие потому, что науплиальный период приходится на лето, когда температура воды высокая; самки летнего крупные потому, что их науплиальный период приходится на биологическую весну, когда температура воды низкая (Афанасьева, 1977, 1995; Кожова, Бейм, 1993). Действуя как селективный фактор, температура воды может, например, элиминировать особей во время пищевых миграций. Этот процесс обостряется при осеннем и весеннем перемешивании воды и летнем температурном максимуме. В это время выживают наиболее крупные особи, способные к более интенсивным перемещениям. Интересно, что крупные размеры особей у некоторых видов копепод также встречаются при высоких температурах, что иногда связывается с эффектом «основателя» (Scheihing et al., 2010a, b; 2011).

Сравнивая сезонную динамику количественных признаков дрезофилы и эпишеры, можно указать на её повторяемость и цикличность. Причём у эпишеры эта цикличность воспроизводится даже в годы, резко отличающиеся по температуре воды и влиянию фитопланктона. Это, на наш взгляд, свидетельствует о существенном влиянии циклического сезонного отбора и эффективности функционирования механизмов популяционного гомеостаза.

Обнаруженная нами генетическая гетерогенность природной популяции дафнии по количественным признакам при изменении количества корма является основой для отбора, важной и при изменении сезонных условий жизни. В частности, у дафнии наличие такого отбора также можно предполагать на основании полученных нами данных о генетической гетерогенности фенотипов с различной пластичностью количественных признаков при изменении количества корма. Как известно, при смене сезонов года происходит изменение качественных и количественных характеристик фитопланктона (Кожов, 1962; Кобанова и др., 2007). Это, в свою очередь, существенно меняет доступность пищевых ресурсов для зоопланктонных рачков (Наумова, 2006). Поэтому обнаруженные нами закономерности можно рассматривать как основу механизмов сезонного отбора по фенотипической пластичности особей дафнии.

ВЫВОДЫ

1. У дрозофилы выделено три группы особей: средних размеров, мелких и крупных, которые доминируют в разных условиях. Первые имеют высокую плодовитость и холодоустойчивость в разреженной среде обитания при низкой температуре, вторые – повышенную плодовитость и низкую холодоустойчивость при высокой плотности и температуре, для третьих характерна самая низкая плодовитость независимо от плотности содержания, высокая холодоустойчивость и крупные размеры тела, которых они достигают при достаточном количестве кормовых ресурсов.

2. Установлено, что структура природной популяции дрозофилы по числу стерноплевральных щетинок, числу веточек аристы и плодовитости включает три фенотипических класса: Н-класс характеризуется низкой изменчивостью (узкой «нормой реакции»), П-класс – промежуточной, а В-класс – высокой изменчивостью (широкой «нормой реакции»). По длине крыла и длине бедра популяционная структура имеет только два класса – с низкой (Н-класс) и высокой (В-класс) изменчивостью. Фенотипы с широкой нормой реакции по морфологическим признакам и плодовитости (В-класс) доминируют весной, а с узкой и промежуточной (Н- и П-классы) – осенью, вследствие сезонного отбора, благоприятствующего снижению модификационной изменчивости при увеличении плотности.

3. Выделено два типа сезонной динамики фенотипической изменчивости количественных морфологических признаков в природных популяциях дрозофилы и эпишуры. Первый, встречающийся у счётных признаков (дрозофила) и признаков антенны (эпишура) характеризуется неоднократными и относительно резкими преобразованиями фенотипической вариации в течение периода активной жизнедеятельности. Второй, типичный для признаков связанных с размерами тела, обнаруживает плавные изменения, которые в летне-осенний период сопровождаются последовательным снижением изменчивости и увеличением средних.

4. Обнаружено два механизма трансформации фенотипической структуры у дрозофилы и эпишуры по средним значениям признаков. Первый – перегруппировка особей в крайних классах (Н и В) без существенных изменений в П-классе. Этот механизм характерен для счётных морфологических признаков (дрозофила) и признаков антенны (эпишура). Второй – тотальная трансформация за счёт перегруппировки всех классов особей в том числе – П-класса. Такой механизм характерен для морфологических признаков связанных с размерами тела, у дрозофилы также – и для физиологических признаков.

5. Установлено наличие трёх групп клонов *D. pulex*, отличающихся реакцией на уменьшение количества корма. Дафнии, принадлежащие к R₁-клонам, характеризуются тем, что у них средние арифметические морфологических признаков, в том числе размеров тела, а также выживаемость при 10 тыс. кл/мл существенно ниже, а индивидуальная плодовитость самок выше, чем при 100 тыс. кл/мл. Второй класс – St-клоны, у особей которого фенотипическая реакция признаков на исследуемый фактор на достоверном уровне не проявляется. Особи R₂-клонов характеризовались тем, что у них средние арифметические размеров тела и выживаемости при 10 тыс. кл/мл существенно выше, а плодовитости – ниже, чем при 100 тыс. кл/мл.

6. Выделено два генетически детерминированных типа реакции особей дрозофилы и дафнии по комплексу количественных признаков на воздействие сезонных экологических факторов. Это реагирующий тип особей, значения количественных признаков у которых су-

щественно варьируют при изменении условий жизни и стабильный, у которых выраженная реакция отсутствует.

7. Использование модифицированной методики учёта популяционных параметров и метода редукии выборки показало, что сезонная динамика численности природной популяции *E. baicalensis* сопровождается существенными изменениями возрастной, половой и фенотипической структур по морфологическим признакам.

