

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

ЕРМАКОВ Евгений Леонидович

ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЧЛЕНИСТОНОГИХ
ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

03.02.08 – экология
(биологические науки)

ДИ С С Е Р Т А Ц И Я

на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
д.б.н., Корзун В.М.

Иркутск – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ	Стр.
Введение	7
Глава 1. Структура популяций животных по количественным признакам и её адаптивная перестройка (обзор литературы).....	16
1.1. Динамика структуры популяций как механизм поддержания популяционного гомеостаза.....	16
1.2. Сезонная динамика структуры природных популяций дрозофил и дафний по количественным признакам и популяционной гетерогенности по взаимодействию генотип-среда.....	24
1.3. Динамика размеров тела особей в природных популяциях животных при изменении температуры и плотности населения	39
1.4. Степень изученности фенотипической структуры по количественным признакам у видов членистоногих с разной популяционной биологией.....	52
1.5. Закономерности динамики популяционных параметров и количественных признаков байкальской эпишуры.....	59
1.5.1 Динамика численности и возрастной структуры как критерии биологической сезонности.....	61
1.5.2. Сезонная динамика половой структуры популяции <i>E. baicalensis</i> и влияние на неё экологических факторов.....	65
1.5.3. Сезонная динамика популяционной структуры <i>E. baicalensis</i> по количественным морфологическим признакам и влияние на неё экологических факторов.....	68
Глава 2. Объекты и методы исследований.....	73
2.1. Объекты исследований.....	73
2.2. Оценка изменчивости морфологических и физиологических признаков дрозофилы	74
2.2.1. Учёт морфологических признаков <i>D. melanogaster</i>	74
2.2.2. Методика исследования физиологических признаков <i>D. melanogaster</i>	76

2.3. Учёт физиологических и морфологических признаков дафнии.....	78
2.3.1. Методика экспериментов.....	78
2.3.2. Количественные признаки <i>D. pulex</i>	79
2.4. Оценка популяционных параметров и морфологических признаков байкальской эпишуры	82
2.4.1. Популяционные параметры <i>E. baicalensis</i>	82
2.4.2. Морфологические признаки <i>E. baicalensis</i>	85
2.5. Статистическая обработка данных.....	89
2.6. Метод редукции выборки (МРВ).....	90
Глава 3. Сезонная динамика структуры изменчивости природной популяции дрозофилы по количественным признакам	93
3.1. Общепопуляционный уровень исследования сезонной динамики изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы	94
3.1.1. Сезонная динамика общепопуляционной фенотипической изменчивости.....	95
3.1.2. Оценка влияния факторов, определяющих сезонную динамику изменчивости.....	104
3.2. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по количественным морфологическим признакам	115
3.2.1. Методология оценки фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам <i>D. melanogaster</i> , использованная в настоящей работе.....	115
3.2.2. Результаты оценки сезонной динамики фенотипической структуры с использованием пяти различных подходов.....	118
3.3. Сезонная динамика количественных физиологических признаков и их связь с морфологическими признаками в природной популяции дрозофилы	152

3.3.1. Сезонная динамика общей численности и общепопуляционный уровень изменчивости индивидуальной плодовитости и реакции особей на увеличение плотности в природной популяции <i>D. melanogaster</i> ...	152
3.3.2. Фенотипическая и генетическая структура природной популяции <i>D. melanogaster</i> по реакции особей на увеличение плотности.....	155
3.3.3. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и её связь с плодовитостью.....	159
3.3.4. Взаимосвязь сезонной динамики фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам и реакции на увеличение плотности.....	163
3.4. Оценка сезонной динамики фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по количественным признакам.....	165
3.5. Влияние температуры и плотности на адаптивную стратегию и популяционный гомеостаз природной популяции дрозофилы.....	172
Глава 4. Эколого-генетическая структура природной популяции дафнии по количественным признакам.....	180
4.1. Структура изменчивости природной популяции дафнии по количественным морфологическим признакам	183
4.2. Генетическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма	193
4.3. Структура связей комплекса количественных морфологических признаков в природной популяции дафнии	201
4.4. Эколого-генетическая структура природной популяции дафнии по количественным физиологическим признакам.....	207
4.5. Особенности связей между количественными морфологическими и физиологическими признаками в природной популяции дафнии.....	215
4.6. Структурно-функциональная организация природной популяции дафнии по изменчивости количественных признаков и эколого-генетические механизмы её регуляции.....	222

4.6.1. Сравнительный анализ количественных признаков по уровню изменчивости и функциональным особенностям.....	222
4.6.2. Влияние факторов различной природы (модификационные, случайные, генетические) на взаимодействие генотип-среда у дафний.....	224
4.6.3. Роль структуры природной популяции дафнии по взаимодействию «генотип-среда» в формировании адаптивных стратегий и поддержании популяционного гомеостаза.....	228
Глава 5. Сезонная динамика структуры природной популяции эпишуры из Южного Байкала по популяционным показателям и морфологическим признакам	234
5.1. Сезонная динамика возрастной структуры природной популяции эпишуры и её связь с биологической сезонностью и популяционным циклом.....	235
5.2. Сезонная динамика половой структуры и пространственного распределения взрослых самцов и самок <i>E. baicalensis</i>	245
5.3. Сезонная динамика количественных морфологических признаков у взрослых самок в природной популяции <i>E. baicalensis</i>	259
5.3.1. Сезонная динамика морфологических признаков взрослых самок <i>E. baicalensis</i> на общепопуляционном уровне.....	259
5.3.2. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции <i>E. baicalensis</i> по количественным морфологическим признакам...	267
5.4. Сезонная динамика количественных признаков <i>E. baicalensis</i> и её роль в поддержании популяционного гомеостаза при изменении условий жизни.....	272
Заключение.....	277
Выводы.....	282
Список литературы.....	285
Список сокращений.....	337
Приложение А.....	339

Приложение Б.....	343
Приложение В.....	368

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Исследование динамики структуры популяций животных по количественным признакам в пространстве и во времени и факторов, её определяющих, является важным направлением современной популяционной биологии (Budnik et al., 1991; Гордеев, 1997; De Jong, Bochdanovits, 2003; Colombo et al., 2004; Durbin, Casas, 2006; Chakir et al., 2008; Joly et al., 2010; Gorbi et al., 2011; Березина, 2013; Корытин, 2013; Trajković et al., 2013; Geerts et al., 2014; Bitner-Mathé, 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 (Bitner-Mathe, Klaczko, 1999; Etges et al., 1999; Archer et al., 2003; Chippindale et al., 2003; Алтухов, 2003; Jeyasingh, Weider, 2005; Görür et al., 2007; Гриценко, 2008; Bakker et al., 2010). Значительный вклад в исследование этой проблемы внесли работы Г.В. Гречаного с соавт. (Гречаный, 1972; 1975; 1990; Гречаный и др., 1986а, б, в, г; 1989а; 1991; 2002; 2004а, б; Гречаный, Корзун, 1986; 1988; 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 детерми-

нации ширины «нормы реакции» отмечается многими авторами (Eisen, Saxton, 1983; Животовский, 1984; Глотов, Тараканов, 1985; Северцов, 1990; Leroi et al, 1994a, b; Parkash et al., 1999; Trussell, Etter, 2001; Chippindale et al., 2003; Гриценко, 2008; Кочерина, Драгавцев, 2008; Gabor et al., 2013; Rodríguez, 2013).

Одной из причин слабой 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 детерминируемых 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 (Токмакова, 1998; Никитин, 2006; Корзун, 2007; Новицкая, 2016). Эти виды обладают чёткой внутривидовой хорологической структурой. Планктонные копеподы не имеют выраженной пространственной структуры, образуя при этом популяции с максимальной численностью среди современных Metazoa (Ohman, Hirche, 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 (Кожова, 1953; Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; Кожова, Мельник, 1978; Кожова, Бейм, 1993; 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 дрозофилы и дафнии по морфологическим и физиологическим признакам, а также изучения сезонной динамики фенотипической структуры природных популяций дрозофилы 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 (дрозофилы, 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 общепопуляционной 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», «Эколо-

гия животных», «Экология микроорганизмов», «Экологический мониторинг», «Экологическая паразитология»; в Иркутском государственном педагогическом университете по курсам «Концепции современного естествознания», «Экология» 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 детерминированные 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 мор-

фологическим 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 (экологический) 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 беспозвоночных 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 прило-

жений (33 стр.). Список литературы включает 531 наименований, 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. Питулько, О.О. Русановскую, И.А. Сосунову, В.И. Чемерилову, С.В. Шимараеву за разностороннюю помощь в организации исследований и подготовке диссертации.

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

1.1. Динамика структуры популяций как механизм поддержания популяционного гомеостаза

Гомеостаз, который можно определить как стремление к устойчивости, пре-емственности во времени, сопротивляемость к различным дестабилизирующим эффектам, является фундаментальным свойством живых систем и проявляется на всех иерархических уровнях организации (Одум, 1986). Исследования гомеостатических свойств живого обычно проводят через оценку стабильности основных параметров, которые специфичны на каждом уровне организации. Например, на глобальном, биосферном уровне такая стабильность означает относительное постоянство общей массы живого вещества (Вернадский, 1926; цит. по Вернадский, 1967; 1994) или глобальной биомассы (Одум, 1986; Бигон, Таунсенд, 1989). Отметим, что постоянство биомассы поддерживается биосферой на протяжении миллионов лет, сопровождаясь очень высокой интенсивностью биохимических процессов, существенно преобразуя неживую природу.

На локальном уровне биогеоценозы (Сукачёв, 1915, цит. по Сукачёв, 1975; Галл, 1976) и экосистемы (Тенсли, 1926, цит. по Одум, 1986; Уиттекер, 1974) характеризуются специфическим сочетанием видов живых организмов, придающим неповторимый облик природным объектам, будь то озеро или сосновый бор, высокогорный луг или засушливые саванны. Все живые организмы, населяющие определённый ландшафт, вовлечены в многообразные и многочисленные процессы взаимодействия друг с другом, обеспечивая устойчивость биогеоценоза и способствуя сохранению его неповторимых особенностей. В то же время устойчивость и стабильность биогеоценоза – это не функция числа видов в нём (Бигон и др., 1989; Гречаный, 1990), а, скорее, постоянство и стабильность этого показателя в пространстве и времени.

В любом биогеоценозе виды существуют на уровне популяций, одним из ключевых показателей гомеостаза которых является стабильность численности. Можно без преувеличения сказать, что, этой проблемы касаются все популяционно-экологические исследования, поскольку как уровень численности, так и её колебания отражают приспособленность популяции к меняющимся условиям среды (Буров, 1968; Яхонтов, 1969; Krebs, 1978; Чернявский, Ткаченко, 1982; Одум, 1986; Чернышев, 1996; Шилов, 2003; Гречаный и др., 2004а; Никитин, 2006; Корзун, 2007). С другой стороны, одной из важнейших характеристик природных популяций, обеспечивающих их гомеостаз в разнородных, меняющихся условиях среды, является разнокачественность индивидуумов, составляющих популяцию (Шилов, 2003; Корзун, 2007; Мошкин, Шилова, 2008). Такая разнокачественность является основой и для регуляции колебаний численности популяций (Шилов, 2003; Гречаный и др., 2004а, б).

Популяционную разнокачественность можно условно разбить на три категории: индивидуальная, модификационная и селекционно-генетическая. Первая категория, в основном, касается поведенческих признаков и описывает ситуацию, когда одна и та же особь в одних экологических условиях ведёт себя принципиально иначе, чем в других (Шилов, 2003; Мошкин, Шилова, 2008). Хотя этот тип проявляется на индивидуальном уровне, лишь на популяционном становится ясен его смысл. Второй тип можно выявить лишь на популяционном уровне при исследовании не отдельных особей, а групп организмов. Например, особи различного пола, возраста, размеров различаются выживанием в различных экологических условиях. На этом уровне целесообразно говорить уже не о разнокачественности, а о структуре популяции, т.е. о соотношении особей разного пола, возраста и т.п. (Яблоков, 1982; 1987). Заметим, что половая, возрастная, пространственная и др. структуры являются важнейшими инструментами поддержания численности популяции и её гомеостаза. Сравнивая эти два уровня, можно указать и на ошибки их применения в отрыве от использования популяционного подхода. Например, сторонники биоценологического подхода трактуют влияние экологических факторов на популяцию как на простую совокупность индивидуальных реакций,

молчаливо допуская, что все особи реагируют одинаково и, как правило, пассивно. Например, при исследовании планктонных ракообразных принято считать, что между разными поколениями различия весьма значительны, внутри поколения они несущественны (Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993; Павлова, 1995). Поэтому адаптация к сезонным изменениям происходит благодаря смене поколений. Сторонники популяционного подхода полагают, что поскольку особи различного пола, возраста и размера имеются в каждой генерации и лучше приспособлены к определённым условиям, то регуляция численности происходит за счёт перегруппировки структуры популяции при изменении условий жизни в сторону увеличения численности групп особей лучше приспособленных к этим условиям и сокращения тех, которые к изменившимся условиям адаптированы хуже (Кожова, Павлов, 1986; Русановская, 2013). Это характерно для каждого поколения. Структура популяции может быть оценена по широкому кругу биологических признаков, имеющих как качественное, так и количественное выражение (Мамаев, Махнев, 1982). При этом эффективно исследовать механизмы регуляции численности и структуры возможно, исследуя не один-два параметра, а целый комплекс показателей. Таким образом, сезонное изменение популяционной структуры по ряду количественных показателей можно рассматривать как механизм регуляции колебаний численности (Sang, 1949; Калабухов, 1952; Bentvelzen, 1963; Лучникова, 1978).

Наконец, третья категория разнокачественности – селекционно-генетическая – имеет отношение к генетической изменчивости популяции и влиянию на неё естественного отбора. Исследование генетической изменчивости природных популяций началось почти 100 лет назад, ещё в 20-х годах XX века (Четвериков, 1926, цит. по 1983). С тех пор проблема генетической изменчивости является одной из ключевых в современной биологии (Инге-Вечтомов 2003, 2010). Вопреки изначальным предположениям, природные популяции характеризовались весьма высокой генетической гетерогенностью (Гершензон, 1946; Дубинин, Тиняков, 1946; Dobzhansky, 1948; Lamotte, 1960; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Шеппард, 1970; Dobzhansky, 1971; Яблоков, Юсуфов, 1981; О. Солбриг и Д. Сол-

бриг, 1983; Айала, Кайгер, 1988). Поскольку эти данные рассматривались с точки зрения возможности возникновения новых видов, то принято было считать, что чем выше генетическая изменчивость природных популяций – тем лучше. Лишь в конце XX – начале XXI века, при исследовании изменчивости количественных признаков, в том числе – её новых форм, оказалось, что чрезвычайно высокий уровень вариации – есть свидетельство снижения адаптивного потенциала популяции вследствие негативного влияния изменившихся условий жизни (Захаров, 1982; Зюганов, 1982; Imasheva et al., 1994; Лазебный, Имашева, 1996; Имашева, 1999а, б; Антипин, Имашева, 2001; Семёнова, 2002; Гавриков, 2005; Ribeiro et al., 2006; Görür et al., 2007; Soderman et al., 2007). При этом резкое снижение изменчивости при ухудшении условий жизни также отмечалось неоднократно (Ямпольский 1992; Pflieger, 1996; Servia et al., 2004). Падение биоразнообразия (количества видов) в таких случаях отмечено и на уровне экосистем (Уиттекер, 1974; Одум, 1986; Бигон и др., 1989). Другими словами, для обеспечения популяционного гомеостаза требуется поддержание определённого уровня изменчивости биологических показателей. Необходимо также добавить, что поддержание этого оптимального уровня приводит к тому, что в природных популяциях весьма распространёно колебание уровня изменчивости при изменении условий жизни (Cordeiro, Dobzhansky, 1954; Имашева, Лазебный, 1993; Imasheva et al., 1994; Гордеев, 1997; Karan et al., 2000; De Jong, Bochdanovits; 2003; Magiafoglou, Hoffmann, 2003; Servia et al., 2004; Manfrin, Sene, 2006; Hoffmann, Weeks, 2007; Chakir et al., 2008).

Одним из наиболее эффективных способов исследования механизмов поддержания оптимального уровня изменчивости, является оценка структуры популяции и её динамики. Исследования структуры популяции как фенотипической, так и генетической начинались, в основном с качественных биологических признаков, например, окраски элитр надкрылий у жесткокрылых (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1965; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Кохманюк, 1982; Новожёнов, 1982; Овчинникова и др., 1984; Фасулати, 1985; Ерёмина, Денисова, 1988), крыльев у бабочек (Kingsolver, Wiemasz, 1991; De Oliveiro, Araujo, 1992), раковин у брюхоногих моллюсков

(Сергиевский, 1987 а, б; Лившиц, 1978; Алтухов, Лившиц, 1978), цвета шкурки у грызунов (Гершензон, 1946; Смышляев, 1972; Наследова и др., 1980; Шварц, 1980; Немченко, 1981; Смышляев, Агафонов, 1985; Мошкин, 1989; Евсиков и др., 1999) или окраски кожи у амфибий (Test, 1955; Merrel, Rodell, 1968; Ryburn, 1961; Fishbeck, Underhill, 1971; Isaacs, 1971; Jameson, Pequegnait, 1971; Ищенко, 1978). Дело в том, что такие признаки, как правило, чётко наследуются и изменение фенотипической структуры по ним отражает трансформацию и генетической (генотипической) (Лусис, 1981). Таким образом, обнаружив, например, сезонное изменение соотношения светлых и тёмных морф при сезонном изменении условий жизни можно было утверждать, что этот процесс контролируется отбором (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1965; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Это обстоятельство делает такие признаки столь удобными для исследований популяционных процессов, что интерес к ним сохраняется и по сей день (Гриценко, 2008; Evdokimov et al., 2017). Однако вскоре выяснилось, что в одних популяциях насекомых более теплоустойчивы оказались тёмные формы (Nedved, 1992), в других – светлые (Gibert et al., 1998; Das et al., 1994; Das, 1995). Отметим, кстати, что в большинстве популяций животных, в том числе – членистоногих более холодоустойчивыми оказались тёмные формы, а не светлые, как у Тимофеева-Ресовского (Гершензон, 1946; Willis, Heath, 1985; Gunnarson, 1987; Kingsolver, Wiemasz, 1991; Munjal et al., 1997). Кроме того, где-то сезонная динамика таких форм не была выявлена, а где-то оказалась связанной с иными факторами, не температурой (Tan, 1949; Сергиевский, Захаров, 1981; Сергиевский, 1985; Холин, 1990). Эти факты наводят на мысль, что сезонный отбор действует не на те признаки, по изменению которых о нём судят, а на другие, реально отражающие холодоустойчивость, теплоустойчивость и др. (Гриценко и др., 1983; Красилов, 1986; Гречаный и др., 1996; 2004а, б). В этом смысле окраска покровов тела – есть коррелированный с адаптивно-ценными признаками показатель, т.е. маркер селекционно-генетических процессов в популяции. В дальнейшем были обнаружены признаки, так сказать, приблизившие исследователей к материалу наследственности – хромосомные инверсии (Spiess, 1954; Cordeiro, Dobzhansky,

1954; Дубинин, 1966; Spiess, 1968; Dobzhansky, 1971; Стегний, 1982; 1983; 2006; Айала, Кайгер, 1988; Peixoto, Klaczko, 1991; Гордеев, 1997; De Jong, Bochdanovits, 2003; Colombo et al., 2004; Большаков, 2013), энзимные локусы (Алтухов, 1973; Hebert, 1974; Алтухов и др., 1975 а, б; Левонтин, 1978; Рябова и др., 1978; Рувинский, Лобков, 1981; Айала, Кайгер, 1988; Алтухов, 1989; 1993; 2003; Carter et al., 1989; Tomiuk et al., 1991; Косинская и др., 1992; Ямпольский, Калабушкин, 1992а, б; Zalucki et al., 1993; De Jong, Bochdanovits, 2003) и др.. Однако только в исключительно редких случаях между такими, генетически чётко детерминированными, и адаптивно-ценными признаками была обнаружена бесспорная связь (Carter, 1997; Mitton et al., 1997; Алтухов, 2003). В большинстве же случаев, даже при использовании современных молекулярно-биохимических подходов такую связь обнаружить проблематично (Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002; Драгавцев, Малецкий, 2016). Даже в тех случаях, когда биохимические признаки напрямую связаны, например, с холодоустойчивостью, синтезируя биологические антифризы, их связи с размерами тела установить крайне сложно (Kimura, 1988; 1993; Izquierdo, 1991; Ohtsu et al., 1993; Kelty, Lee, 2001).