8. Важными показателями, регулируемыми колебания численности популяции эпишуры, являются численность взрослых особей и соотношение полов в горизонтах, где в данный сезон происходит размножение. На глубинах 0–50 м максимальная численность взрослых особей и соотношение полов, близкое к 1:1, наблюдается биологической весной, в фазе роста; во время биологического лета и осени (пик и депрессия) численность взрослых особей последовательно сокращается, а соотношение полов смещается в сторону самок. На глубинах 50–250 м высокая численность взрослых рачков наблюдается биологическим летом, соотношение полов поддерживается на уровне, близком к 1:1 в течение всего года.

9. Выделено два основных типа фенотипических структур по количественным признакам в природных популяциях видов с разной биологией (*D. melanogaster*, *D. pulex* и *E. baicalensis*). В реактивном типе модальный статус имеет класс особей с крайними значениями исследуемого показателя. Этот тип направлен на максимальную «мобилизацию» популяционной изменчивости на фенотипическом уровне, чтобы активизировать перестройку популяционной структуры. Такая фенотипическая структура проявляется либо в условиях воздействия экологического фактора, либо в его отсутствие. Стабильный тип структуры характеризуется доминированием класса особей с промежуточными показателями средних значений или фенотипической изменчивости количественного признака. Данный тип встречается в условиях умеренного воздействия экологического фактора, когда адаптивная перегруппировка фенотипической композиции популяции не наблюдается. Этот тип направлен на «свёртывание» фенотипической изменчивости в популяции.

10. Показано, что трансформация фенотипической структуры природных популяций видов с разной биологией (*D. melanogaster*, *D. pulex* и *E. baicalensis*) по количественным признакам происходит в ответ на воздействие экологических факторов, имеющих сезонную динамику (температура среды, количество корма, гидрологические характеристики, плотность населения). В популяциях *D. melanogaster* и *D. pulex* на этот процесс влияет циклический отбор. В популяции *E. baicalensis* действие отбора можно предполагать только в отношении признаков антенны.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

Монография:

1. **Ермаков, Е.Л.** Сезонная динамика структуры природной популяции дрозофилы по количественным признакам / Е.Л. Ермаков. – Иркутск: Изд-во Байкал-Инновация, 2014. – 235 с.

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

2. Гречаный, Г.В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и её сезонное изменение / Г.В. Гре-

чанный, И.А. Сосунова, И.В. Гордеева, А.Я. Никитин, **Е.Л. Ермаков**, С.И. Питулько // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1341–1348.

3. Гречаный, Г.В. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и её связь с плодовитостью / Г.В. Гречаный, И.А. Сосунова, И.В. Гордеева, А.Я. Никитин, **Е.Л. Ермаков** // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 4. – С. 464–470.

4. 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.

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. биол. – 2004. – Т. 65, № 1. – С. 39–51.

6. **Ермаков, Е.Л.** Генотипическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма / **Е.Л. Ермаков**, С.И. Питулько, В.М. Корзун, Г.В. Гречаный // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 2. – С. 239–248.

7. **Ермаков, Е.Л.** Оценка сезонной динамики численности и возрастной структуры южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars с использованием дисперсионного анализа / **Е.Л. Ермаков** // Сиб. экол. журн. – 2011. – № 1. – С. 51–58.

8. **Ермаков, Е.Л.** Сезонная динамика половой структуры южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars на глубинах 0–50 м и 50–250 м в течение 2001–2004 гг. / **Е.Л. Ермаков**, О.О. Русановская // Изв. ИГУ, Сер. «Биология. Экология». – 2011. – Т. 4, № 3. – С. 83–92.

9. **Ермаков, Е.Л.** Эколого-генетическая структура природной популяции *Daphnia pulex* по адаптивно-ценным количественным признакам / **Е.Л. Ермаков**, С.И. Питулько, В.М. Корзун // Изв. ИГУ. Сер. «Биология. Экология». – 2012. – Т. 5, № 4. – С. 79–90.

10. **Ермаков, Е.Л.** Анализ генетических корреляций по фенотипической реакции особей по комплексу количественных признаков на изменение количества корма в природной популяции дафнии / **Е.Л. Ермаков**, С.И. Питулько // Изв. Самарского НЦ РАН. – 2013. – Т. 15, № 3 (3). – С. 1110–1114.

11. **Ермаков, Е.Л.** Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по коррелятивным взаимосвязям количественных морфологических признаков / **Е.Л. Ермаков** // Изв. ИГУ. Сер. «Биология. Экология». – 2013. – Т. 6, № 2. – С. 163–167.

12. Русановская, О.О. Сезонная динамика морфометрических признаков у особей старших копеподитных стадий в природной популяции байкальской эпишуры / О.О. Русановская, **Е.Л. Ермаков** // Изв. Самарского НЦ РАН. – 2013. – Т. 15, № 3 (3). – С. 1146–1149.

13. Русановская, О.О. Сезонная динамика фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам у особей различных половозрастных категорий *Epischura baicalensis* / О.О. Русановская, **Е.Л. Ермаков** // Изв. ИГУ. Сер. «Биология. Экология». – 2013. – Т. 6, № 2. – С. 104–116.

14. **Ермаков, Е.Л.** Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *Epischura baicalensis* Sars по количественным морфологическим признакам / **Е.Л. Ермаков**, О.О. Русановская // Сиб. экол. журн. – 2015. – № 2. – С. 240–249.

Подписано в печать 23.12.2017
Бумага офсетная. Печать трафаретная.
Усл.-печ. л. – 2,33. Тираж 130 экз. Заказ 3727

Отпечатано в ООО «Типография «ИРКУТ»
664020, г. Иркутск, ул. Новаторов, 3, тел.: 481-928