Таким образом, качественные признаки стали лишь первым шагом к познанию механизмов контроля изменчивости за счёт трансформации фенотипической структуры. Эти работы показали, в основном при исследовании сезонной динамики, что естественный отбор преобразует структуру популяций, способствуя лучшей адаптации к изменившимся условиям. Между тем, большинство адаптивных характеристик организмов, таких как плодовитость, размеры тела, выживаемость являются количественными (Buzzati-Traverso, 1955; Mukai et al., 1982; La Berge, Hann, 1990; Turak, Hales, 1990; Petavy et al., 1992; Zaslavski, 1992; Chippindale et al., 1998). Каким образом отбор действует на них по-прежнему оставалось неясным. Следует отметить, что уже при экспериментальных исследованиях количественных признаков выяснилась сложность и неоднозначность механизмов их генетической детерминации (Филиппченко, 1926; Mather, 1942; Reeve, Robertson, 1954; Thoday et al., 1963). Позднее эти сведения подтвердились и при изучении природных популяций (Магомедмирзаев, 1974; Рокицкий, 1978; Гинзбург, 1984;

Фолконер, 1985; Mather, 1990). В частности, оказалось, что существенный вклад в формировании изменчивости и структуры по ним вносит прямое влияние внешней среды. Именно применительно к таким признакам можно говорить о двух эффектах экологических факторов на биологический признак: модификационном и селективном. Наиболее яркий пример – температура, модификационный эффект которой заключается в ускорении процессов биосинтеза, и селективный в том, что температура становится фактором отбора, отбраковывая наследственные фенотипы, менее адаптированные к изменившемуся температурному режиму. Более того, было обнаружено влияние взаимодействия этих двух групп эффектов, которое привело и к существенной перестройке наших представлений о механизме действия естественного отбора. Эффект взаимодействия генотип-среда мы рассмотрим в следующем разделе, а в заключение этого остановимся на циклической форме отбора, наиболее близко связанной с поддержанием популяционного гомеостаза.

В подавляющем большинстве исследований, включая монографии, посвящённые популяционной и эволюционной биологии, выделяются и рассматриваются три формы отбора – направленный, дизруптивный и стабилизирующий или нормализующий (Симпсон, 1948; Waddington, 1957; Шмальгаузен, 1967 цит. по Шмальгаузен, 1983; Меттлер и Грегг, 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Garcia-Vazquez, Rubio, 1980; Пианка, 1981; Фолконер, 1985; Яблоков, 1987; Айала, Кайгер, 1988; Александрова и др., 1994). Циклический отбор не выделяется в отдельную форму, хотя он, на наш взгляд, существенно отличается от трёх признанных. Это тем более странно, что и в лабораторных селекционных экспериментах и в полевых исследованиях сезонной динамики природных популяций биологи чаще всего сталкивались именно с этой, «непризнанной», формой отбора. Таков, например, частотно-зависимый отбор, излюбленный пример демонстрации ассортативного скрещивания у дрозофил (Айала, Кайгер, 1988). Два из трёх типов полиморфизма по качественным признакам, ранее предложенных классиками, связаны именно с циклическим отбором. Это адаптационный полиморфизм, который предложил Н.В. Тимофеев-Ресовский, исследуя сезонную динамику адалий (1965) и балансовый полиморфизм, выделенный Ф.Г. Добжанским по итогам ис-

следования инверсионного полиморфизма в популяциях различных видов дрозофил (Dobzhansky, 1971). Эта же форма отбора под названием плотностно-зависимой была исследована на насекомых (Nicholson, 1933; Nicholson, Bailey, 1935) и мышевидных грызунах (Chitty, 1960; Krebs, 1978) в связи с проблемой регуляции колебаний численности. Также следует подчеркнуть важность исследований этой формы отбора в связи с проблемой сопряжённой селекции по комплексу количественных признаков, которая имеет уже давнюю историю, но всё ещё далека от окончательного решения (Waddington, 1957; Шмальгаузен, 1967 цит. по Шмальгаузен, 1983; Животовский, 1984; Бабков, 1985; Фолконер, 1985; Trussell, Etter, 2001; Гречаный и др., 2004а, б; Кочерина, Драгавцев, 2008; Драгавцев, Малецкий, 2016).

Особенности действия циклического отбора были детально исследованы на лабораторных и природных популяциях членистоногих Г.В. Гречаным с соавт. (1991; 1994; 1995; 2002; 2004а), а также А.Я. Никитиным (2006) и В.М. Корзуном (2007) как в лабораторных, так и в полевых исследованиях. Было установлено, что циклический отбор играет ключевую роль в процессах контроля численности животных, оптимизируя популяционную структуру по целому ряду количественных признаков. Оказалось, что отбор может действовать на генотипы, характеризующиеся различной шириной нормы реакции, например, по плодовитости. Это приводит к интеграции модификационного и селекционного эффектов плотности, сглаживая и гармонизируя колебания численности. В процессе обобщения этих результатов была формулировка концепции эколого-генетической регуляции численности популяций животных (Гречаный, 1990). Важнейшим элементом этой концепции стало признание важности взаимодействия генотип-среда в обеспечении популяционного гомеостаза.

1.2. Сезонная динамика структуры природных популяций дрозофил и дафний по количественным признакам и популяционной гетерогенности по взаимодействию генотип-среда

Для обозначения неоднородности фенотипической реакции особей (генотипов) на экологический фактор изначально использовали термин «норма реакции», популярный и в настоящее время (Шмальгаузен, 1967; Шварц, 1980; Северцов, 1990). В конце XX и начале XXI века для обозначения этого явления, особенно при исследовании растений или партеногенетически размножающихся животных часто также используется термин «фенотипическая пластичность» (Орбович, Тарасьев 1999; Ермаков и др., 2010).

Современному названию этого явления мы обязаны Р.А. Фишеру (1918) и изобретённому им знаменитому статистическому методу, известному как дисперсионный анализ. Именно с активным использованием этого метода с 70-80 гг. XX века и появилась возможность чёткой и точной математической оценки влияния экологического фактора на биологический признак во всех его проявлениях и эффектах (Глотов, Тараканов, 1985; Тараканов и др., 1988). На языке дисперсионного анализа это стало называться взаимодействием факторов «генотип-среда». Одним из наиболее важных методологических и теоретических результатов применения дисперсионного анализа стало разработка методов оценки структуры популяции по взаимодействию генотип-среда и последующее исследование этой структуры, существенно расширившее наши знания о механизмах формирования адаптивных стратегий популяций (Тараканов, 1982; Глотов, 1983; Гречаный, 1990; Гречаный и др., 1989; 2004а).

Степень влияния селекционных процессов на внутривидовую изменчивость по взаимодействию генотип-среда активно дискутируется в научных кругах. Одним из первых, кто поднял эту проблему, был Э. Майр (1974). В отечественной науке этот вопрос начали обсуждать И.И. Шмальгаузен (1967) и С.С. Шварц (1980). Значительный вклад в исследование взаимодействия генотип-среда

внесли работы иркутской группы экологической генетики под руководством проф. Г.В. Гречаного в 1969–2005 гг (Гречаный и др. 2004а).

Главным способом исследования этого явления считается выделение генетически различных групп особей (семей, линий, клонов), по-разному реагирующих на изменение условий среды (Ямпольский, Калабушкин, 1992а, б; Leroi et al., 1994а, b; Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002). Ещё одной особенностью исследования взаимодействия «генотип-среда» было использование в качестве объектов дрозофил и дафний ввиду удобства их экспериментального изучения. Например, ещё в 40-е годы XX века было установлено, что незимовавшие (осенние) самки *Drosophila funebris* обладают меньшей индивидуальной плодовитостью, чем зимовавшие (весенние) (Дубинин, 1946). После установления этого факта влияния пониженных температур в период зимовки на плодовитость не было ясности в характере эффекта. Возможно, температура прямо влияла на физиологические процессы репродукции мух, т.е. проявлялся модификационный эффект. Однако после длительного содержания в лабораторных условиях осенних, низкоплодовитых и весенних, высокоплодовитых было установлено, что даже при комфортных температурных условиях в лаборатории эти различия не исчезли. В результате был сделан вывод о селективном эффекте пониженных температур. Другие исследователи (Stalker, Carson, 1949) изучали такие признаки, как длина крыла у особей из природной популяции *Drosophila robusta* и обнаружили, что этот признак летом характеризуется несравненно большей изменчивостью, чем весной и осенью. А.О. Тантави (Tantawy, 1964) провёл исследование сезонной динамики средней длины крыла в популяциях *D. melanogaster* и *D. simulans*. Он показал, что максимальная длина крыла у особей этих двух видов дрозофил (около 1,83 и 1,75 мм соответственно) наблюдается в апреле, минимальная (около 1,78 и 1,68) – в августе. При этом популяция *D. melanogaster* практически достигает ранневесеннего уровня длины крыла к сентябрю-октябрю, для *D. simulans* это происходит значительно позднее. В качестве контроля оценивали морфологические признаки у особей двух лабораторных популяций, которые культивировались при оптимальных и при неоптимальных условиях. Средняя длина крыла у дрозофил в контроле прак-

тически не изменялась в течение года и держалась для первой примерно на уровне 1,85 и 1,86 мм, для второй – 1,78 и 1,69 мм. Следовательно, летом средняя длина крыла особей из природной популяции была близка к этому показателю у особей лабораторной популяции, существовавшей в неоптимальных условиях. Выживаемость особей из летней популяции также была минимальной для обоих видов. Кроме того, было обнаружено, что уровень наследуемости длины крыла у *D. melanogaster* уменьшается в летний сезон, у *D. simulans* такой тенденции не выявлено. Таким образом, влияние отбора на длину крыла у особей из природной популяции *D. melanogaster* летом ниже, чем весной и осенью. Автор считает, что уменьшение длины крыла летом связано с увеличением температуры и влажности воздуха в тот же период.

В этих первых работах, посвящённых исследованию сезонной динамики количественных признаков было установлено, что один и тот же экологический фактор может влиять на количественный признак двояко – непосредственно на физиологические процессы (модификационный эффект) и регулируя генетическую гетерогенность по такому признаку (селективный эффект). Иными словами был установлен сам факт наличия взаимодействия генотип-среда. В конце XX и начале XXI вв. исследования этого явления были продолжены. Так, в работах А.М. Лероя с соавторами (Leroi et al., 1994a, b), также была обнаружена генетическая гетерогенность природной популяции *Drosophila melanogaster*. Оказалось, что одни генотипы более устойчивы к недостатку количества и качества пищи, имея в таких условиях более высокую плодовитость. Другие, адаптированные к нормальным условиям имеют большую продолжительность жизни, длину генерации и лучше противостоят голоданию. Было обнаружено, что плодовитость в раннем имагинальном возрасте (в течение четырёх суток после вылупления) отрицательно коррелирована с плодовитостью в позднем имагинальном возрасте. Это приводит к тому, что в тех условиях, к которым лучше адаптирован носитель генотипа, его репродуктивная активность выше в начале имагинального периода, когда плотность населения ещё относительно невысока. Хуже адаптированные особи увеличивают плодовитость тогда, когда плотность достаточно высокая,

чтобы обеспечить вылупляющимся из яйца личинкам удовлетворительную выживаемость.

У особей *D. melanogaster* и *D. simulans* из португальских природных популяций изучали сезонную динамику по комплексу количественных признаков (длина торакса, длина 3-й и 4-й продольных жилок крыла, сухой вес, среднесуточная плодовитость, жизненное пространство, время развития, размеры и вес после вылупления) (Junge-Berberovid, 1996). Поскольку в течение охватываемого исследованиями сезонного цикла не было обнаружено изменения основных экологических факторов: температуры и влажности воздуха, то и неудивительно, что по исследованному комплексу количественных признаков какой-либо тенденции не выявлено.

М.И. Антипин с соавторами (2001) исследовал сезонную динамику *D. melanogaster* по морфометрическим (длина крыла и длина торакса) и меристическим (число стерноплевральных и орбитальных щетинок) признакам, а также физиологическим признакам: продолжительность развития, средняя плодовитость и выживаемость. Показано, что время развития от лета к осени увеличивается, а плодовитость и выживаемость сокращается. Торакс от лета к осени увеличивается, длина крыла имеет ту же тенденцию, но она менее выражена, сезонное изменение меристических признаков статистически достоверно, но чётких закономерностей при этом не выявлено. Фенотипическая изменчивость по морфологическим признакам обнаруживает слабую тенденцию к снижению от лета к осени.

Дж. Булетро-Мерле и П. Фулле (Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002) при исследовании одной из французских природных популяций *D. melanogaster* обнаружена сезонная динамика двух генетически детерминированных типов особей – с коротким (ss-тип) и продолжительным (LL-тип) временем отсрочки яйцекладки. Первые характеризуются высокой плодовитостью, небольшими размерами тела и начинают откладывать яйца на второй день отсутствия самцов. Фенотипы с большой продолжительностью отсрочки откладки яиц обычно имеют более крупные размеры тела и большую продолжительность развития, яйца они начинают откладывать не ранее, чем через две недели после вылупления из куколки. Пока-

зано, что ss-тип преобладает летом, а LL-тип – осенью и весной. Ранее этими исследователями была показана сезонная динамика дрозофилы по целому ряду количественных признаков (Boulertreau-Merle et al., 1987, 1992).

Взаимодействие генотип-температура было обнаружено при сравнении долинных и высокогорных популяций *D. buzzatii* из Аргентины (Norry et al., 2006). Оказалось, что самки из долинных популяций при температуре 25 °С имели более высокую плодовитость и продолжительность жизни.

Таким образом, как исследование эффектов сезонно-меняющихся экологических факторов на природные популяции дрозофил, так и изучение сезонной динамики количественных признаков в природных популяциях дрозофилы в большинстве случаев выявило наличие изменения популяционной структуры по взаимодействию генотип-среда. Эти факты свидетельствуют о функционировании процессов популяционного гомеостаза, основанных на регуляции численности и изменчивости природных популяций. В этой связи нужно отметить, что излюбленные эволюционистами случаи видообразования являются примерами нарушения популяционного гомеостаза. Например, благодаря пищевой специализации и адаптации к специфичной сезонной динамике условий жизни в пустынных местностях Северной Америки относительно недавно в эволюционном отношении образовалась группа видов дрозофил, питающихся на различных видах кактусов (Etges, 1993; Brazner, Etges, 1993; Stennet, Etges, 1997; Newby, Etges, 1998; Etges, Ahrens, 1999). Для аридных экосистем, например пустыни Сонора (США-Мексика) весьма характерен резкий контраст сезонных условий жизни, что отражается на биологии кактусов рода опунция (Etges, 1993). В этих условиях имаго дрозофилы активны только один-два месяца в году (весна), остальное время пребывая в состоянии диапаузы. Личинки активны в течение всего лета, обитая внутри кактуса, зимой же также впадая в состояние диапаузы. Поскольку отдельные растения или их группы обычно расположены на значительном расстоянии друг от друга (от нескольких километров до нескольких десятков километров), то популяции дрозофил, населяющие разные растения или их группы оказываются в полной изоляции друг от друга и со временем превращаются в самостоятельные

виды. Любопытно отметить, что в серии работ последнего времени показана важная роль пищевого растения в расселении и эволюции ряда видов тропических дрозофилид (Amlou et al., 1998; Karan et al., 2000; Moraes, Sene, 2004; Corbin, 2005; Manfrin, Sene, 2006; Joly et al., 2010). Эти данные показывают, что видообразование часто является результатом не только изоляции, но и адаптации к необычной сезонной динамике условий жизни, в частности с длительной паузой. Это пример нарушения популяционного гомеостаза, показывающий, что сезонная динамика адаптивно-ценных количественных признаков настолько существенна, что может привести к разрушению видовой структуры и обособлению новых видов.

Вторым важным объектом исследования взаимодействия генотип-среда стали дафнии, благодаря с одной стороны, партеногенезу, позволявшему провести клональный анализ, а с другой стороны – простотой содержания и тестирования дафний в лабораторных условиях. Вначале опишем специфическую черту сезонной динамики количественных морфологических признаков кладоцер – цикломорфоз (Black, Slobodkin, 1987), поскольку без учёта этого явления объективный анализ структуры природных популяций дафний по количественным признакам невозможен. Главная особенность цикломорфоза состоит в увеличении размеров постоянно имеющихся спикул, шипов и других аналогичных морфологических структур (например, длины хвостовой иглы), а также в возникновении дополнительных образований. Установлено, что значительное количество видов дафний обладает сезонной динамикой размеров различного вида выростов. Одним из наиболее интересных примеров цикломорфоза – изменение морфологии у *Daphnia balchachensis* из озера Балхаш (Мануйлова, 1964). В этом озере обнаружены сезонные изменения уровня минерализации воды. При высокой солёности развиваются невооружённый морфотип дафнии, характеризующийся низкой округлой головой и короткой хвостовой иглой. При низкой солёности получает преимущество шиповой морфотип, имеющий вытянутую и заострённую голову, а также длинную хвостовую иглу. Во всех случаях длина головы коррелирует с длиной хвостовой иглы (Мануйлова, 1964).

У дафний известны два варианта цикломорфоза – так называемый классический или цикломорфоз шлемовых форм и цикломорфоз нешлемовых форм. В первом случае развитие головы в шлем сопровождается пропорциональным удлинением хвостовой иглы и наблюдается у многих видов: *Daphnia galeata*, *D. balchachensis*, *D. longispina*, *D. retrocurva* и мн. др. Например, в природной популяции *D. galeata mendota* обнаружена следующая сезонная динамика морфологических показателей (Mort, Wolf, 1985). Короткий и широкий головной шлем наблюдается весной, истинный шлем (длинный и загнутый назад) появляется осенью. В значительном количестве работ, посвящённых цикломорфозу таких шлемообразующих видов, как *Daphnia galeata* и *Daphnia cucullata* показано, что нормальный морфотип доминирует в популяциях весной и осенью, шиповой морфотип, представленный особями с развитыми выростами и отростками, преобладает летом при высоких плотностях беспозвоночных хищников (Dodson, 1988; Havel, 1985; Mort, 1989; Pijanowska, 1991; Jeschke, Tollrian, 2000). Н. Риккарди с соавт. (Riccardi et al., 2002) обнаружили подобное явление у *Daphnia hyalina* в оз. Канди (Северная Италия). Во всех вышеописанных случаях сезонная динамика связана с изменением численности беспозвоночных хищников: хаоборуса, циклопид, нотонекты, лептодоры, низкая численность которых наблюдается весной и осенью, а высокая – летом. Как правило, шлемовые формы обладают меньшими размерами, чем нешлемовые, что также связано с реакцией на избегание хищника.

Второй вариант или цикломорфоз у нешлемовых форм, характеризуется удлинением хвостовой иглы без развития головы в шлем, он описан для популяций *Daphnia magna*, *D. pulex* и *D. carinata* (O'Brien, Vinyard, 1978). Например, обнаружены следующие закономерности сезонной динамики длины тела и длины хвостовой иглы у особей из природных популяций *D. pulex* из мелких водоёмов в Западной Европе. Весной длина хвостовой иглы составляет примерно 30-40 % длины тела, которая достигает 3-4 мм. Летом хвостовая игла удлиняется, длина тела не превышает 2 мм. Наконец, к зиме длина хвостовой иглы опять составляет около 1/3 длины тела, которая осенью увеличивается до 2,57 мм, а к концу зимы – до 2,98 мм. В другой работе приводятся данные о сезонной динамике шиповых морф

(Havel, 1985). Их количество с марта по май в течение нескольких лет равно нулю, а в летние месяцы достигает 80-100 %.

Большинство работ в этой области, так или иначе, рассматривают обнаруженную динамику в соответствии с динамикой внешних факторов среды: температуры воды (Havel, Dodson, 1985), солёности (Мануйлова, 1964), а также наличия кормовых ресурсов (Жукова, 1953; Мануйлова, 1964; Dodson, Havel, 1988) и прессы хищников (Dodson, 1981; Leibold, Tessier, 1991; Питулько, Корзун, 2010). Влияние селекционных факторов на цикломорфоз изучено недостаточно, хотя клональный анализ проводится в значительном количестве работ.

Далее мы рассмотрим примеры исследования взаимодействия генотип-среда по количественным признакам у различных видов дафний. Так, в работе Л.Ю. Ямпольского (1992) были исследованы клоны *Daphnia magna* из небольшого пруда в юго-западной части Германии. Было обнаружено, что эти клоны, существенно различаются по ряду признаков, связанных с адаптивностью, в том числе – по размерам тела и плодовитости. Причём, эти различия проявляются по-разному в условиях оптимального количества пищи и в условиях её недостатка. Нормы реакции разных клонов частично могут перекрываться. Обнаружено, что в условиях пищевого оптимума основные параметры адаптивности обнаруживают более высокие коэффициенты наследования, чем это имеет место при недостатке питания, что объясняется более высокой генетической корреляцией в первом случае и низкой – во втором.

В другой работе сообщается о том, что в природной популяции дафнии выделено два типа клонов: «холодолюбивые» и «теплолюбивые» (Гурявичюте, 1992). Эти типы характеризуются различной плодовитостью самок в условиях низкой и высокой температуры воды. При этом «холодолюбивые» обладают значительно более высокой плодовитостью, если температура воды составляет 16 °С, а «теплолюбивые» характеризуются аналогичными показателями при 24 °С. Кроме того, имеются клоны, для размножения которых благоприятна промежуточная температура (20 °С). Отмечены высокие значения коэффициента наследуемости данного признака (0,7–0,9). Модификационное изменение термопреферентной ре-

продукции у одного из тестируемых клонов изменяется в течение 1-2 поколений (но не более), выравниваясь с контролем, но не с типом клонов с противоположными характеристиками. Обнаружена сезонная динамика клоновой (генетическая) структуры популяции по изучаемому признаку, которая зависит от изменения температуры воды в пруду. Популяция реагирует на сезонные изменения условий жизни дифференциальной репродукцией генотипов. Как показывают эти две работы исследование партеногенетически размножающихся видов членистоногих, значительно упрощает процедуру выделения генотипов, так как потомки одного клона генетически идентичны.

При исследовании пяти генотипов *Daphnia denifera* из североамериканских озёр обнаружено влияние взаимодействия генотип-солёность на скорость питания, которое объясняется вкладом одного генотипа, существенно снижающего скорость питания при повышении солёности (Searle et al., 2016). При этом ни генотип, ни солёность не влияли на общий размер тела. На популяционном уровне выяснилось, что плотность и численность населения при высокой солёности существенно снижалась. У *Daphnia magna* обнаружены межклональные различия по реакции морфологических признаков, в т.ч. размеров тела и длины хвостовой иглы на присутствие беспозвоночного хищника *Triops* (Rabusi et al., 2012). В частности, два клона из исследованных трёх обнаруживали рост всех признаков, а один, отловленный в Германии в прудах, где разводили рыб, характеризовался уменьшением размеров тела и увеличением относительной длины хвостовой иглы. Выявлены различия ширины нормы реакции *Daphnia pulex* по шейным шипикам (Miyakawa et al., 2015). Так, у шести линий (клонов), отловленных в шести локальностях на о. Хоккайдо (Япония), обнаружилось от 1-3 до 1-5 шипиков. Также обнаружено, что численность шипиков увеличивается с концентрацией кайромона хаборуса и выяснено, что чем больше шипиков, тем ниже частота успешных нападений хищника на дафний. Эти данные свидетельствуют о генетической гетерогенности различных популяций по показателям фенотипической пластичности морфологических признаков, но не рассматривают структуру популяции и её динамику по этим показателям. Показана разная фенотипическая реакция

особей из двух генетически различных клонов *Daphnia galeata* по ширине головы и длине гельветы (хвостовой иглы) на присутствие хищников (Weber, Vesela, 2002). По трём морфологическим признакам ширина карапакса, диаметр глаза и размеры тела взаимодействие генотип-среда не обнаружено. Генетическая разнокачественность этих двух клонов дафний была выявлена при использовании молекулярных маркеров. Аналогичные результаты были получены и в других работах, посвящённых исследованию взаимодействия генотип-среда у дафний (Dodson, 1988; La Berge, Hann, 1990; Black, Dodson, 1990; Boriss, Gabriel, 1998).

Таким образом, в этих работах было однозначно показано, что в природных популяциях различных видов дрозофил и дафний существует гетерогенность по взаимодействию генотип-среда, причём существенное влияние на неё оказывают селективные процессы. Однако ни в одном из выше перечисленных исследований не проводили оценку структуры по взаимодействию генотип-среда. Кроме того, большинство работ носят редуцированный характер, т.е. рассматривают лишь эффекты влияния одного экологического фактора на один-два признака.

Ключевым моментом в понимании механизмов влияния селективных факторов на взаимодействие генотип-среда в экспериментальных и природных популяциях, являются особенности методологии. Поэтому имеет смысл рассмотреть их более подробно. Так, для оценки взаимодействия генотип-среда Н.В. Глотов (1975; 1979; 1983) предлагает тестировать потомков особей, взятых из природной популяции в контрастных экологических условиях. Такая схема эксперимента позволяет выделить из популяции группы особей, отличающихся реакцией количественных морфологических признаков на различные экологические условия (Глотов, Тараканов, 1985). По существу, в этом случае оценивается экологическая специфика той или иной внутривидовой группировки. Следовательно, анализ сезонной динамики структуры популяции по взаимодействию генотип-среда по количественным морфологическим и физиологическим признакам позволяет связать сезонное изменение соотношения различных групп особей с особенностями адаптивной стратегии популяций. Основопологающим элементом этой методики является так называемое изофемальное тестирование (Имашева,

1999б), которое предполагает тестирование потомства отдельно взятых в популяции самок. Таким образом, мы получаем выборку генотипов из природной популяции и тестируем их особенности в лабораторных условиях. Для упрочения доказательств наследственной обусловленности количественного признака от родителей к потомкам Г.В. Гречаным с соавт. (1989; 1996; 1997; 1998; 2004а, б) предложено тестировать потомство самок-родоначальниц в нескольких поколениях – от первого до третьего после начала закладки линии (семьи). Кроме того, эта методика была дополнена также параллельным тестированием линий (семей) после длительного содержания в лабораторных условиях, чтобы доказать генетическую обусловленность установленных типов реакции особей из различных семей. Это дополнение выполняет функцию контрольного тестирования обнаруженных в природной популяции особенностей.

Эта методика была применена Г.В. Гречаным с соавт. (1986а, б, в, г; 1989а, б; 1991; 1996; 2004а) при изучении индивидуальной реакции особей по плодовитости на увеличение плотности в экспериментальных и природных популяциях различных видов дрозофил и дафний. В результате этих исследований была разработана концепция эколого-генетической регуляции численности популяций животных. Согласно ей контроль колебаний численности осуществляется за счёт индивидуальной реакции особей на увеличение плотности (модификационный эффект плотности) и селективной перегруппировки структуры популяции по генетически обусловленной реакции особей на плотность населения. В процессе верификации этой концепции на природных популяциях дрозофилы и дафнии была выявлена генетическая неоднородность по плодовитости и реакции особей на увеличение плотности (Гречаный и др., 2004а). Кроме того, была проведена оценка генотипической структуры по плодовитости и реакции особей на увеличение плотности в нескольких северокавказских природных популяциях дрозофилы (Гречаный и др., 1989а; 2004а). В трёх популяциях было выделено по четыре класса особей различающихся значениями индекса регуляции плодовитости при повышении плотности и эти межгрупповые различия были генетически детерминированы. Однако ввиду методологических сложностей объективное сравнение

фенотипических структур этих популяций не представлялось возможным, поэтому пространственная динамика фенотипической структуры не исследовалась. Схожие результаты были получены в природных популяциях дафнии (Гречаный и др., 1989б; 2004а; Никитин, 2006). Там было выделено несколько партеногенетических клонов, отличающихся индексом регуляции плодовитости плотностью. При этом заметим, что качественно был найден лишь один тип реакции – уменьшение признака (плодовитости) при увеличении плотности. Иные типы реакций не были установлены. Кроме того, в этих работах не исследовали количественные морфологические признаки, а также изучали влияние одного-двух экологических факторов (плотность населения и наличие ксенобиотиков) по нескольким критериям (количество пищи, пространства, продуктов жизнедеятельности или концентрация и способ воздействия различных препаратов). Таким образом, в задачи этих исследований не входило изучение реакции комплекса количественных морфологических и физиологических признаков на несколько экологических факторов.

В дальнейшем были исследованы сезонные изменения структуры популяции дрозофилы по полу, плодовитости и реакции на плотность и морфологическим признакам (Погодаева, 1999; Гордеева, 2000; Ермаков, 2000; Гавриков, 2005). В этих работах, с одной стороны, была показана применимость эколого-генетической концепции контроля колебаний численности к природным популяциям при сезонной динамике, с другой – была исследована фенотипическая структура по отдельным количественным морфологическим и физиологическим признакам. Тем не менее, полной ясности как работают эколого-генетические механизмы по всему комплексу исследованных признаков, особенно по морфологическим, получено не было. Например, не было понятно есть ли морфологические различия между r- и n-типами по плодовитости, есть ли связь между размерами тела и холодоустойчивостью.

В большинстве случаев проблема возникала из-за сложностей обработки данных с целью выделения групп особей с генетически детерминированным разным типом реакции на контрастные градации экологического фактора. Кроме это-

го существовали сложности со сравнительным анализом фенотипических структур выделенных из разных пространственно-временных точек, что исключало объективную оценку динамики структурно-функциональной композиции популяции. Для решения этой проблемы требовалось существенно доработать метод редукции выборки, применявшийся ранее для выделения таких внутривидовых групп из выборок линий мух, отловленных в природной популяции.

Особый интерес для нас представляет работа В.В. Тараканова (1982), в которой исследовали популяционную структуру по взаимодействию генотип-среда по тем количественным морфологическим признакам *D. melanogaster*, которые были изучены и в настоящей работе. Серию семей тестировали в нескольких (трёх) контрастных экологических условиях, которые представляли собой три питательные среды с различным качеством: богатая среда, нормальная и обеднённая. Было обнаружено, что исследованная популяция дрозофилы обладает значительным потенциалом гетерогенности по взаимодействию генотип-среда. Установлено, что мерные признаки характеризуются значительно большей гетерогенностью по указанному критерию, чем счётные. Далее в этой работе была впервые применена методика оценки структуры природной популяции путём выделения генетически отличных классов с помощью дисперсионного анализа. Было выделено три типа реакции морфологических показателей на экологически контрастные условия жизни. Типичная реакция характеризовалась незначительным (недостовверным) вкладом во взаимодействие и сходством реакции на созданные в эксперименте контрастные экологические условия. Стабильная – незначительный вклад и меньшая изменчивость между средами. Нестабильная – значительный вклад и большая изменчивость между средами. По мнению автора, самым приспособленным является стабильный тип, а самым неприспособленным – нестабильный. С улучшением условий жизни как общая изменчивость, выраженная в коэффициенте вариации, так и её компоненты (генетическая и случайная) убывали, что противоречит результатам работы Л.Ю. Ямпольского (1992).

К сожалению, в работе В.В. Тараканова (1982) не содержится никакой информации о сезонной динамике структуры природной популяции, поскольку сам

автор придавал этому второстепенное значение. Также в работе были проведёны корреляционный и ковариационный анализы, однако никакой динамики показателей корреляции внутри исследованного комплекса признаков эти методы не выявили. Позднее В.В. Тарakanовым с соавторами (1988) было проведено отдельное исследование по данным морфологическим признакам дрозофилы с целью оценки экологической контрастности высокой и низкой плотности населения. Оказалось, что на изменения калорийности среды комплекс морфологических признаков дрозофилы более отзывчив, чем на изменение плотности населения.

Таким образом, в работе В.В. Тараканова (1982) не обнаружено сезонной динамики структуры популяции по взаимодействию генотип-среда. Кроме того, он изучал только морфологические признаки, не включая в анализ, например, физиологические показатели.

В последние десятилетия XX века проблема взаимодействия генотип-среда и фенотипической пластичности достаточно интенсивно изучалась у насекомых (Mousseau, Roff, 1989a, b; Fox, Mousseau, 1995; Zalucki Malcolm, 1996; Fox et al., 1997a, b), рыбах (Meyer, 1987; Quinn, Adams, 1996), амфибий (Ryan, Wilsynski, 1991; Newman, 1992; Pfennig, 1992; McClelland et al., 1996; Olivido et al., 1998) и растений (Schlichting, Pigliucci, 1993; Sultan, Bazzaz, 1993; Pigliucci, Schlichting, 1996). Несмотря на такое обилие работ, исследователи не анализируют структуру природных популяций по взаимодействию генотип-среда (фенотипической пластичности) и тем более не рассматривают сезонную динамику по ней.

В начале XXI в. как результат интенсивных исследований взаимодействия генотип-среда в природных популяциях была сформулирована концепция «trade-off». Сутью концепции является постулат о наличии отрицательной плейотропной связи между признаками жизненного цикла, такими, как размер тела, плодовитость, выживаемость, скорость развития (Partridge, Fowler, 1992; Chippindale et al., 1994, 1996, 1997; Leroi et al., 1994a, b; Zwaan et al., 1995; Nunney, 1996; Prasad et al., 2000; Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002). В теоретическом отношении эта концепция является дальнейшим развитием теории r- и K-отбора, где, как известно, было показано наличие двух контрастных адаптивных типов особей с отрица-

тельной корреляцией между размерами тела и плодовитостью (Lande, 1982; Cheverud, 1984; Maynard Smith et al., 1985; Clark, 1987; Stearns, 1992). В последние десятилетия показано, что физиологические и селекционно-генетические взаимосвязи между важными в адаптивном отношении количественными признаками довольно динамичны и сильно меняются под действием экологических факторов (Matos et al., 2000, 2002; Sgrò, Partridge, 2000, 2001; Matos, Avelar, 2001; Archer et al., 2003; Phelan et al., 2003; Chippindale et al., 2003; Swindell, Bouzat, 2006). Это явление получило название «синдрома Чеширского кота», по мотивам персонажа сказки английского писателя Л. Кэролла. Концепция «trade-off» очень интересна и перспективна в эволюционных исследованиях, однако она не рассматривает популяционную динамику соотношения в популяциях особей различных сочетаний количественных признаков. Кроме того, у исследователей этого направления существуют сложности с обоснованием наследуемости обнаруженных вариантов жизненных стратегий.

Следовательно, несмотря на немалый интерес исследователей к проблеме влияния естественного отбора на внутривидовую изменчивость по взаимодействию генотип-среда, слабо разработанными, либо вообще нерешёнными являются следующие вопросы: неравномерная степень изученности и противоречивые результаты работ по сопряжённым системам количественных морфологических и физиологических признакам, крайне редкое использование количественной оценки структуры природных популяций по взаимодействию генотип-среда. Соответственно, нам не удалось найти работ, посвящённых исследованию структуры популяции по взаимодействию генотип-среда по комплексу количественных морфологических и физиологических признаков. Кроме того, ни в одной из рассмотренных нами работ не было оценки динамики структуры популяции по взаимодействию генотип-среда. Вместе с тем, именно оценка динамики структуры позволяет достаточно чётко отследить селекционные сдвиги по сопряжённому комплексу количественных признаков. Эта проблема во многом объяснялась несовершенством статистического протокола, применявшегося для оценки структуры популяций. В настоящей диссертации предложены существенные усовершенство-

вания имеющейся методологической базы, которые позволили исследовать сезонную динамику природной популяции дрозофилы по взаимодействию генотип-среда, а также выделить ранее неизвестные внутривидовые типы клонов дафний по комплексу количественных морфологических и физиологических признаков.

В следующем разделе мы рассмотрим частный случай взаимодействия генотип-среда – влияние таких экологических факторов как температура и плотность населения на важнейший морфологический признак – размеры тела.

1.3. Динамика размеров тела особей в природных популяциях животных при изменении температуры и плотности населения

Размер тела – это важнейший адаптивно-ценный биологический показатель, определяющий адаптивную стратегию видов и популяций (Пианка, 1981; James, Partridge, 1998; Евсиков и др., 1999; Narini, Ramachandra, 1999). В значительном количестве работ, посвящённых взаимодействию генотип-среда, рассматривают вопросы, связанные с реакцией размеров тела особей на важные экологические факторы и роль отбора в этом процессе. Следовательно, изучение этих закономерностей можно рассматривать как частный, но в тоже время очень важный случай исследований взаимодействия генотип-среда. С другой стороны, размеры тела, как правило, оценивают по показателям количественных морфологических признаков, прежде всего мерных (Некрасова, 1997; Лазебный и др., 1996; James, Partridge, 1998; Parkash et al., 1999; Гречаный и др., 2004б). Другими словами, большинство современных методик оценки размеров тела являются одновременно и способом изучения сопряжённых комплексов количественных морфологических признаков. В настоящем разделе мы кратко охарактеризуем имеющиеся литературные сведения по данному вопросу.

Прежде всего, отметим существенную фенотипическую пластичность размеров тела в ответ на изменение комплекса экологических факторов. Так известно об изменении размеров тела особей и связанных с ними признаков в зависимости от географического положения (James, Partridge, 1998; Имашева, Лазебный, 1993;

Imasheva et al., 1994; Имашева, 1999а,б; Parkash et al., 1999), сезона года (Yoshiomi, Hizoshi, 1992; McLain et al., 1993; Ribes et al., 1996; Некрасова, 1997) и техногенных факторов (Некрасова, 1997). Конкретные причины отзывчивости размеров тела в этих случаях авторам далеко не всегда ясны, оставаясь в области спекуляций и предположений. Для нас наиболее интересно влияние на размер тела таких сезонно-меняющихся экологических факторов, как температура среды и плотность населения. Необходимо подчеркнуть, что сезонное изменение температуры не зависит от динамики плотности населения, что очень важно для понимания механизмов, формирующих сезонную динамику размеров тела.

Общеизвестно, что влияние температуры на размеры тела описывается «правилом Бергмана», которое гласит, что размерные характеристики особей обратно связаны с уровнем температуры их развития (Яхонтов, 1969; Бей-Биенко, 1980; Чернышёв, 1996; Scharf et al., 2009). То есть при низкой температуре особи крупные, а при высокой – мелкие. В основе этой закономерности лежат физиологические и биохимические процессы, которые являются следствием модификационного и селективного эффекта температуры (Lee et al., 1987; Czajka, Lee, 1990; Denlinger et al., 1991; Chen, Walker, 1993, 1994; Гречаный и др., 1996). В первом случае температура влияет на скорость развития организмов: при высокой температуре биохимические процессы ускоряются и возникает эффект отставания накопления биомассы от метаморфоза (Яхонтов, 1969; Чернышёв, 1996). При низкой температуре развитие замедляется и возникает эффект увеличения размерного порога для прохождения очередной стадии развития (Ebert, 1992). Так, ещё в 20-е гг. прошлого века при сборе гусениц из подмосковных популяций берёзовой пяденицы было установлено, что в годы с жарким и сухим летом гусеницы были мелкие и светлоокрашенные, в годы с прохладным и пасмурным летом, гусеницы были крупными и тёмноокрашенными (Бабков, 1985). У озимой совки известны две географические морфы: мелкая светлоокрашенная из Центральной Азии и крупная тёмноокрашенная из Южной Сибири. Оказалось, что центрально-азиатскую морфу можно получить из сибирской при выращивании этих бабочек в условиях высокой температуры и низкой влажности. Наоборот, сибирская морфа

возникает при воспитании этого чешуекрылого при пониженной температуре и высокой влажности (Яхонтов, 1969). Такие же закономерности были установлены и на различных видах дрозофил. Так, развитие личинок дрозофилы при различной температуре сказывается на размерах тела имаго (Яхонтов, 1969; Sisodia, Singh, 2002). В частности, повышение температуры на личиночных стадиях развития приводит к сокращению продолжительности развития и уменьшению размеров тела имаго (Чернышёв, 1996; James, Partridge, 1998). Индукция стадной формы саранчи, характеризующейся мелкими размерами, часто происходит в периоды засух, т.е. в годы с засушливым и жарким летом (Бей-Биенко, 1980). В тоже время, среди членистоногих известны примеры отклонений от правила Бергмана. Например, у байкальской эпишуры размеры тела взрослых особей зимой и весной, когда температура воды низкая, небольшие, а летом, при повышении температуры увеличиваются (Афанасьева, 1977; Ермаков, Русановская, 2015). Э.А. Афанасьева (1977) объясняет это тем, что развитие особей, созревающих к лету, происходит при низких зимне-весенних температурах, а развитие рачков, созревающих к зиме, происходит при летних температурах. Т.е. в данном случае, правило Бергмана всё же действует, но с существенным временным лаг-эффектом.

Так, например, исследование популяционной биологии хищного жука жу-желицы показало, что от весны к осени размеры тела этого насекомого увеличиваются (Lobeau, 1988). Возрастает и ночная активность, дневная, соответственно, сокращается, что связано с постепенным повышением температуры воздуха, особенно днём. Становятся крупнее и средние размеры жертв этого беспозвоночного хищника. Ясно, что температурные факторы в данном случае отнюдь не препятствуют увеличению размеров тела, определять же их может и пищевая специализация. Известно, что в течение сезона видовой состав насекомых в условиях определённого биоценоза (степь или фруктовый сад) способен весьма существенно изменяться (Медведев, 1964; Дружков, Фомин, 1991; Гречаный и др., 1998). По этой причине в течение периода активной жизнедеятельности хищник может менять свои пищевые предпочтения, соответственно, видовой состав своих жертв. Такая стратегия описана на различных видах хищных насекомых и мелких насе-

комоядных млекопитающих (Гиляров, 1990; Шилов, 2003). Таким образом, увеличение размеров тела хищных насекомых от весны к лету при повышении среднесуточных температур может быть связано с тем, что, переходя на ночной образ жизни жуки оказываются в условиях, когда их активность протекает при более низкой температуре, чем это было в дневные часы весной. При таком объяснении этот пример также подтверждает правило Бергмана, однако без знаний особенностей биологии этого животного его можно принять за исключение из выше упомянутого правила. Ещё более противоречивые результаты получились при исследовании влияния беспозвоночного хищника (*Chaoborus*) на размеры тела двух видов дафний (*D. galeata mendota* и *D. pulcaria*) (Leibold, Tessier, 1991). Исследование проводили в пространственном (выборки отлавливали из популяций, населяющих семь озёр, схожих по экологическим характеристикам) и сезонном (изучали состояния популяций в июне, июле и августе) разрезе. При низком прессе хищников длина особей обоих видов ракообразных примерно одинакова и составляет приблизительно 1,7 мм. Увеличение численности хищников приводит к тому, что этот показатель для *D. pulcaria* становится приблизительно равным 1,95 мм, для *D. galeata mendota* – 1,30 мм. Кроме того, во избежание чрезмерного выедания хищниками *D. pulcaria* перемещается в глубинные слои, а *D. galeata mendota* всегда придерживается поверхностных горизонтов. В результате первый вид ускользает от хищников и даже несколько увеличивает размеры тела, второй же подвергается выеданию. Поскольку хищник, как правило, предпочитает более крупных жертв, его активность приводит к уменьшению размеров тела *D. galeata mendota*. Количество хищников меняется от озера к озеру, поэтому длина тела дафний также сильно варьирует. Сезонная динамика сводится к постепенному нарастанию активности хищника с конца мая – к началу сентября, что приводит к существенному снижению размеров тела в том же направлении у *D. galeata* и их небольшому увеличению у *D. pulcaria*, при этом второй вид постепенно перемещается из эпилимниона в гиполимнион. Следует заметить, что и *D. pulcaria* в светлое время суток придерживается эпилимниона, что может быть связано с большей активностью хищников в сумерках. В качестве статистической обработ-

ки в этом исследовании применялся дисперсионный анализ. С его помощью выявилась достоверность межпопуляционных и межклональных различий по весу и длине тела рачков. Показано, что межклональные различия значительно превышают различия между популяциями. Поскольку все популяции были взяты из мезотрофных озёр различного размера, то некоторые различия их обитателей могут определяться различиями в трофической динамике этих водоёмов. С другой стороны, существенная межклональная изменчивость свидетельствует о генетической гетерогенности исследованных популяций по количественным признакам. Можно сделать вывод, что популяции обоих видов дафний из всей исследованной группы озёр состоят из одних и тех же клонов, но в различном их соотношении. Кроме того, эти работы показывают, что на фоне идентичного изменения температуры и плотности популяции вмешательство хищника может приводить к диаметрально противоположным результатам, уменьшая размеры тела и увеличивая длину шипов и выростов у одних видов дафний и увеличивая общие размеры тела у других.

Также в качестве примера влияния доступности пищи на соблюдение правила Бергмана можно привести эксперименты с дафниями, питающимися колониальными диатомеями (Dziuba et al., 2017). Так, у *Daphnia longispina* при питании колониальными диатомовыми особи из холодных водоёмов мельче, чем из тёплых. Это связано с тем, что скорость питания диатомовыми у этих дафний возрастает с повышением температуры. Размеры тела коррелируют со скоростью поглощения пищи и клиренсом (Sikora, Dawidowicz, 2017). При этом в целом *D. longispina* имеет мелкие размеры тела по сравнению с многими другими видами дафний, и адаптирована к относительно высоким температурам среды, чем, например, более крупная *D. pulicaria*, приспособленная к низкой температуре. Другими словами, конкретные механизмы влияния температуры на сезонную динамику размеров тела существенно зависят от биологии вида и, в частности, от особенностей его трофического статуса, имея в виду стратегии питания и избегания хищников.

Селективный эффект температуры определяется тем обстоятельством, что мелкие размеры тела характеризуются большей теплоотдачей из-за большей площади тела по отношению к объёму тела. Из-за этого у особей с меньшими размерами больше шансов избежать перегрева при высоких температурах. Более крупные особи в этих условиях погибают. При низкой температуре среды повышенная теплоотдача может привести организм к смерти из-за переохлаждения. Напротив, организмы, обладающие крупными размерами тела и, следовательно, характеризующиеся относительно меньшей площадью по отношению к объёму, обладают возможностью экономить тепло вследствие низкой теплоотдачи. Это способствует их выживанию при пониженных температурах.

Селективный эффект температуры, обуславливающий различия комплекса биологических признаков, в том числе и размеров тела, у моно- би- и поливольтинных пород был обнаружен при исследовании тутового шелкопряда (Астауров, 1974). Аналогичные различия были обнаружены при сравнении дрозофил французских и индийских (Gibert et al., 1998), а также французских и марокканских популяций *D. melanogaster* (Chakir et al., 2008). Выявлено также, что для мух из южного климата была характерна пониженная пигментация тела. Во всех этих случаях можно утверждать, что различия носят уже эволюционный характер и селективный эффект температуры, безусловно этому способствовал. Такая же закономерность была обнаружена для индийских популяций *D. ananassae*, правда, проявившаяся только в отношении длины крыла (Sisodia, Singh, 2004). Ранее схожие результаты были получены В.В. Таракановым (1982) на краснодарской популяции *D. melanogaster*. В этом случае в августе, при более высокой температуре воздуха длина крыла у мух была меньше, чем в сентябре. По другим морфологическим признакам различия отсутствовали. В этих случаях также можно утверждать, что обнаруженные различия длины крыла определяются селективным эффектом температуры. При исследовании австралийских популяций также было показано, что дрозофилы из северных штатов с жарким тропическим климатом характеризуются более мелкими размерами, чем мухи из южных, где климат более прохладный (James, Partridge, 1998). Более того, в этой работе было показано,

что лабораторная селекция в условиях повышенной температуры также приводит к уменьшению средних размеров тела имаго мух. Данная работа также интересна тем, что в ней проведён анализ интегрального эффекта температуры и плотности на размеры тела мух. Показано, что при высокой температуре и плотности имаго дрозофилы мелкие, а при низкой температуре и плотности – крупные. К таким же выводам приходят и Дж. Булетро-Мерле и П. Фоуле (Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002) при исследовании сезонной динамики размеров тела и плодовитости французских популяций дрозофилы. В частности, было показано, что от весны к лету, при увеличении температуры и плотности происходит уменьшение размеров тела мух и более ранний старт плодовитости. Весной, на фоне снижения температуры и плотности, мухи становятся крупнее и для них характерна «отложенная плодовитость». Авторы считают, что такие изменения – есть результат перераспределения энергии, позволяющий повысить выживаемость мух при зимовке. В обеих работах показано, что выявленные различия имеют генетическую основу.

Динамика размерных характеристик особей связана с изменением отдельных популяционных параметров, в том числе – плотности населения (Лазебный и др., 1996; Лукьянов, Лукьянова, 1997; Гречаный и др., 2000), колебаний численности (Чернявский, Ткаченко, 1982), размера популяций (Weber, 1990), а также количества и качества корма (Глотов, Тараканов, 1982; Богачёва, 1996). Можно добавить, что плотность населения очень часто оценивается как одно и то же количество особей на разное количество корма (Гречаный и др., 1995; Ермаков и др., 2010). Так или иначе, эти популяционные параметры связаны с плотностью населения или механизмами контроля колебаний численности. Кроме того, важно отметить, что влияние плотности населения, как и температуры среды, может иметь модификационный и селективный эффекты.

Впервые исследование влияния плотности населения на популяционные и биологические показатели провели Р. Пирл и С. Паркер (Pearl, Parker, 1922) также на дрозофиле. Они установили обратную зависимость между численностью (плотностью) популяции и демографическими показателями (плодовитостью и смертностью), её определяющими. Результаты этих исследований можно считать

отправной точкой в разработке теории авторегуляции численности, в основе которой лежит принцип отрицательной обратной связи (trade-off) между изменением численности – с одной стороны, и плодовитости со смертностью – с другой. Одними из первых, кто установил связь между плотностью и размерами тела у членистоногих были Д. Пратт (Pratt, 1943) и Л. Слободкин (Slobodkin, 1954). Согласно результатам их экспериментов, на пике численности популяции дафнии очень высока доля мелких особей с низкой плодовитостью. Очевиден и биологический смысл такого эффекта: во-первых, мелкие особи меньше потребляют пищи и, следовательно, меньше за неё конкурируют. Во-вторых, низкая индивидуальная плодовитость снижает риск превышения численностью пределов экологической ёмкости среды и предотвращает последующий популяционный крах. При высокой численности и плотности популяции кузнечиков наблюдается индукция миграционной морфы, обладающей меньшими размерами тела – перелётной саранчи (Буров, 1968).

Обратная связь между размерами тела была обнаружена у насекомых с неполным превращением, хищные личинки (нимфы) которых населяют водные биотопы. При этом особенности биологии этих видов состояли в необычных механизмах регуляции численности. Так, на примере двух видов ручейника (*Rhyacophila vibox*) и веснянки (*Isoperla montana*), населяющих ручьи и мелкие реки в Канаде было показано, что рыбы, за счёт выедания снижают плотность популяции этих водных насекомых и, таким образом, увеличивают количество ресурсов, доступных для выживших. Поэтому в речках, где водится рыба личинки этих насекомых крупнее, чем в тех, где рыбы нет (Parks et al., 2011). Для водных нимф хищных мигрирующих стрекоз *Anax junius*, также являющихся хищниками, показано возрастание каннибализма при увеличении температуры и плотности населения. При этом подчёркивается, что каннибализм распространён среди видов с резкой дифференциацией по размерам тела у особей различных стадий развития, поколений или экологических когорт (Crumrin, 2010). Таким образом, у этих водных насекомых с неполным метаморфозом при возрастании плотности размеры тела отдельных возрастных категорий увеличиваются. Необходимо также указать,

что не все работы посвящённые изучению связи изменения количественных морфологических признаков с численностью и плотностью популяции приводят к установлению таковой (Lancaster, Downes, 2017). Эти работы посвящены модификационному эффекту плотности населения. Масштабные исследования по изучению модификационного и селективного эффектов плотности у дрозофил и дафний было предпринято Г.В. Гречаным с соавт. (1989а, б; 1990; 2004а, б). Действительно, было установлено, что изменение генотипической структуры популяции по таким количественным признакам, как плодовитость, выживаемость и реакция на плотность за счёт циклического отбора генотипов контролирует колебания численности и, в частности, сглаживает эти колебания, делает их более регулярными (гармоничными) и уменьшает их размах (амплитуду). В некоторых из этих работ, как и в выше перечисленных, также высказывается мысль, что у членистоногих как мелких организмов с коротким жизненным циклом размеры тела при высокой плотности мелкие, а при низкой – крупные (Гречаный и др., 2004а). К сожалению, морфологические признаки и общие размеры тела в связи с плодовитостью и выживаемостью дрозофил и дафний в этих исследованиях изучены недостаточно. И в целом, принимая во внимание примеры с хищными насекомыми и планктонными ракообразными, такая идея выглядит отнюдь не безупречной.

Большинство работ о селекционном эффекте плотности на количественные признаки выполнено не на членистоногих, а на мышевидных грызунах. Эти работы установили иную «генеральную» тенденцию: при высокой плотности размеры особей крупные, а при низкой – мелкие. Эта тенденция получила название теории r- и K-отбора (Wellington, 1960; MacArthur, 1967; Пианка, 1981; Одум, 1986; Гиляров, 1990). Предполагалось, что r-виды (особи) адаптированы к конкурентному вакууму и имеют высокую плодовитость, скорость развития и быстрый рост биомассы. K-виды приспособлены к высокой плотности и формируют стабильную биомассу экосистем.

Параллельно Д. Читти (Chitty, 1960) показал наличие таких групп особей в популяциях полёвок – мелкие и высокоплодовитые доминировали при низкой численности, крупные и низкоплодовитые при высокой. Важно также отметить,

что этот исследователь убедительно доказал наличие генетических различий между такими типами особей внутри популяций полёвок. Другими словами, при изменении плотности появление одних и исчезновение других морф обусловлено отбором, который в итоге оптимизирует колебания численности. Таким образом, в этой работе впервые был исследован селективный эффект плотности. Позднее Ч. Кребс (Krebs, 1978) установил, что мелкие и высокоплодовитые являются мигрантами, а крупные и низкоплодовитые – резидентами.

В последние десятилетия XX века эти результаты были подтверждены на мышевидных грызунах другими исследователями (Чернявский, Ткаченко, 1982; Лукьянов, Лукьянова, 1997; Евсиков и др., 1999; Лидикер, 1999). Так, исследование популяций леммингов показало, что при высокой численности зверьки характеризуются большим весом (Чернявский, Ткаченко, 1982). Авторы объясняют этот эффект с действием плотностно-зависимого отбора, обусловленного наличием как минимум двух генотипов, определяющих различия весовых характеристик леммингов. Исследования О.А. Лукьянова и Л.В. Лукьяновой (1997) на полёвках подтвердили результаты работ Ч. Кребса, упоминавшиеся выше. В частности, ими также было показано, что крупные особи, доминирующие на пике численности, являются резидентами, а мелкие – мигрантами. Причём эти различия генетически детерминированы. Многолетний мониторинг колебаний численности водяной полёвки показал достоверное изменение генетического состава популяции, оцениваемого авторами по цветовым формам шкурок (Евсиков и др., 1999). В этой работе также было показано, что на пиках численности средние размеры зверьков выше. Очень интересное объяснение этому факту даёт В. Лидикер (1999), который также обнаружил более крупные средние популяционные размеры тела у полёвок на пиках численности. В частности, он полагает, что увеличение средних размеров полёвок происходит из-за того, что при низкой плотности и избытке ресурсов появляются крупные самцы с большой продолжительностью жизни и доживают до пика численности. На деле же эта ограниченная группа никакого существенного влияния на регуляцию численности не оказывает, но вносит существенную статистическую погрешность в оценку общепопуляционных средних раз-

меров особей на пике численности. Это объяснение показывает важность оценки структуры популяции, а не просто наличие гетерогенности по двум-трём генетически детерминированным морфам количественных признаков. Отсутствие структурного анализа может привести к неверному заключению относительно механизмов формирования выявленной тенденции изменения общепопуляционных размеров тела. Разумеется, ещё более важно в этой ситуации оценить динамику структуры популяции, т.е. перегруппировку соотношения генетически различных групп особей по размерам тела.

Кроме того, для нас исследования на мышевидных грызунах важны тем, что именно на них хорошо изучен как модификационный, так и селективный эффект плотности, а разработанная на основе этих исследований теория r- и K- отбора даёт чёткое и ясное, хотя и небесспорное, толкование обнаруженным фактам.

Число работ, посвящённое этому вопросу, в популяциях членистоногих следует считать недостаточным. В качестве примера приведём работу М.И. Гордеева (1997). Им было показано, что популяции малярийных комаров обладают биотопической подразделённостью на K- и r-стратегов, которые различаются по размерам тела и плодовитости. В частности, r-стратеги обладают большей плодовитостью и меньшими размерами тела. Установлено, что частота r-стратегов снижается к концу сезона размножения (в условиях высокой плотности комаров), но увеличивается во время диапаузы. Выявлено снижение относительной плодовитости r-стратегов в конце репродуктивного сезона, в период максимальной численности личинок и имаго. Следовательно, М.И. Гордеев, считает, что теория r- и K-отбора справедлива и в отношении насекомых, хотя согласно Г.В. Гречаному (2004а), это не совсем так. Немногочисленность и противоречивость результатов исследований влияния плотности населения на размеры тела побудили нас провести настоящее исследование.

В заключение этой темы рассмотрим ещё один аспект, касающийся связи динамики половой структуры популяции с размерами тела самок и самцов. Особый интерес эта проблема представляет ввиду того, что, с одной стороны репродуктивный потенциал популяции определяется численностью самок. С другой

стороны, у представителей одних таксонов самки крупнее самцов, у других – наоборот. Наиболее яркими хрестоматийными примерами, подтверждающими теорию r- и K-отбора являются насекомые и млекопитающие. У первых крупнее самки, их относительная численность снижается при увеличении плотности. В качестве примера можно привести дрозофилу (Гречаный, Погодаева, 1996; Гречаный, 2004a). У комаров *Culex pipiens antennatus* кровососущая активность повышается к концу периода активной жизнедеятельности благодаря существенному увеличению как численности популяции, так и относительной численности самок, которые обладают большими размерами тела (Gad et al., 1989). Сезонная динамика полового отбора по размеру тела была обнаружена у клопа *Margus obscurator* (McLain et al., 1993). У млекопитающих, самцы которых больше самок, связь размеров тела и плодовитости с плотностью населения известна, в основном по работам на мышевидных грызунах (Лидикер, 1999).

Однако у копепод, как планктонных, так и бентосных есть много близкородственных групп видов, в одних из которых крупнее самки (Афанасьева, 1977; Русановская, 2013), в других – самцы (Nespolo et al., 2013; Jiménez-Melero et al., 2014). В сочетании со слабой изученностью динамики половой структуры как механизма регуляции численности копепод, особенно планктонных, это направление исследований представляет особую актуальность и в связи с влиянием на размеры тела особей. Так, согласно одной гипотезе, соотношение полов у этих организмов зависит от типа оплодотворения, но никак не связано с размерами тела самок и самцов (Kjørboe, 2006). Например, в популяциях видов, характеризующихся тем, что самкам для многократной откладки яиц требуется лишь одна копуляция, самок всегда больше самцов. К таким видам относится и *E. baicalensis*. У видов, для устойчивого воспроизводства которых самкам требуются многочисленные копуляции, причём после каждой следует единственная откладка яиц, самцов больше самок. Р. Хименес-Мелеро (Jiménez-Melero et al., 2014) приводит пример вида второго типа *Arctodiaptomus salinus*, у которого соотношение полов меняется сезонно и зависит от изменения экологических факторов, в том числе – температуры. Автор полагает, что в неблагоприятных условиях в популяции до-

минируют организмы того пола, особи которого у данного вида обладают меньшими размерами тела. В довершение необходимо также отметить, что половой диморфизм по размеру тела может существенно варьировать по сезонам (Русановская, 2013; Ермаков, Русановская, 2015; Yasuda et al., 2017). Мы вернёмся к рассмотрению этого вопроса в разделе 1.5, здесь лишь отметим о недостаточной изученности этого направления популяционных исследований регуляции размеров тела особей на фоне изменений температуры и плотности населения.

Таким образом, динамика размеров тела и других адаптивно-ценных количественных показателей животных под воздействием комплекса экологических факторов и, первую очередь температуры и плотности населения исследована достаточно подробно. Установлено, что изменение температуры и плотности населения влияют на размеры тела синхронно и в одном направлении. В большинстве приведённых выше работ представлены доказательства наличия взаимодействия генотип-среда по количественным признакам у особей в природных популяциях. Это означает, что влияние большинства исследованных экологических факторов имеют два эффекта – модификационный и селекционный. Тем не менее, исследователи не всегда чётко разделяют эти эффекты и их конкретный вклад в механизмы регуляции численности и изменчивости. Кроме того, нам неизвестны работы, где рассматривается сезонная динамика структуры популяций по модификационной изменчивости морфологических и физиологических количественных признаков, а тем более предпринимается сравнительный анализ этого процесса в популяциях видов из различных таксонов – насекомых и ракообразных. В данной работе предпринята попытка осветить проблему с новой точки зрения – обобщить данные по динамике популяционной структуры количественных признаков у дафний и дрозофил.

Общей особенностью всех исследований модельных объектов является трудности экстраполяции выявленных закономерностей на реальные природные популяции, существующих в многомерном пространстве факторов, обладающим весьма разнообразной динамикой. Для решения этой методологической проблемы предложены подходы, общий смысл которых сводится к тестированию биологи-

ческого материала непосредственно в природе (Hoffmann, 2009). Кроме того, целесообразно расширять перечень исследуемых объектов и включать в анализ сезонную динамику природных популяций видов с различной популяционной биологией. Выше уже приводились примеры с членистоногими-хищниками и эктопаразитами, имеющие довольно нестандартные механизмы регуляции количественных признаков и численности популяции. Во многом это объяснялось особенностями их популяционной биологии и жизненного цикла. В следующем разделе мы постараемся акцентировать внимание на результатах исследований фенотипической структуры по количественным, прежде всего морфологическим, признакам у видов членистоногих с заведомо различной популяционной биологией.

1.4. Степень изученности фенотипической структуры по количественным признакам у видов членистоногих с разной популяционной биологией

Существует большое количество видов членистоногих, важных как с практической, так и с теоретической точек зрения, исследование механизмов эколого-генетической регуляции численности и структуры которых связано с определёнными сложностями. С одной стороны, это проблемы с лабораторным содержанием таких видов, а с другой – сложность оценки влияния селекционных механизмов на численность популяции и её фенотипическую структуру по количественным признакам.

Тем не менее, такая работа была проведена на переносчиках особо опасных инфекций. Например, у блох, являющихся эктопаразитами грызунов и переносчиком чумы, была установлена связь колебаний численности с трансформацией генотипической структуры по количественным и качественным морфологическим признакам. Были обнаружены виды блох, являющиеся аналогами р- (*Amphalius runatus*) и н-типов (*Stenophyllus hirticrus*) особей, ранее выявленных в природных популяциях *D. melanogaster* (Корзун, 2007). С использованием фенетического подхода при исследовании фенотипической структуры по морфологическим при-

знакам *Amphalius runatus* в Горно-Алтайском природном очаге чумы было показано наличие трёх популяций (Корзун и др., 1998а; 2009; Корзун, Токмакова, 2011). Выраженность пространственной структуры популяций блох является характерной чертой их популяционной биологии. При исследовании морфологических особенностей блох *Citellophilus tesquorum* и *Xenopsylla cheopsis* было выявлено, что высокий уровень флуктуирующей асимметрии признаков хетотаксии увеличивает вероятность переноса насекомыми возбудителя чумы *Yersinia pestis* (Никитин, 2006; Корзун, 2007; Корзун и др., 2000; 2004; Никитин и др., 2008). Такая же особенность была обнаружена в природных популяциях блохи *Amphalius runatus* в Горно-Алтайском природном очаге чумы (Корзун и др., 1998б; Токмакова, 1998). В частности, на участках, где протекали эпизоотии уровень флуктуирующей асимметрии у особей этого вида блох оказался существенно выше, чем в тех районах, где эпизоотий не зарегистрировано (Корзун, 2007; 2009б). Сезонная динамика фенотипической структуры по ряду морфологических характеристик, в том числе – связанных с размерами тела, у блох *Citellophilus tesquorum* зависит от биологии хозяина – суслика (Козлов, Чумакова, 1985). После пробуждения от зимней спячки хозяина микропопуляции блох имеют наибольшие различия по размерам головы. После периода размножения и массового расселения молодых зверьков морфологические различия между микропопуляциями эктопаразита несколько сокращаются. Отмечена также сезонная динамика размеров головы: весной блохи характеризовались большими размерами головы, чем насекомые, собранные в августе. У блохи *Amphalius runatus* изменение длины головы от весны к осени не обнаружено. Однако существенные колебания этого показателя связаны с различными фазами динамики численности (Корзун, Токмакова, 2012).

При исследовании другого переносчика особо опасных инфекций, таёжного клеща *Ixodes persulcatus*, обнаружено, что в северных популяциях на территории Иркутской области (Братск) частота проявления аномалий развития признаков хетотаксии самок выше по сравнению с южными (Иркутск, Большие Коты). Кроме того, отмечено, что существенные различия по средним значениям в популяциях отсутствуют. Другими словами, географически удалённые популяции отличаются

фенотипической структурой и особенностями изменчивости по морфологическим признакам, что определяется адаптацией к различному комплексу климатических условий, в том числе – температуре (Козлова и др., 2008; Никитин и др., 2009; 2011; 2015; Никитин, Новицкая, 2014; Новицкая, 2016). При анализе сезонной динамики популяции клеща из пригородов Иркутска в течение ряда лет была обнаружена и сезонная динамика фенотипической структуры. В частности, от весны к лету происходило увеличение числа особей с аномалиями признаков экзоскелета, которые характеризовались меньшими размерами тела и более поздними сроками вылупления из яиц (Никитин и др., 2013). Также было показано, что клещи с аномалиями экзоскелета на преимагинальных стадиях имеют более важное значение для циркуляции боррелий, а имагинальных – для переноса вируса энцефалита (Морозов и др., 2015; Никитин и др., 2016). Более того, по отдельным признакам было установлено циклическое изменение фенотипической структуры популяции таёжного клеща, с трехлетним периодом максимумов аномалий по данному признаку (Морозов и др., 2015). Это, очевидно, означает наличие процесса регуляции фенотипической структуры популяции по количественным признакам.

Применение эколого-генетической концепции в практических целях, оказалось очень результативным при разработке эффективных и экологически менее опасных методов регуляции численности синантропных видов насекомых. Например, было установлено, что ротация ядохимикатов и применение низкоперсистентных пестицидов позволяет свести численность популяций рыжего таракана к минимуму (Никитин, 2000). Эти работы показали, что популяции рыжего таракана характеризуются генетической гетерогенностью по устойчивости к пестицидам.

Особенностью популяционной биологии многих синантропных видов является сложности с определением стабильно существующих популяций. Часто в этом случае исследователь имеет дело не со стационарной популяцией, а с неким «популяционный котлом», в котором доля мигрантов, реколонизирующих подходящие местообитания, существенно превышает число резидентов (Алтухов, 2003).

Необходимость реколонизации подходящих, как правило, ограниченных в размерах и времени существования местообитаний приводит к эволюционному возникновению партеногенеза в различных таксонах животных. Среди членистоногих обладающих столь специфичной чертой, наиболее хорошо изучены дафнии. Например, показано, что изменчивость популяций *Daphnia magna* из мелких прудов выше, чем из крупных водоёмов (Vanoverbeke et al., 2007). На комплексе видов *Daphnia longispina*, обитающих в небольшом горном озере в Швейцарии, показано изменение сезонной динамики генотипической структуры (сукцессия клонов), правда, исследователям не удалось связать его с изучаемым количественным признаком – устойчивостью к инфекции (Tardent et al., 2017).

Как видно на примере дафний, наличие партеногенеза позволяет провести клональный анализ фенотипической структуры по количественным признакам, что очень удобно для оценки влияния селекционно-генетических механизмов, поскольку клоны представляют собой генетически идентичные группы особей. Это существенно облегчает понимание влияния эколого-генетических механизмов на регуляцию численности и структуры по количественным признакам. Так, на ряде видов кладоцер (*Daphnia longispina*, *Daphnia magna*, *Simocephalus vetulus*) было установлено, что регуляция численности происходит из-за подавления плодовитости плотностью населения (Гречаный и др., 2004а; Никитин, 2006). В этой связи следует заметить, что степень подавления плодовитости плотностью у дафний выражена значительно сильнее, чем у нескольких видов дрозофил (*Drosophila melanogaster*, *Drosophila transversa*, *Drosophila phalerata*). Это, вероятно, можно связать с особенностями популяционной биологии дафний, в частности, с наличием у них партеногенеза. Позднее на *Daphnia pulex* было установлено, что регуляция численности осуществляется на основе эколого-генетических механизмов (Гречаный и др., 1989б). Из количественных признаков исследовались плодовитость и выживаемость. Количественные морфологические признаки не исследовались. С другой стороны, несмотря на обилие работ по количественным признакам и размерам тела дафний и других кладоцер, исследователи крайне редко рассматривают их с позиций эколого-генетических механизмов регуляции численности и из-

менчивости (Mort, 1989; Pijanowska, 1991; Perender, Lynch, 2000; Riccardi et al., 2002; Weber, Vesela, 2002; Vanoverbeke et al., 2007; Li et al., 2014; Searle et al., 2016; Sikora, Dawidowicz, 2017; Nandini et al., 2017 и мн. др.).

Соответственно, представляет интерес оценка морфологических признаков, в том числе размеров тела с плодовитостью и выживаемостью для выяснения механизмов регуляции фенотипической пластичности этих признаков у дафний, что и было предпринято в настоящей диссертации.

Из других представителей членистоногих, характеризующихся наличием партеногенеза и реколонизационной активности можно привести наземных ракообразных – мокриц, некоторые виды которых являются синатропными. Так, Б. Кристенсену с соавторами (Cristensen et al., 1988) удалось выделить в природной популяции мокриц *Trichoniscus pusillus* четыре партеногенетических клона. Клональный состав популяции зависит от условий обитания и может изменяться со временем. Обнаружены различия между клонами по «влаголюбию». Таким образом, влажность среды является важным фактором, обеспечивающим клональное разнообразие популяций мокриц. Это и неудивительно, поскольку мокрицы, являясь ракообразными, сравнительно недавно в эволюционном отношении освоили наземные биотопы.

Максимальным развитием партеногенеза и способностью к колонизации как черт популяционной биологии характеризуются насекомые с социальным поведением. Безусловным лидером по практической ценности среди таких насекомых является медоносная пчела *Apis mellifera*.

Изменение генетической структуры популяции, а именно, сокращение семей среднерусской породы и возрастание частоты встречаемости семей «южных» пород обнаружено на территории Республики Башкортостан (Иванцов и др., 2014; Саттаров и др., 2014а, б) и Самарской области (Земскова, 2017; Земскова и др., 2015а). Также установлено, что динамика снижения частоты фенотипов окраски кутикулы, соответствующих среднерусской породе пчёл (рабочих пчёл и трутней), зависит от климато-ландшафтной зональности (Земскова, 2017; Земскова и др., 2015б; 2016а, б, в). В этом случае у пчёл также выделена чёткая пространст-

венная структура популяции. Анализ морфометрических признаков свидетельствует о высоких темпах гибридизации среднерусской породы пчёл. Было также выявлено распространение морфологических аномалий (мутаций) глаза и крыла, которые могут быть связаны с межпородной метизацией и загрязнением среды обитания пчёл (Земскова, 2017). На основании исследования физиологических количественных признаков показано, что пчелиные семьи среднерусской породы в Самарской области более устойчивы к зимовке, по сравнению с гибридами.

Конечно, в данном случае речь идёт о популяциях, управляемых человеком, поэтому исследование природных механизмов регуляции численности и структуры на этом объекте бессмысленно. Тем не менее, очевидно, что на фенотипическую (соотношение различных морфотипов) и генетическую (соотношение семей разных пород и их гибридов) структуру может существенное влияние оказывать погодные условия, в том числе – температура, а также загрязнение природных сред поллютантами. С другой стороны, благодаря разработанным методам и подходам человек может эффективно регулировать как общую численность популяции *A. mellifera*, так и её генетическую структуру в сторону повышения устойчивости и продуктивности (Иванцов, 2016; Земскова, 2017; Земскова и др., 2014; 2015в, г).

Таким образом, степень изученности механизмов популяционного гомеостаза, заключающегося в регуляции численности и фенотипической структуры у видов эктопаразитов с выраженной хорологической структурой и видов, обладающих партеногенезом и выраженной реколонизационной активностью, изучено сравнительно хорошо. Вместе с тем, известно существование видов с принципиальной иной популяционной биологией, например, планктонных ракообразных, степень изученности популяционных механизмов регуляции численности и динамики фенотипической структуры которых следует считать недостаточной. Эти виды, в основном представленные копеподами, образуют огромные пространственно нерасчленённые популяции, которые получили название метапопуляций. Необходимо отметить, что эти виды считаются наиболее многочисленными по числу особей среди современных Metazoa (Ohman, Hirche, 2001). Концепция ме-

тапопуляции выкристаллизовалась из сравнительного анализа планктонных ракообразных с различной популяционной биологией и, в частности – типом пространственной структуры популяции. Например, ранее, в соответствии с этим критерием, среди зоопланктонных ракообразных выделяли виды-резиденты и виды-мигранты (Kaartvedt, 1993). Их различие описывалось как способность (резиденты) или неспособность (мигранты) активно подбирать себе наиболее комфортный для обитания биотоп. В качестве примера можно привести зоопланктонные виды *Acartia sp.* и *Calanus sp.*, населяющие норвежские фьорды (Bucklin et al., 2000). Оказалось, что у акартии в каждом фьорде изолированная популяция, а у калянусов такой чёткой пространственной структуры нет. При этом важно отметить, что общая изменчивость любого вида калянуса было значительно выше, чем у акартии. Этот факт, с одной стороны, связан со значительно большей численностью популяций калянуса, а с другой – случайным распределением различных генотипов. Результаты исследования мтДНК у *Epischura baicalensis* из различных котловин Байкала выявило тенденции схожие с описанными для калянусов (Зайдыков и др., 2015). Так, при высокой генетической изменчивости по исследованному признаку, у эпишуры не выявлено пространственной структурированности. Таким образом, *E. baicalensis* как вид существует в виде огромной метапопуляции с высоким уровнем генетической гетерогенности и отсутствием какой-либо сегрегации на пространственные группировки. Такая особенность биологии позволяет исследовать популяционные закономерности байкальской эпишуры из любой точки её обитания. С другой стороны, популяционная биология этого вида практически не исследована. Добавим, что в выше процитированной работе отмечен факт отсутствия закономерной сезонной динамики структуры популяции по исследованному молекулярному признаку. Ещё раз подчеркнём, что указанные выше работы посвящены членистоногим с разной популяционной биологией, но при этом их всех характеризует одна важная черта – наличие чёткой пространственной структуры. Эта характерная черта, вошедшая во все учебники и научные монографии как важнейший атрибут популяционной биологии вида, у байкальской эпишуры отсутствует.

Руководствуясь этими соображениями, мы выбрали *E. baicalensis* в качестве одного из объектов настоящей диссертационной работы. Обратимся к изученным сторонам биологии эпишуры с целью уточнения «проблемных» вопросов.

1.5. Закономерности динамики популяционных параметров и количественных признаков байкальской эпишуры

Epischura baicalensis Sars 1900 – байкальская эпишура – является одним из самых характерных и хорошо изученных представителей уникальной байкальской биоты (Кожова, 1953; Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; 1995; Кожова, Мельник, 1978; Кожова, Павлов, 1986; 1988; Кожова, Бейм, 1993; Мазепова, 1978; Мельник, 1979; 1995; Помазкова и др., 1982; Павлова, 1995; Измestьева и др., 1998; Пислегина, 2005; Наумова, 2006; Максименко и др., 2008; Зайдыков и др., 2010; 2011; 2012). Байкальская эпишура впервые была описана Сарсом в 1900 г. по сборам, хранившимся в Зоологическом музее (цит. по Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; 1995). Позже, в 30-40-е гг. было установлено наличие ещё нескольких дальневосточных видов, в том числе – эпишуры из озера Ханка и озера Удыль. Имелись также предположения о наличии камчатской эпишуры, населяющей озеро Кроноцкое. Эти исследования позволили Б.И. Гарберу сделать первый биогеографический обзор рода эпишура (Гарбер, 1941). Там были также приведены экологические и морфологические особенности азиатских видов, в том числе – байкальского, а также сделаны первые гипотезы об эволюции этой интересной группы копепод.

В теоретическом отношении именно биогеографическое исследование Б.И. Гарбера стало отправной точкой для наиболее масштабного исследования биологии байкальской эпишуры, организованного М.М. Кожовым. Именно в работах этого выдающегося байкаловеда, а также О.М. Кожовой и Э.А. Афанасьевой в 50-70-е гг. был собран богатейший материал (Кожова, 1953; Кожов, 1962; Афанасьева, 1977). Важнейшим итогом этого этапа исследований было получение сведений, касающихся практически всех сторон жизнедеятельности эпишуры. Так, были изучены экологические, физиологические и морфологические особенности

эпишуры, ставшие основой для дальнейших научных исследований. Были проведены подробные исследования морфологических особенностей жизненного цикла эпишуры и составлен определитель её возрастных стадий и различных полов (Афанасьева, 1995). Этот определитель и сейчас является «настольной книгой» для всех байкаловедов, занимающихся не только эпишурой, но и байкальским планктоном вообще. Установлены физиологические особенности репродукции и индивидуального развития эпишуры, а также подробно изучена аутоэкология вида. В частности, было показано, что эпишура стенобионт-криофил, не выдерживающий даже незначительного повышения температуры. Была впервые обнаружена и описана пространственная и временная динамика популяций эпишуры по численности возрастных стадий и размерам тела науплий и взрослых особей. Также были исследованы некоторые болезни эпишуры и определены её взаимоотношения с другими звеньями пищевой сети. Все эти работы позволили установить, что эпишура является ключевым звеном байкальской пелагиали.

На следующем этапе исследований, в 70-90-е гг. годов XX века возникла необходимость детального исследования популяционных показателей. Так, Н.Г. Мельник (1976; 1979; 1995), используя разнообразный статистический аппарат при исследовании сезонной динамики численности ортонауплий байкальской эпишуры, установила, что в году возможно наличие от двух до четырёх генераций эпишуры. В дальнейшем ею было установлено, что численность генераций в году связана с наличием мелозирных лет: чем сильнее влияние «мелозирного» года, тем меньше генераций в году даёт эпишура. По этому признаку Н.Г. Мельник предложила выделять премелозирные (4 генерации), постмелозирные (2) и немелозирные (3) годы. О.М. Кожова (1993) также отмечает, что в году возможно три максимума, т.е. генераций эпишуры, каждый из которых примерно совпадает с сезонной динамикой фитопланктона, в частности, с его подлёдным цветением, летним максимумом и осенним пиком. Таким образом, в этих работах выявляется взаимосвязь между фитопланктоном и эпишурой.

Открытие прижизненной окраски эпишуры проционовым красным позволило установить, что при сбросах БЦБК эпишура погибает дифференциально

(Кожова, Бейм, 1993). Этот факт заставил обратиться в внутривидовой разнокачественности особей и оценке структуры популяций. Эта тематика была поставлена в работах О.М. Кожовой и Б.К. Павлова (1986; 1988). В частности, в них обосновывалась необходимость использования популяционного подхода в водной токсикологии. Обобщались популяционные сведения, важные для разработки системы популяционного мониторинга. Наконец, была выдвинута интересная идея о наличии в Байкале пяти пространственных популяций эпишуры. По мнению автора, границами таких популяций являлись пять циклических водных течений в Байкале. Однако, к сожалению, развития эти идеи не получили и популяционные исследования байкальской эпишуры так и не были проведены.

В последние десятилетия работа по исследованию отдельных аспектов физиологии эпишуры была продолжена (Наумова, 2006). Были также выявлены новые интересные особенности жизненного цикла *E. baicalensis* и её взаимоотношениями с байкальскими диатомовыми водорослями из рода *Aulacoseira*. Для исследования генетической структуры популяций эпишуры в 2010 году были начаты исследования микросателлитной ДНК рачков из различных частей Байкала (Зайдыков, 2010; 2011; 2012; Зайдыков и др., 2015). Однако пока рано говорить о каких-то значительных результатах в этой области.

Отсюда актуальность нашей работы – исследовать популяционные параметры и популяционную морфологию *E. baicalensis*. Остановимся более подробно на общих закономерностях связи динамики популяционных показателей и морфологических признаков с сезонным изменением некоторых экологических факторов, имеющих важное значение для жизнедеятельности байкальской эпишуры.

1.5.1. Динамика численности и возрастной структуры как критерии биологической сезонности

Динамике общей численности байкальской эпишуры и изменению количества особей науплиальных и копеподитных стадий посвящено немало исследований (Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; 1995; Мельник, 1979; 1995; Кожова, Павлов, 1985; 1988; Кожова, Бейм, 1993). Все эти работы интерпретируют сезонное изме-

нение популяционных параметров с позиций концепции биологической сезонности. Согласно ей, смена популяционных и биоценологических параметров планктонного сообщества озера Байкал инициируется температурой и может включать от четырёх до шести сезонов (Кожов, 1962; Пислегина, 2005). В соответствии с более простой гидрологической классификацией смена температурных параметров в озёрах умеренных широт включает четыре периода (сезона): зимняя стратификация, весенняя гомотермия, летняя стратификация и осенняя гомотермия. Эти же температурные периоды характерны и для Байкала. Для байкальской эпишуры, как первичного консумента, кроме температурных параметров определённое значение имеет изменение численности и видового состава фитопланктонного сообщества. Признавая важность концепции биологической сезонности, следует подчеркнуть, что популяционные параметры в ней оттеснены на второй план, поэтому важность популяционного гомеостаза, в том числе – регуляция численности, недооцениваются. Далее представим имеющиеся данные о сезонном изменении популяции эпишуры, в соответствии с наличием четырёх биологических сезонов.

Подлédный период (январь–апрель) – низкая температура воды в поверхностном слое и массовое развитие крупноклеточных или колониальных диатомей и золотистых водорослей (Кожов, 1962; Кожова, Бейм, 1993; Кобанова и др., 2007). Это время года, получившее название биологической весны, максимально благоприятно для эпишуры: она поднимается с глубин, где проходила зимовка, начинает интенсивно питаться и размножаться. В этот период отмечается резкое увеличение численности науплий, что интерпретируется как развитие «зимней» генерации эпишуры или как зимне-весенний максимум численности (Афанасьева, 1977; 1995). Следующий биологический сезон (апрель–июнь) совпадает с весенней гомотермией, когда имеет место перемешивание поверхностных вод и отмирание «весеннего» фитопланктона. Этот период следует рассматривать как неблагоприятный для жизнедеятельности эпишуры, поскольку с одной стороны, происходит резкое сокращение пищи, а с другой, из-за вертикального перемешивания водных масс нарушается нормальный суточный ритм вертикальных миграций. Тем не менее, активный рост, питание и репродукция байкальской эпишуры в этот сезон не

прекращаются, хотя темпы его существенно снижаются. Так, численность науплий резко сокращается, однако они встречаются более или менее регулярно. Следовательно, даже в этот неблагоприятный период размножение эпишуры не прекращается. Третий биологический сезон (июль–сентябрь) получил название биологического лета, хотя в течение этого периода популяция эпишуры, как и в предыдущий сезон, испытывает определённый дискомфорт. Известно, что байкальская эпишура – криофил, верхним температурным порогом для которого является 16 °С. По-видимому, науплии в состоянии переносить повышение температуры до 18 °С, но для взрослых оптимумом является диапазон между 5 °С и 12 °С (Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; 1995; Кожова, Бейм, 1993). Поэтому летом, когда верхний, трофогенный слой воды прогревается до 16 °С, взрослая эпишура в массе погружается на большие глубины. Даже в тёмное время суток, мигрируя к поверхности Байкала для питания, рачки избегают пересекать линию термоклина. Фитопланктонное сообщество в летний период характеризуется доминированием мелкоклеточных зелёных и сине-зелёных водорослей. По некоторым данным, эти группы, несмотря на мелкие размеры и доступность для науплий, всё же являются менее предпочтительным кормом для взрослой эпишуры (Наумова, 2006). В этот период возрастает и конкурентное давление на эпишуру со стороны других зоопланктонных ракообразных. Особенно это актуально в отношении антагонистического для *E. baicalensis* вселонногого ракообразного *Cyclops kolensis*, максимум развития которого приходится на июль–август. Однако, несмотря на все эти сложности, численность *E. baicalensis* в этот период достигает годового максимума, она активно питается, растёт и размножается. В байкаловедении это время года принято называть развитием «летней» генерации или летним максимумом численности. В этот сезон также максимальна численность науплиусов и копеподитов эпишуры. В сентябре–октябре «летний» фитопланктон сменяется «осенним». Последним сезоном в годовом цикле байкальской эпишуры является период с конца октября по декабрь. В это время происходит массовое отмирание фитопланктона, а эпишура погружается в глубинные горизонты и зимует. Этот сезон

можно назвать биологической зимой, науплиусы встречаются единично, популяция представлена преимущественно копеподитами.

Так выглядит современный взгляд на годовой жизненный цикл байкальской эпишуры. Обращает на себя внимание, что в рамках этой картины отсутствует, например, характеристика популяционного годового цикла, описанного для большого количества беспозвоночных, в том числе – и ракообразных (Гиляров, 1990; Чернышёв, 1996; Гречаный и др., 2004а; Varpe, 2012; Seebens et al., 2013; Matsuno et al., 2014). Например, известно, что популяционный цикл включает четыре фазы: рост, пик, спад и депрессия, свойственны ли эти фазы для *E. baicalensis*, неясно. Кроме того, в большинстве работ, посвящённых исследованию сезонной динамики численности различных возрастных стадий *E. baicalensis*, возрастную структуру, т.е. соотношение численности науплий, копеподитов и взрослых не исследовали. Между тем, на наш взгляд, эти вопросы принципиальны, так как позволяют связать изменение численности эпишуры с динамикой структуры популяции, что может свидетельствовать о наличии механизмов контроля численности. Например, учитывая длительный жизненный цикл эпишуры и эколого-морфологическое разнообразие особей разных половозрастных категорий, можно предполагать наличие глубокой экологической специализации особей разного пола и возраста. Это подразумевает присутствие сложной системы механизмов поддержания оптимальных для данных условий конфигурации популяционной структуры, т.е. соотношения особей разного пола и возраста. Способствуя отбору более приспособленных к конкретным, в том числе сезонным, условиям жизни популяция может оптимизировать динамику численности и избежать резких её скачков. Таким образом, при необходимости выделения биологических сезонов для эпишуры, нужно учитывать более широкий перечень популяционных параметров, а не только общую численность и численность возрастных групп. Кроме того, при анализе сезонной динамики популяции этого вида-доминанта наряду с концепцией биологической сезонности должны быть учтены и принципы саморегуляции, являющиеся «краеугольным камнем» популяционной концепции. На-

стоящее диссертационное исследование является попыткой учесть эти особенности и ответить на некоторые спорные вопросы в биологии эпишуры.

1.5.2. Сезонная динамика половой структуры популяции *E. baicalensis* и влияние на неё экологических факторов

Половая структура, т.е. соотношение самок и самцов является популяционным параметром, который может влиять как на динамику численности популяции, так и на изменчивость важных в адаптивном отношении количественных признаков. Её важность обуславливается непосредственным влиянием на скорость роста популяции, поскольку соотношение полов во многом определяет интенсивность размножения. Теоретически у всех диплоидных организмов при панмиктивном скрещивании соотношение полов должно быть 1 : 1. Однако фактически такое соотношение полов в природных популяциях является скорее исключением, чем правилом, т.к. на выживаемость самок и самцов оказывают влияние факторы генетического или экологического происхождения и разделение между двумя этими категориями не всегда очевидно (Jimenes-Melero et al., 2014). Среди генетических факторов можно назвать перенос генов, детерминирующих пол, паразитическими бактериями *Wolbachia*. Эти бактерии обнаружены у представителей различных таксонов членистоногих, в том числе – ракообразных (Rigaud et al., 1999).

Среди экологических факторов, влияющих на половую структуру популяций ракообразных, наиболее важными являются температура и трофические условия. Так, у изоподы *Asellus aquaticus* при более высокой температуре выживаемость самцов выше, чем при более низкой (Pashkova, Korotneva, 2000). В результате, весной и осенью, при низкой численности взрослых особей в популяции соотношение полов близко к 1 : 1, а летом самцов становится больше, чем самок. Аналогичная зависимость соотношения полов от температуры обнаружена у бентосных видов клadoцер, обитающих в термических источниках Исландии – чем выше температура, тем больше самцов (Einarsson, Örnólfsson, 2004). В этом слу-

чае, однако, можно предполагать, что высокая температура – это фактор, при котором активное существование невозможно и появление самцов предваряет диапаузу. Изменение соотношения полов от 5-й копепоидитной стадии к взрослой отмечено и у морской планктонной копепоиды *Acartia tumida*. При этом на неполовозрелых стадиях больше самцов, а к зрелому возрасту соотношение полов выравнивается (Selivanova, Moiseenko, 2006). Хотя в этом случае неясен фактор, регулирующий соотношение полов, можно полагать, что здесь имеет место изменение скорости индивидуального развития рачка при разных температурах.

Второй экологический фактор – численность и видовой состав одноклеточных водорослей характеризуется большим разнообразием влияния на популяции ракообразных, в том числе – на половую структуру. Правда, сам характер влияния обуславливается наличием диатомовых водорослей, которые в общем характеризуются наличием негативного эффекта на популяции планктонных и бентосных ракообразных. Этот эффект негативного влияния диатомовых на репродукцию ракообразных, известный как «материнский эффект» (Van et al., 1997; Miralto et al., 1999; Naumova et al, 2006; Zupo, Messina, 2007), на Байкале проявляется во влиянии «мелозирных» лет. В такие годы происходит «цветение» диатомовых и их развитие вызывает депрессию численности популяции эпишуры (Кожов, 1962; Евстафьев, Бондаренко, 2002; Naumova, et al., 2006). Полагают, что отдельные крупные клетки *Aulakoseira* или их колонии облепляют репродуктивный аппарат и препятствуют копуляции, а также нормальному отрождению молодежи. Однако, в процессе подробного исследования оказалось, что в «мелозирный» год оплодотворённых самок даже больше, чем в «немелозирный» (Наумова, 2006). При этом численность ортонауплий в «мелозирном» году была существенно ниже, чем в «немелозирном». Такие результаты способствовали предложению выделять «премелозирные» и «постмелозирные» годы, т.к. они явно различались по некоторым популяционным параметрам (Мельник, 1995). Таким образом, влияние этого эффекта на эпишуру может быть преувеличено и причина может скрываться в дифференциальной выживаемости науплий. Хотя такие факты ничего не говорят о влиянии «мелозирных» лет на соотношение полов, но, способствуя диффе-

рещиальной выживаемости особей *E. baicalensis*, они могут приводит к изменению соотношения полов. Известны случаи, когда питания диатомовыми приводили к смене и даже реверсии пола из самцов в самки, как это наблюдали у средиземноморской креветки *Hippolyte inermis* (Zupo, Messina, 2007). Хотя этот случай своего рода уникален, он свидетельствует о возможном влиянии диатомовых на соотношение полов.

Влияет ли сезонное изменение температуры или видового состава фитопланктонного сообщества на соотношение полов у *E. baicalensis*? Как можно видеть в вышеприведённых сведениях, такая информация отсутствует. Известно, что самок у эпишуры всегда больше, чем самцов, а также то, что относительная численность взрослых самцов возрастает в стрессовых условиях, например, в акватории сброса сточных вод БЦБК (Афанасьева, 1977; Павлова, 1995). Столь неудовлетворительное состояние исследований половой структуры у наиболее многочисленного байкальского эндемика объясняется недооценкой этого параметра при в исследованиях на основе биоценотического подхода.

Обратимся ещё к одной особенности биологии *Epischura baicalensis*, которая связана с адаптацией как к изменению температуры, так и режиму питания – это суточные вертикальные трофические миграции, имеющие и сезонную динамику (Афанасьева, 1977; 1995; Кожова, Бейм, 1993; Мельник, 1995). Эти трофические миграции, имеют суточный ритм и являются характерной особенностью зоопланктона, включая копепод (Шебанова, 2003; Shimoda, Shrayama, 2003; Masson et al., 2004; Valet, Dauvin, 2004; Durbin, Casas, 2006; Nishibe, Ikeda, 2007). В тёмную фазу суток рачки поднимаются в поверхностные горизонты, где происходит их питание фитопланктоном, а в светлую фазу – погружаются в глубинные горизонты, избегая поедания хищниками. У байкальской эпишуры есть и сезонная динамика этого процесса, заключающаяся в том, что летом, когда поверхностный слой имеет слишком высокую температуру, рачки избегают пересекать линию термоклины. Тогда как в подлёдный период, эпишуру можно отловить и на небольшой глубине (Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993; Афанасьева, 1995). По данным О.М. Кожовой (1993), до 40 % взрослой эпишуры летом погружается

на глубины 250 м и ниже, там же, по мнению авторов, и происходит размножение эпишуры в этот период. Обычно это связывалось с потеплением поверхностного слоя воды. В некоторых работах отмечено, что самцов на больших глубинах в лето больше, чем обычно, однако сам по себе этот факт не комментировался и подробному исследованию не подвергался (Павлова, 1995). Мы полагаем, что накопление самцов летом на глубинах может приводит к смещению соотношения полов в сторону самцов, т.к. для многих видов членистоногих в стрессовых условиях, в том числе – летом, при высокой температуре и плотности населения самцов становится больше. Эта ситуация описана у дрозофилы (Гречаный, Погодаева, 1997), амфипод (Pashkova, Korotneva, 2000), ветвистоусых (Einarsson, Örnólfssdóttir, 2004) и веслоногих ракообразных (Kjørboe, 2002). Теоретически этот процесс может влиять и на репродукцию, приводя к снижению её темпов при возрастании доли самцов, как показано на дрозофиле (Гречаный, Погодаева, 1997). Вместе с тем, известно, что у многих планктонных ракообразных, в том числе – и *E. baicalensis*, достаточно одной копуляции для неоднократной откладки яиц и в целом длительного размножения. В такой ситуации численность самцов, вероятно, не играет столь существенной роли в регуляции численности, как например, у дрозофилы (Гречаный и др., 2004а) или циклопов (Jimenez-Melero et al., 2014). Кроме того, существует гипотеза «дешёвого пола», по которой в стрессовых условиях происходит сокращение не именно самцов, а вообще особей того пола, производство которого более затратно, т.е., как правило, имеющих более крупные размеры тела. Насколько эта гипотеза справедлива для *E. baicalensis*? На эти вопросы мы и попытаемся ответить в рамках данной диссертации.

**1.5.3. Сезонная динамика популяционной структуры *E. baicalensis*
по количественным морфологическим признакам
и влияние на неё экологических факторов**

Морфологический анализ представляет собой универсальный метод, широко применяющийся в различных областях биологии для решения разнообразных задач. К настоящему времени этот подход широко используется для оценки влияния

экологических факторов на особей и популяции различных видов ракообразных (Pilla, Beardmore, 1994; Lajus, Alekseev, 2000; Lopez Greco et al., 2000; Dodson et al., 2003; Rodriguez-Almaraz et al.; 2006; Ермаков и др., 2010; Scheihing et al., 2010; 2011; Nespolo et al., 2013). Морфологию байкальской эпишуры изучали в своих работах Э.Л. Афанасьева (1977; 1995) и Е.Ю. Наумова (2006). Взрослые самки байкальской эпишуры наиболее часто становились объектом морфологических исследований. Так, Э.А. Афанасьева измерила общую длину тела у 1380 взрослых самок *E. baicalensis*, при этом в исследования были включены сезонные выборки за 1961–1963 гг. В пробах за 1960 г., а также из различных котловин Байкала было измерено около 168 взрослых самок. В этой работе были выявлены наиболее важные особенности жизненного цикла эпишуры, исследованы детали её физиологии и морфологии. Е.Ю. Наумовой (2005) были проанализированы морфологические признаки с качественной вариацией (число пор и число микрохет) у 30 взрослых самок и 30 взрослых самцов *E. baicalensis* с целью установления таксономических особенностей ряда видов рода *Epischura*. Популяционную морфологию при этом не изучали. Кроме того, наряду с морфологическими признаками исследовали большое количество других показателей, например, содержимое кишечника, численность ортонауплий, морфологическая структура яиц. Имеются также и другие единичные работы, посвящённые исследованиям морфологии байкальской эпишуры (Маркевич, Цельмович, 1981; Зайдыков и др., 2010).

Таким образом, сезонная динамика *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам изучена слабо, а фенотипическая структура по ним не изучена вообще. Между тем морфологические признаки, особенно связанные с размерами тела и репродукцией, очень важны в адаптивном отношении и их исследование позволяет понять особенности функционирования механизмов популяционного гомеостаза (Pilla, Beardmore, 1994; Lopez Greco et al., 2000; Rodriguez-Almaraz et al., 2006). С другой стороны, в некоторых работах причина вариации морфологических признаков неясна. Например, Д. Лайус и А. Алексеев (Lajus, Alekseev, 2000) изучив флуктуирующую асимметрию у эндемичной байкальской бентосной копеподы *Acanthocyclops signifier* и обнаружив высокую межпопуля-

ционную изменчивость этого параметра, не смогли связать его с влиянием какого-либо экологического фактора.

Известно, что взрослые рачки байкальской эпишуры зимой мельче, чем летом (Афанасьева, 1977; 1995; Кожова, Бейм, 1993). Поскольку зимой температура воды ниже, чем летом, этот факт противоречит общеизвестному «правилу Бергмана» (Бей-Биенко, 1980; Пианка, 1981; Гиляров, 1990; Чернышёв, 1996). Принимая во внимание уникальную по продолжительности для мелких копепод цикл развития *E. baicalensis*, Э.А. Афанасьева (1977, 1995) и О.М. Кожова (1993) предложили гипотезу, согласно которой размер тела взрослой эпишуры определяется той температурой, при которой развивались науплии. Развитие науплий эпишуры, достигающей взрослой стадии летом, протекает зимой, когда температура воды низкая, поэтому летом они становятся крупными. Эпишура, достигающая взрослой стадии зимой, развивается летом, когда температура воды высокая, поэтому достигнув взрослого возраста, она оказывается мельче, чем взрослые рачки летом. Имеются и другие примеры прямой связи между размерами тела ракообразных и температурой воды (Scheihing et al., 2011). Ещё одна особенность морфологической вариации байкальской эпишуры, связанная с её адаптацией в пелагиали Байкала, была обнаружена Е.Ю. Наумовой (2006). Оказалось, что байкальская эпишура продуцирует «зимующие» яйца, отличающиеся от обычных более плотной и скульптурированной оболочкой. Наличие зимующих яиц у копепод общеизвестно и является адаптацией к неблагоприятному периоду времени за счёт диапаузы (Siokou-Frangou et al., 2005; Belmonte, et al., 2006; Belmonte, Pati, 2007). Однако, если большинство представителей видов копепод откладывает диапаузирующие яйца в донный грунт, у эпишуры они оказываются «подвешены» в толще воды, на глубине примерно 300–500 м.

Таким образом, популяционная морфология байкальской эпишуры – практически неисследованная область байкаловедения, несмотря на явный интерес и актуальность. Для расширения наших знаний о биологии этого уникального байкальского гидробионта нами было предпринято исследование сезонной динамики комплекса количественных морфологических признаков *E. baicalensis*. Сезонное

изменение позволяет связать возможную вариацию морфологических признаков со сменой условий жизни, т.е. с влиянием экологических факторов.

Подводя итог вышеприведённому обзору литературы, можно заметить, что многие авторы отмечают сезонное изменение значений количественных морфологических и физиологических признаков у различных видов и таксонов животных. Доказано, что роль отбора в этих изменениях весьма существенна. Иногда исследователям даже удаётся выявить основные селективные факторы. Вместе с тем, остаётся ещё немало вопросов, связанных с особенностями функционирования селекционных механизмов. Например, в каких случаях отбор влияет на изменение средних значений признаков, а в каких – сужает или расширяет «норму реакции» этих признаков при воздействии конкретного экологического фактора (Северцов, 1990). Этот вопрос имеет непосредственное отношение и к другой проблеме – типизации основных фенотипов особей, доминирующих в популяции в определённые сезоны и, следовательно, приспособленных к определённому сочетанию экологических факторов. Такая типизация должна основываться на системной оценке структуры популяции по комплексу количественных признаков. Нельзя сказать, что к настоящему времени работ, посвящённых оценке фенотипической структуры популяций по количественным признакам, недостаточно. Вместе с этим, работ, оценивающих фенотипическую структуру по комплексу количественных признаков, в том числе – физиологическим и морфологическим пока немного (Корзун, 2007; Гриценко, 2008). Работ, посвящённых оценке динамики фенотипической структуры по комплексу количественных признаков нам вообще найти не удалось. Серьёзной проблемой является также выделение фенотипических классов особей, генетически отличных друг от друга. В противном случае обосновать их селекционное изменение будет весьма проблематично. В связи с последним затруднением многие исследователи предпочитают изучать лабораторные популяции. Есть также ряд частных вопросов, относящихся, например, к проблеме плотностно-зависимой регуляции численности популяций, влиянии экологических факторов на размеры тела особей, генетическая детерминация количественных морфологических признаков и др. В конечном итоге выяснение этих вопросов

способствует лучшему пониманию циклического уравнивающего отбора как механизма, обеспечивающего популяционный гомеостаз при сезонном изменении условий жизни.

Наши исследования являются попыткой ответить на выше перечисленные вопросы и были сосредоточены на следующих направлениях. Методологическая база, включающая уникальные разработки статистических протоколов, направленные на оценку фенотипической структуры по различным количественным признакам и её динамику изложена в главе 2. Результаты оценки сезонной динамики фенотипической и генетической структуры природной популяции *D. melanogaster* по количественным морфологическим и физиологическим признакам, описаны в главе 3. Итоги изучения фенотипической пластичности количественных морфологических и физиологических признаков в природной популяции *D. pulex* в ответ на изменение количества корма приведены в главе 4. Исследование сезонной динамики структуры природной популяции *E. baicalensis* по популяционным параметрам и количественным морфологическим признакам представлено в главе 5. Наконец, в заключении и выводах обобщены основные результаты исследования фенотипической структуры по количественным признакам в природных популяциях членистоногих с разной биологией (*Drosophila melanogaster*, *Daphnia pulex*, *Epischura baicalensis*), полученные в рамках данной диссертационной работы. Кроме того, необходимо заметить, что настоящая диссертация является продолжением исследований, начатых под руководством проф. Г.В. Гречаного и направлена на дальнейшее развитие сформулированной им концепции эколого-генетических механизмов регуляции колебаний численности популяций за счёт её экстраполяции на популяцию байкальского эндемика *Epischura baicalensis*.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Объекты исследований

Объектами исследований были плодовая муха *Drosophila melanogaster* Meigen 1830 и два вида пресноводных зоопланктонных ракообразных: *Daphnia pulex* Leydig 1860 и *Epischura baicalensis* Sars 1900. Использование в качестве объекта исследования дрозофилы обусловлено ее широко известными достоинствами. Это – простота культивирования в лабораторных условиях, небольшой срок развития от яйца до имаго, хорошо изученная генетика. Выбор зоопланктонных ракообразных обусловлен их ключевым положением в пресноводных экосистемах (Кожова, Бейм, 1993; Одум, 1986; Гиляров, 1990). *Daphnia pulex* или водяная блоха была выбрана как объект исследования так как является классическим биотестовым видом, активно используемым для оценки качества пресной воды в водоёмах (Стом, Дагуров, 2004). Дафния хорошо культивируется в лабораторных условиях, размножаясь партеногенезом. Последнее качество исключительно важно для оценки генетической структуры, т.к. потомство одной партеногенетической самки фактически представлено генетически идентичными особями.

Выбор в качестве объекта мелкого веслогоного рачка *Epischura baicalensis* обусловлен прежде всего его важным положением в экосистеме пелагиали Байкала. С одной стороны, байкальская эпишура – это вид-доминант, составляющий до 99 % численности и 80 % биомассы байкальского зоопланктона и в этом качестве – важнейший источник питания для байкальской пелагической ихтиофауны (Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993). С другой стороны, поглощая фито- и бактериопланктон, т. е. являясь активным фильтратором, эпишура влияет на качество байкальской воды. Наконец, байкальская эпишура – это самый многочисленный и яркий представитель уникальной байкальской биоты.

Исследования выполнены в Иркутском государственном университете.

2.2. Оценка изменчивости морфологических и физиологических признаков дрозофилы

Сборы дрозофилы проведены Г.В. Гречаным во фруктовых садах пос. Иноземцево Железноводского района Ставропольского края. Учёт численности проводили с апреля по сентябрь 1991 г. и осуществляли следующим образом. В семи ловушках с 6⁰⁰ до 20⁰⁰ через каждые два часа регистрировали число мух (8 раз в течение дня). По количеству особей в них судили об активности имаго в данное время суток и о численности популяции.

Для анализа были взяты три выборки мух, отловленных в период 21–25 мая (весенняя выборка), 8–11 августа (летняя выборка) и 19–22 сентября (осенняя выборка). От оплодотворённых самок каждой из выборок закладывали 59–66 линий, которые содержали в стаканчиках Вьёля (высота 8 см, диаметр 3 см) на стандартной манно-дрожжевой питательной среде, смазанной суспензией живых дрожжей, при 25°C и постоянном освещении.

2.2.1. Учёт морфологических признаков *D. melanogaster*

Для морфологического анализа от каждой линии в каждом поколении брали по 5 самок и 5 самцов. Учитывали следующие признаки (рис. 2.1): счётные – число стерноплевральных щетинок (далее – ЧСЩ) и число веточек аристы (ЧВА); и мерные – длина крыла (ДК) и длина бедра (ДБ) третьей пары ног.

Число стерноплевральных щетинок исследовано в огромном количестве работ по дрозофилидам, в том числе и при изучении сезонной динамики (Reeve, Robertson, 1954; Thoday et al., 1963; Тараканов, 1982; Фолконер, 1985; Креславский, Дервиз, 1987; Тараканов и др., 1988; Александрова и др., 1994; Bublik et al., 2000; Karan et al., 2000; Bublik, Loeschke, 2001; Антипин и др., 2001; Swindell, Bouzat, 2006; Chakir et al., 2008 и мн. др.). Поэтому сопоставление полученных нами данных с обширным литературным материалом представляет большой интерес. Эта группа щетинок расположена по бокам торакса насекомого между 1-й и 2-й парами ног её адаптивная ценность и функциональное значение неясны

(Александрова и др., 1994; Karan et al., 2000; Araripe et al., 2008). В настоящее время известно по меньшей мере три функции, которые могут обеспечивать эти щетинки: это аэродинамическая, каркасная для поддержки экзоскелета насекомого, наконец, хемосенсорная.

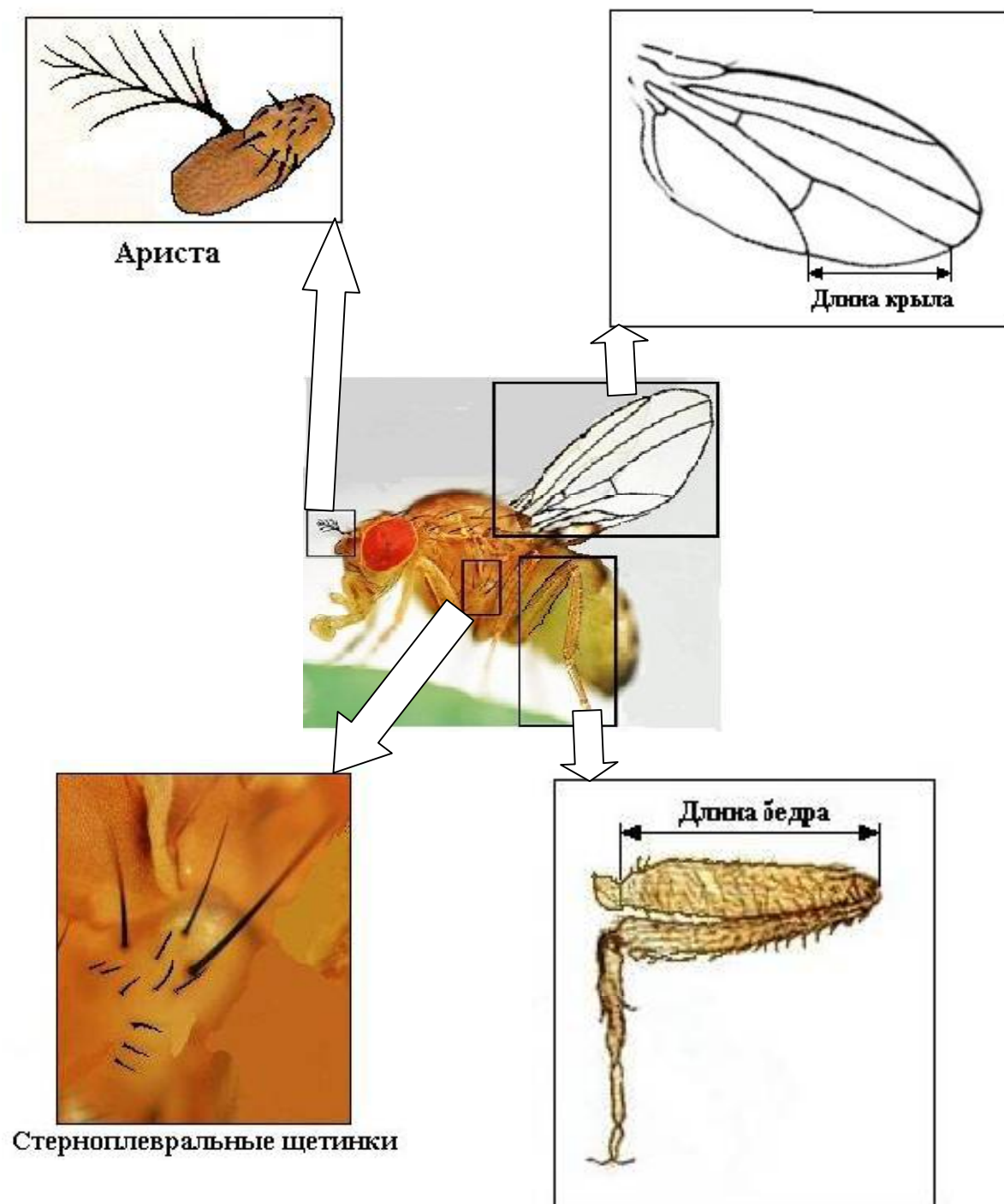


Рис. 2.1. Количественные морфологические признаки *Drosophila melanogaster* Meigen.

Ариста – это орган химического чувства, который представляет собой третий членик антенны, трансформированный в перистую структуру. Такая форма увеличивает площадь контакта поверхности органа с окружающей средой, что объясняется функциональной специализацией аристы. Как орган химического чувства ароиста играет важную роль в репродуктивном поведении дрозофилы (Кайданов, 1987). Признак обладает точно установленной функциональностью и высокой адаптивной ценностью (Тараканов, 1982; Dworkin et al., 2007).

Длину крыла определяли по расстоянию между дистальными концами 4-й и 5-й продольных жилок, длину бедра третьей пары ног измеряли с внутренней стороны. Оба органа важны для локомоции насекомого, крыло – для полёта, нога – для перемещения по субстрату. Кроме того, как мерные признаки ДК и ДБ является удобным способом оценки размеров тела насекомого. Так, Л.С. Некрасова (Некрасова, 1997) полагает, что размер тела у комаров можно оценить по длине крыла и хоботка, а также – по длине бедра конечностей. У дрозофилы размер тела можно оценить по длине крыла (Лазебный и др., 1996; James, Partridge, 1998). В свою очередь, размер крыла можно определить по расстоянию между концами четвёртой и пятой продольных жилок крыла (Тараканов, 1982), по длине радиальной жилки L_2 (Лазебный и др., 1996) или по поперечным и продольным радиусам эллипса контура крыла (Bitner-Mathe, Klaczko, 1999; Moraes, Sene, 2004). Используемая нами методика оценки размера имаго дрозофилы не противоречит накопленному в данном вопросе опыту.

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.

2.2.2. Методика исследования физиологических признаков *D. melanogaster*

Тестирование линий по реакции плодовитости на изменение плотности проводили с использованием двух методических подходов. При первом (основное тестирование) весенняя, летняя и осенняя выборки линий исследовались во втором (F_2) и третьем (F_3) поколениях от начала их закладки, т.е. оценка данных

групп линий проводили в разное время. При втором (параллельное тестирование) – в опыт брали одновременно по 38–40 случайно отобранных линий весенней и осенней выборок. В этом случае весеннюю выборку тестировали после 18-го и 19-го поколений лабораторного содержания, а осеннюю – после 7-го и 8-го поколений. Оба подхода имеют свои недостатки. В первом случае возможно влияние неконтролируемых факторов на условия постановки эксперимента, во втором – различного по времени содержания в лабораторных условиях. Этих сложностей избежать практически невозможно. Применение обоих подходов позволяет в какой-то степени сгладить недостатки каждого из них.

Для оценки плодовитости самок при различной плотности имаго в популяционной камере использовали следующую методику, разработанную Г.В. Гречаным (Гречаный и др., 1989; 1995). В опыт брали имаго в возрасте 1–2 суток. От каждой линии в двух повторностях закладывали две экспериментальные культуры численностью 2 самки на 2 самца (низкая плотность) и 16 самок на 16 самцов (высокая плотность). В качестве популяционной камеры использовали стаканчики Вьёля. Количество яиц ежесуточно подсчитывали в течение четырёх дней под биноклем МБС-9 при увеличении 8×2 . Величину плодовитости мух в камере определяли по среднесуточному количеству яиц, приходящихся на одну самку. Индекс регуляции (ИР) плодовитости, который отражает степень изменения яйцекладки имаго при росте их плотности, вычисляли путём деления плодовитости одной средней самки при высокой плотности на аналогичный показатель при низкой. Всего при учёте плодовитости было исследовано 39 888 имаго и 528 552 яйца. Тестирование холодоустойчивости имаго заключалось в определении продолжительности жизни (в мин.) 10 самцов для каждой из линий при низкой температуре (в пределах от +2 до +7 °С). Особей каждой линии исследовали во 2-м и 3-м поколениях их содержания в лаборатории. Всего холодоустойчивость была протестирована у 3940 самцов. Исследование физиологических признаков проводили совместно с И.В. Гордеевой.

2.3. Учёт физиологических и морфологических признаков дафнии

2.3.1. Методика экспериментов

Сборы дафний проведены С.И. Питулько в естественном постоянном водоёме поймы р. Иркута. Материалом исследования стали 15 партеногенетических клонов этого планктонного ракообразного, заложенных от самок отловленных из природной популяции. Клонирование проводили путём индивидуальной рассадки самок и получения от них партеногенетического потомства. 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. В качестве корма использовали одноклеточную водоросль *Chlorella vulgaris*, которую до начала экспериментов вносили через каждые два дня в концентрации 100 тыс. клеток на 1 мл воды. Для закладки клонов каждую отловленную в природе самку-родоначальницу помещали в отдельную популяционную камеру. Они содержались в этих камерах до получения необходимого количества потомков. Молодь в возрасте 1-2 суток отбирали для экспериментов.

В течение экспериментов каждый клон содержали в лаборатории на протяжении двух последовательных поколений: 1-го (F_1) и 2-го (F_2) 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. Такие концентрации хлореллы являются для дафний контрастными экологическими условиями, влияющими на количественные признаки, связанные с приспособленностью (Ямпольский, 1992). Рачков содержали при естественном освещении и комнатной температуре в стеклянных ёмкостях объёмом 500 мл, наполненных отстоявшейся в течение двух-трёх суток водопроводной водой, которую сменяли через каждые два дня. Морфологическому анализу всегда подвергали организмов на одной и той же возрастной стадии – первородящих самок. Из потомства каждой самки, отловленной в

природной популяции, брали 120 рачков (F_1) в возрасте 1-2 суток, 60 из которых выращивали при 100 тыс. кл/мл в двух камерах по 30 особей в каждой и 60 – при 10 тыс. кл/мл, также в двух повторностях по 30 самок в каждой. Этих рачков содержали до тех пор, пока количество их потомков не достигало 51 и более особей на камеру, после чего у родительских самок F_1 рассчитывали значения признаков, связанных с приспособленностью. Затем F_1 изымали для морфологических исследований и фиксировали в спирто-формалиновом растворе (4 % формалина, 10 % этанола, 86 % воды). Поскольку у одного клона выживаемость оказалась нулевой, то морфологический анализ по этому клону не проводили. Из полученной молодежи по 30 экземпляров из каждой камеры оставляли для продолжения эксперимента (F_2) и пересаживали в новую популяционную камеру, где поддерживали такие же условия, что и в прежней. Общая продолжительность экспериментов составила 35 дней.

2.3.2. Количественные признаки *D. pulex*

При выборе признаков мы исходили из деления количественных признаков на две категории: признаки, связанные с приспособленностью или компоненты приспособленности и признаки, не являющиеся компонентами приспособленности. Значительную часть последних составляют морфологические признаки. Из признаков, относящихся к компонентам приспособленности, мы использовали плодовитость, продолжительность созревания и выживаемость. Все эти признаки, безусловно, адаптивны, но их учёт отличается большим разнообразием подходов, поэтому и особенности механизмов их наследственной детерминации вызывают дискуссии (Фолконер, 1985; Jenkins, Hoffman, 1994). Количественные морфологические признаки, наоборот, имеют чёткую методику подсчёта или измерения, поэтому механизмы их генетической детерминации и фенотипической экспрессии очень хорошо изучены (Гинзбург, 1984; Фолконер, 1985; Животовский, 1987; Алтухов, 1989; Гречаный и др., 1998). Однако приспособительные свойства количественных морфологических признаков часто неясны или вызывают дискуссии (Ямпольский, 1992; Burns, 1995; 2000; Becker, Voersma, 2003; Gorbi et al., 2011).

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

Для оценки продолжительности созревания мы использовали косвенный критерий индивидуальной плодовитости. Согласно нашим исследованиям (Гречаный и др., 1979) и литературным сведениям (Байчоров, 1992; Ерр, 1996), средняя индивидуальная плодовитость *D. pulex* равна 1,7 потомка на взрослую самку в сутки. Поскольку в нашем эксперименте в каждую камеру помещали по 30 самок, то созревшими считались все самки, когда количество их потомков на камеру было 51 или более. Исходя из этого, продолжительность созревания измерялась в сутках между моментом помещения самок в камеру и до момента появления в ней 51 или более молодых особей.

Для сглаживания особенностей количественных морфологических признаков, связанных с дискуссионностью их приспособительных свойств, мы включили в анализ признак и с различной физиологической специализацией. В соответствии с ней все исследованные количественные морфологические признаки можно разделить на четыре группы: общие размеры тела; органы движения; репродуктивная зрелость и цикломорфоз.

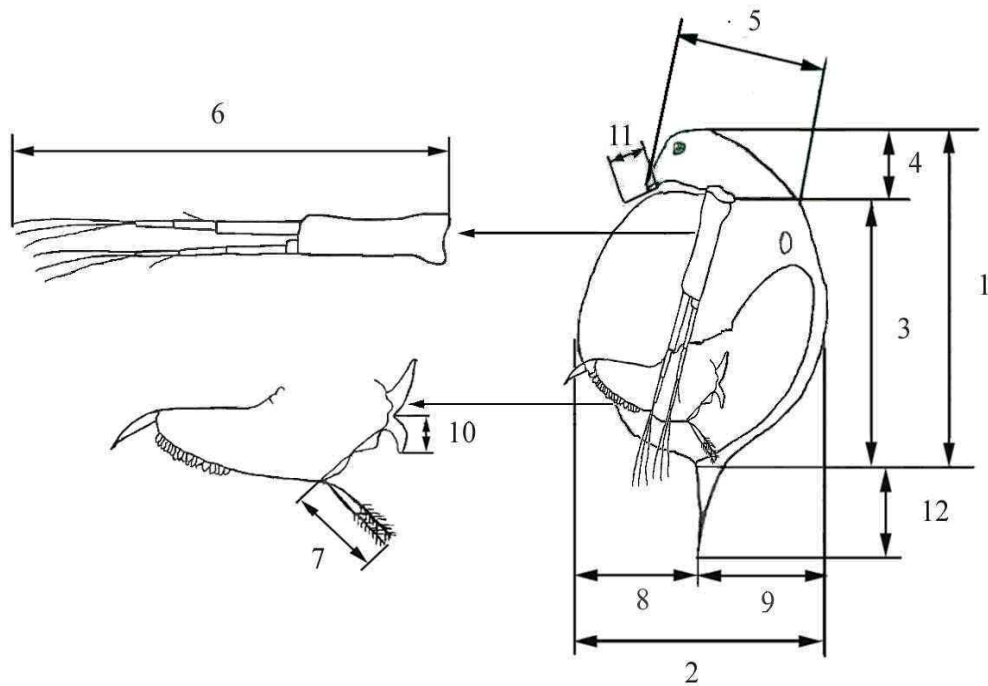


Рис. 2.2. Исследованные количественные морфологические признаки *Daphnia pulex* Leydig, 1860: 1 – длина тела; 2 – ширина раковины; 3 – длина раковины; 4 – высота головы; 5 – ширина головы; 6 – длина плавательной антенны; 7 – длина постабдоминальной щетинки; 8 – дорсальная ширина; 9 – вентральная ширина; 10 – длина среднего выроста постабдомена; 11 – длина антеннулы; 12 – длина хвостовой иглы.

К первой группе относятся признаки (рис. 2.2): длина тела, длина и ширина раковины, высота и ширина головы (Dodson, 1988; Ebert, 1991; Burns, 2000). К органам движения относятся два признака – длина плавательной антенны и длина постабдоминальной щетинки (Jacobs, 1961; Dodson, 1981; 1988). Репродуктивная зрелость: дорсальная и вентральная ширина; и длина среднего выроста постабдомена. Размеры этих признаков служат для определения возрастных стадий, дифференциации половозрелых и неполовозрелых особей дафний (Ebert, 1991; Burns, 2000).

Цикломорфные признаки: длина антеннулы и длина хвостовой иглы. Под цикломорфозом понимают изменения морфологического облика дафний, происходящие из-за сезонной смены условий жизни (Jacobs, 1961; 1987; Dodson, 1988; Burns, 1995; Becker, 2003; Питулько, Корзун, 2010).

У каждой особи оценивали 12 признаков. Измерение большого количества признаков, различных по своей физиологической специализации, позволяет, во-первых, охарактеризовать интегральную фенотипическую реакцию организма при воздействии экологического фактора; во-вторых, уменьшить возможную субъективную ошибку при подборе признаков.

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 биноклем МБС-9 при увеличении 8×7 с помощью окуляра-микрометра. Дафнию с каплей воды помещали на предметное стекло. Билатеральные признаки (длина плавательной антенны, длина постабдоминальной щетинки и длина антеннулы) измеряли только с правой стороны. Значения окуляра-микрометра переводили в мкм. Материалы по *D. pulex* были любезно предоставлены С.И. Питулько для анализа популяционной структуры.

2.4. Оценка популяционных параметров и морфологических признаков байкальской эпишуры

2.4.1. Популяционные параметры E. baicalensis

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 формалина. Сбор зоопланктонных проб был произведён Е.В. Пислегиной и А.В. Пислегиным.

Подсчёт численности различных половозрастных категорий проводили под микроскопом Carl Zeiss Jena при увеличении 10×6,3. Всего было проанализировано 116 сезонных выборок.

Общеизвестно, что существуют совершенно объективные причины, приводящие к возникновению определённых погрешностей при оценке численности и структуры популяций зоопланктонтов (Мельник, 1995), значительных даже при отлове с помощью самых современных методов и приспособлений (Williamson, 1996; Halliday et al., 2001; Broughton, Lough, 2006). В отношении *E. baicalensis* это связано с репрезентативностью выборки при облове поверхностного 250-метрового слоя и ошибки из-за недоловов младших науплиальных стадий сетью с диаметром ячеи более 0,080 мм (Афанасьева, 1977; Мельник, 1995; Павлов, Пислегина, 2004). Для минимизации указанных ошибок в рамках настоящего исследования было проведено модифицирование процедуры учёта численности зоопланктона по результатам камеральной обработки проб.

Как известно, для учёта реальной численности зоопланктона, берётся сумма подсчётов пробы, которая затем преобразуется в единицы численности (Кожова, Мельник, 1978):

$$X = \frac{\sum N \cdot V \cdot 9}{\sum V \cdot 1000} \quad (1)$$

где X – реальная численность по всем подсчётам; $\sum N$ – сумма организмов во всех подсчётах; $\sum V$ – сумма объёмов порций по всем подсчётам; V – объём пробы; 9 – кратность площади, вырезаемой сетью с диаметром входного отверстия 37,5 см к 1 м²; 1000 – коэффициент перевода в тыс. экз.

В этом случае совершенно игнорируется наличие случайной изменчивости, что является в настоящее время одной из методологических проблем современных экологических исследований (Козлов, 2003). Мы модифицировали формулу

(1) таким образом, чтобы получить реальную численность по каждому подсчёту отдельно, что позволяет учитывать случайную изменчивость между подсчётами:

$$x_i = \frac{n_i \cdot V \cdot 9}{v_i \cdot 1000} \quad (2)$$

где x_i – реальная численность i -го подсчёта; n_i – количество организмов в i -м подсчёте; v_i – объём порции i -го подсчёта; остальные обозначения, как и в формуле 1.

Эта простая модификация выводит оценку численности популяции на качественно новый уровень, вполне отвечающий общепризнанным статистическим стандартам. В настоящей работе учитывали результаты двух подсчётов организмов в каждой сезонной пробе.

Для оценки численности *E. baicalensis* обычно используется размерность экз./м² (Афанасьева, 1977; Павлов, Пислегина, 2004), однако этот показатель дает очень высокие значения численности, и, как следствие, завышает уровень её реальной сезонной изменчивости (Рокицкий, 1973; Никитин, Сосунова, 2001). Поэтому в настоящей работе был использован показатель экз./м³ (Афанасьева, 1977; Наумова, 2006). Такой расчет используемого показателя позволяет избавиться от изменчивости численности эпишуры из-за вертикальных миграций данного зоопланктонного вида (Афанасьева, 1995; Измestьева, 1998; Jung et al., 2004; Тереза и др., 2004; Наумова, 2006), поскольку анализ этого фактора в задачи исследования возрастной структуры не входил.

Как известно (Афанасьева, 1977, 1995; Кожова, Бейм, 1993), байкальская эпишура имеет очень сложный и продолжительный жизненный цикл, включающий 12 стадий: шесть науплиальных (три – ортонаулиусы и 3 метанауплиусы), и шесть копеподитных, причём последняя копеподитная стадия представлена взрослыми самцами и самками. При оценке возрастной структуры *E. baicalensis* в настоящей работе не учитывали численность младших возрастных стадий (ортонауплий), так как данная возрастная категория характеризуется резкими и труднообъяснимыми скачками численности, вплоть до полного отсутствия организмов. Возможно, что эти колебания связаны с низкой выживаемостью и продолжи-

тельностью развития ортонауплий (Мельник, 1976; Halliday et al., 2001) что, в свою очередь, ограничивает функциональную значимость этой возрастной категории в популяционных процессах. Поэтому для решения задач настоящего исследования принималось допущение, что возрастная группа науплий состоит только из метанауплиусов.

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. Детальная оценка соотношения численности рачков каждой науплиальной и копеподитной стадий, а также взрослых самок и самцов, по-видимому, малоперспективен для выявления генеральных тенденций, характерных для сезонных перестроек возрастной структуры.

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. Поверхностный слой условно назван нами трофогенным, так как здесь синтезируется основная продукция фитопланктонных водорослей, здесь же в период активной жизнедеятельности происходит питание эпишуры. Сравнительный анализ пространственного распределения взрослых самцов и самок байкальской эпишуры был предпринят из-за большой мобильности этой возрастной группы по сравнению с науплиями и копеподитами. Всего при оценке популяционных параметров было исследовано 266 018 особей эпишуры.

2.4.2. Морфологические признаки *E. baicalensis*

В связи с тем, что морфологический анализ более трудоёмок и требует большей сохранности материала, чем это необходимо для учёта численности зоо-

планктона, нам необходимо было выбрать только часть гидробиологических зоопланктонных проб для последующего учёта морфологических признаков.

Поскольку жизненный цикл *E. baicalensis* насчитывает 12 возрастных стадий, причём на IV, V и VI копепоидных стадиях эпишура обладает половым диморфизмом, то всего в популяции этого вида по возрастно-половым признакам можно выделить 15 типов особей. Учитывая требования к сопоставимости материала, нам необходимо было выбрать какую-то одну стадию/пол. При решении этой задачи исходили из следующих соображений: признаки у особи выбираемой стадии/пола должны иметь простую методику учёта; должны включать как показатели с дискретной, так и непрерывной вариацией, обладать метамерной или билатеральной изменчивостью. Если применить эти требования к основным периодам жизненного цикла, то особи личиночных стадий ему не соответствуют по следующим причинам. С одной стороны, они очень мелкие и морфологически более просты, поэтому количество признаков у них ограничено, следовательно, их сложнее диагностировать и среди них трудно найти количественные признаки, обладающие всеми типами вариации (дискретной, непрерывной, билатеральной, метамерной). С другой стороны, науплии имеют минимальный по продолжительности период развития по сравнению с копепоидами, а также максимальные флуктуации численности, что значительно увеличивает случайную вариацию. Наконец, необходимо было обеспечить возможность полученных нами результатов с данными работы других исследователей, в частности Э.Л. Афанасьевой (1977). Поэтому мы остановились на взрослых самках.

Для методологически корректного исследования сезонной динамики, нам необходимо было провести анализ данных, собранных, как минимум, за два года динамики. С этой целью мы взяли минимально необходимые два года – 2001 и 2004. Их выбор обусловлен необходимостью сравнить сезонную повторяемость данных по годам, максимально отдалённых друг от друга в пределах исследуемого четырёхлетнего периода.

Выборка особей из проб была случайной, т.е., все пробы, отловленные в разных горизонтах, сливались в одну ёмкость и, после перемешивания отбирали взрослых самок на морфологический анализ.

При выборе сезонных проб исходили из следующих критериев. Для корректного описания сезонной динамики структуры популяции по возможности проводили охват всех сезонов активной жизнедеятельности *E. baicalensis*. Для учёта случайной и неконтролируемой вариации в пределах каждого сезона использовали по 2-3 взятых подряд пробы. Учитывая отличия в календаре отбора проб за 2001 и 2004 гг. стремились проанализировать за оба года одни и те же месяцы.

Исходя из этих критериев, морфологическому анализу подвергли 9 сезонных проб 2001 г., охватывающие весну (1 и 22 марта, 30 мая), лето (20 и 28 июня, 7 и 24 июля) и осень (14 и 25 ноября) и 16 сезонных проб 2004 г., включающие все сезоны года (10 и 17 марта, 3 мая, 4, 16, 22 июня, 1 июля, 2 и 20 августа, 20 сентября, 15, 22, 28 октября, 25 ноября, 17 и 28 декабря). В каждой сезонной пробе морфологические признаки оценивали у 50 особей. Всего было изучено 1200 взрослых самок.

При выборе морфологических признаков исходили из следующих критериев: учёт мерных и счётных признаков, использование признаков, различающихся по физиологической специализации, местонахождению на теле организма и типов вариации. Эти критерии вполне согласуются с принципами выбора и учёта морфологических признаков, применяющихся в популяционных исследованиях (Pilla, Beardmore, 1994; Lopez Greco et al., 2000; Rodriguez-Almaraz et al., 2006).

Анализировались следующие морфологические (рис. 2.3) признаки: число щетинок на пятом и шестом сегментах антенны (ЧЩА), длина пятого сегмента антенны (5ДСА), длина шестого сегмента антенны (6ДСА), длина цефалоторакса (ДЦФ), длина пятой пары плавательных ног (ДН).

Число щетинок на пятом и шестом сегментах антенны (ЧЩА). Щетинки на антеннах у ракообразных, как и соответствующие морфологические структуры у насекомых, являются хеморецепторами, либо выполняет функцию каркаса хитинового экзоскелета (Чернышёв, 1996). Подсчет этого признака осуществлялся по-

сле того, как эпишура помещалась на бок так, чтобы антенна находилась в горизонтальной плоскости, в противном случае щетинки могут быть не видны.

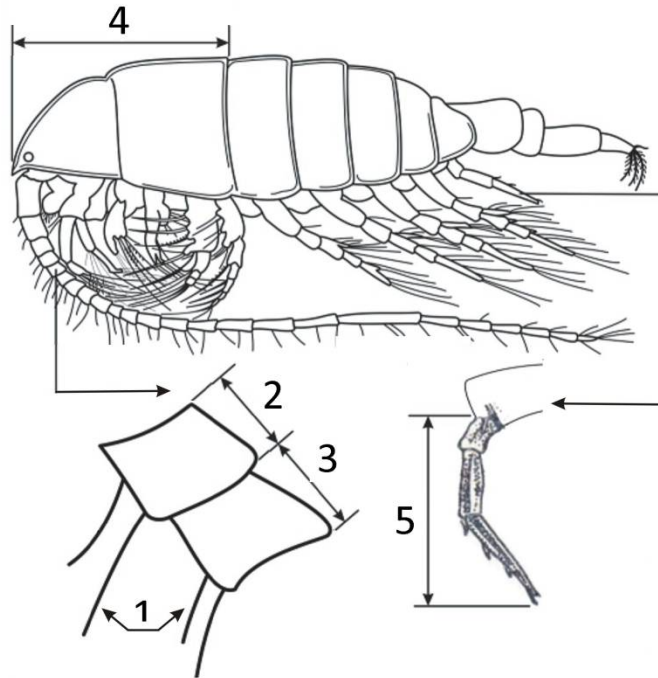


Рис. 2.3. Количественные морфологические признаки *Epischura baicalensis* Sars. 1 – ЧЩА; 2 – 5ДСА; 3 – 6ДСА; 4 – ДЦФ; 5 – ДН.

Мерные признаки. Эти признаки связаны с размерами тела и очень отзывчивы на влияние внешних факторов, из-за чего вклад генетической составляющей в общую изменчивость относительно невелик (Тараканов, 1982; Глотов, Тараканов, 1985).

Длина пятого и шестого сегментов антенны (5ДСА и 6ДСА). Антенны – парный орган, расположенный на переднем отделе тела и состоящий у взрослых самок из 25 сегментов. Антенны у эпишуры являются локомоторным органом у взрослых самцов они играют важную роль в репродуктивном поведении (Афанасьева, 1977; 1995).

Длина цефалоторакса (ДЦФ). Этот орган, иначе называемый синцефалон, отражает размеры тела, поскольку представляет собой два слитых компартмента: голову и торакс (Наумова, 2006).

Длина пятой пары плавательных ног (ДН). Признак является копулятивным органом, у взрослых самок к нему после копуляции прикрепляется сперматофор самца, а затем, после оплодотворения – яйцевой мешок. В связи с осуществляемыми функциями у самок ДН заметно упрощены и имеют шипы треугольной формы. Первые членики базиподита обеих ног слиты в общую широкую и короткую пластинку; каждая нога – одноветвистая, состоит из II членика базиподита и 2-членистого экзоподита. Вооружение II членика экзоподита – важный отличительный признак для видов и родов теморид.

При учёте ЧЩА, 5ДСА, 6ДСА и ДН за варианту принимали сумму измерений признака на особь.

2.5. Статистическая обработка данных

Обработку результатов исследований осуществляли стандартными методами вариационной статистики. Распределение данных во всех выборках, согласно критерию Колмогорова-Смирнова, достоверно не отличались от нормального (Прил. А, табл. А.1, А.2, А.3). Поэтому использовали преимущественно параметрические методы: критерий Стьюдента (t -критерий), критерий Фишера (F -критерий), различные типы и модели дисперсионного анализа, корреляционный анализ (Урбах, 1964; Рокицкий, 1973, 1978; Закс, 1976; Глас, Стенли, 1976; Кендалл, Стюарт, 1976; Глотов и др., 1982; Поллард, 1982; Лакин, 1990; Никитин, Сосунова, 2003; Wu et al., 2007). При анализе динамики фенотипических структур, учитывая меньший объём выборки (фенотипические классы), использовали непараметрический метод – критерий хи-квадрат. Уровни достоверности: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Все статистические расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2007 © Корпорация Майкрософт (Microsoft Corporation) и Statistica 13.0 © 1984-2015 Dell Inc.

Для оценки фенотипической реакции на экологический фактор у дрозофилы (степени подавления плодовитости при увеличении плотности) и дафнии (фенотипическая пластичность морфологических и физиологических признаков) использовали индекс регуляции/реакции (ИР). Этот показатель рассчитывался путём

деления среднего арифметического исследуемого признака (плодовитость у дрозофилы, значения морфологического признака у дафнии) при неблагоприятных и благоприятных градациях фактора. У дрозофилы таковыми являлась плотность населения 16 : 16 и 2 : 6, у дафнии 10 и 100 тыс. клеток хлореллы на 1 мл воды.

2.6. Метод редукции выборки (МРВ)

Общеизвестно, что количественные признаки обладают большой, часто непрерывной изменчивостью, поэтому статистический анализ таких массивов данных сопряжен с определёнными сложностями (Гречаный и др., 2004а, б; Wu et al., 2007; Pelletier, Coulson, 2012). В связи с этим нами был разработан статистический протокол – метод редукции выборки (МРВ) – для успешного решения поставленных задач по оценке фенотипической структуры по количественным признакам у дрозофилы и дафнии, а также сезонной динамики популяционных параметров и фенотипической структуры по морфологическим показателям у байкальской эпишуры. Статистический протокол в нашем случае является определённой последовательностью применения нескольких статистических подходов. При этом некоторые методы и подходы используются неоднократно в рамках пошаговой схемы реализации протокола. За методологическую основу использованного нами статистического протокола был взят принцип выделения «крайних» классов (Животовский, 1980; Животовский, Алтухов, 1980; Алтухов, 2003).

Суть метода такова. Используя результаты дисперсионного анализа, которые показали достоверное влияние по анализируемому фактору или их 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 редукции исключённых групп ячеек.

Так, по дрозофиле в качестве ячейки дисперсионного анализа использовали данные линий (семей), а по дафнии – партеногенетических клонов. Анализ фактора «линия» или «клон» в этом случае позволял оценить наличие генетической изменчивости, но такая оценка носила количественный характер и не позволяла

изучить фенотипические особенности качественно отличных групп особей. Применение метода редукции выборки предоставляло на такую возможность. Однако в настоящей диссертации ставилась задача выделения генетически отличных групп особей по модификационной изменчивости. Поэтому редукцию выборки осуществляли по взаимодействию факторов линия–плотность (дрозофила) и клон–корм (дафния). Более подробно см. главы 3 и 4.

По эпишуре при выделении структурных классов по возрастной структуре за ячейку брались данные одной сезонной пробы, суммированные по всем горизонтам в интервале 0–250 м. В ячейку входила численность науплий и копеподитов за каждый подсчёт отдельно. Редукция выборок проводилась по фактору «сезонная проба». Эта процедура позволила нам выделить группы проб, качественно отличных по соотношению науплий и копеподитов. Применение этого подхода позволяет по-новому взглянуть на оценку биологических сезонов в жизни эпишеры. При выделении структурных классов по половой структуре в ячейку включали данные одной сезонной пробы, отобранной в поверхностном слое воды. В ячейку включали количество взрослых самок и самцов за каждый подсчёт отдельно. В этом случае редукция проводилась по взаимодействию «проба-пол» на глубине 0–50 м. Такой подход позволил нам выделить группы зоопланктонных проб, качественно отличных по соотношению взрослых самцов и самок. При выделении фенотипических классов по количественным морфологическим признакам в ячейку включали индивидуальные промеры признака у 50 взрослых самок. Редукцию проводили по фактору «сезонная проба». Подробнее см. главу 5 настоящей диссертации.

На следующем этапе нужно определить, является ли массив исключённых групп ячеек дисперсионного анализа гомо- или гетерогенным. Опять подвергаем исключённую группу дисперсионному анализу. Если достоверные различия в ней отсутствуют, то это означает, что 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. Например, по ширине «нормы реакции» у дрозифилы по счётным морфологическим признакам было выделено три класса, а по мерным – два. По фенотипической пластичности большинства морфологических признаков у дафнии было выделено три структурных класса, а по цикломорфным – два. По возрастной и половой структуре популяции байкальской эпишуры выделено три класса сезонных проб, а по морфологическим признакам – от четырёх до шести фенотипических классов.

Следует заметить, что возможна и несколько иная последовательность основных этапов применения этого статистического протокола. Например, в более ранней модификации метода вначале производили поиск статистического показателя, отражающего дисперсию фактора, по которому планировали провести редукцию комплекса (Гречаный и др., 1995; 1996; 1998, 2004а, б). Кроме того, этот показатель должен иметь важный биологический смысл. Так, по физиологическим признакам дрозифилы и дафнии это был индекс отношения значения признака при одной градации тестируемого экологического фактора к таковому значению при другой градации. По популяционным параметрам эпишуры это была относительная численность наиболее изменчивой в этом отношении возрастной (науплии) или половой (взрослые самцы) группы особей.

На следующем этапе проводилось исключение ячеек с высокими или низкими значениями выбранного показателя. Однако такая процедура не учитывает всех особенностей распределения вариационных рядов. Поэтому в настоящее время редукцию проводят, исключая ячейки случайным образом. Алгоритм в этом случае выглядит следующим образом. После исключения каждой ячейки обрабатывают массив дисперсионным анализом, потом сравнивают полученные значения F -критерия. Выбирают массив с минимальным значением критерия и снова проводят процедуру исключения. Эти действия повторяют до тех пор, пока не получают массив с недостоверным значением критерия Фишера. Только потом проводят оценку выделенных структурных классов по показателям, отражающим дисперсию по исследуемому фактору и имеющим биологический смысл.

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

Исследование сезонной динамики изменчивости количественных признаков в природных популяциях и оценка влияния на неё экзо- и эндогенных факторов основаны на использовании подходов двух уровней. Первый уровень – общепопуляционный, второй – внутривидовой или структурный.

На общепопуляционном уровне изменчивость оценивается по всей совокупности особей или их групп (семей, клонов или лабораторных линий) исследуемых в эксперименте или по результатам полевых сборов. В этом случае речь идёт о количественной оценке вариации отдельных количественных признаков, а также о степени (достоверности) влияния на неё генетических и/или экологических факторов. Этот подход важен, поскольку даёт общую картину изменчивости исследуемой популяции по изучаемым биологическим показателям (количественным признакам) и влиянию факторов, её определяющих.

Сутью внутривидового подхода является, прежде всего, качественная характеристика групп особей (семей, линий, пространственно-временных выборок), отличающихся по исследуемым количественным признакам. Проблему качественной характеристики генетически гомогенных групп особей частично решает исследование лабораторных групп линий (Leroi et al., 1994a, b; Лазебный и др., 1996; Chippindale et al., 2003; Bakker et al., 2010). В этом случае возможна оценка количественных признаков у особей нескольких, заведомо отличающихся генетически, лабораторных линий. При обнаружении существенных различий исследователь не только может констатировать влияние генетических факторов на исследуемые биологические показатели, но и охарактеризовать качественно различающиеся по ним типы особей. Однако такой подход содержит, по меньшей

мере, два недостатка. Первый – с его помощью трудно судить, насколько типы особей, характерные для лабораторных линий свойственны природным популяциям (Hoffmann, 2009). Второй – он неспособен количественно оценить собственно структуру популяции по исследуемым биологическим показателям. Как следствие, этот экспериментальный подход не даёт адекватной оценки потенциалу и специфике влияния селективных факторов на исследуемые количественные признаки.

В настоящей главе представлены результаты оценки сезонной динамики общепопуляционной изменчивости и фенотипической структуры популяции *D. melanogaster* по количественным признакам. Для преодоления вышеуказанных недостатков, присущих внутривидовым исследованиям изменчивости количественных признаков при выделении фенотипических классов по морфологическим признакам дрозофилы мы использовали альтернативные статистические подходы. С целью успешного решения поставленных задач, в исследованной природной популяции дрозофилы также была изучена сезонная динамика признаков, связанных с приспособленностью – плодовитости, реакции особей на увеличение плотности, холодоустойчивости. Наконец, был проведён анализ взаимосвязей комплекса изученных количественных признаков и обобщены результаты оценки сезонной динамики фенотипической структуры по ним.

3.1. Общепопуляционный уровень исследования сезонной динамики изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Характеристику сезонной динамики изменчивости количественных признаков обычно начинают с описания средних арифметических (Junge-Berberovid, 1996; Антипин и др., 2001; Bouletreau-Merle, Fouille, 2002). Поскольку результаты анализа этих общепопуляционных показателей на исследованном материале подробно изложены в ряде наших работ (Гречаный и др., 1998; 2004б; Ермаков, 2000; 2010), в диссертации мы не будем подробно их описывать, а лишь остановимся на

некоторых принципиальных, на наш взгляд, моментах, важных для понимания причинно-следственных взаимосвязей, формулируемых в конце главы.

Из полученных нами данных следует (Прил. Б, табл. Б.1, рис. 3.1), что среднее ЧСЩ и ЧВА, а также средняя ДК и ДБ наименьшие у потомков особей, отловленных в летний период, наибольшие – у отловленных в осенний. Весенняя выборка занимает промежуточное положение. 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 (рис 3.2). Последнее наблюдение также позволяет сделать вывод о вполне реальном влиянии генетических факторов на обнаруженную сезонную динамику. Во всех сезонных выборках средние ЧСЩ, ДК и ДБ больше у самок, ЧВА – у самцов.

3.1.1. Сезонная динамика общепопуляционной фенотипической изменчивости

Средние арифметические описывают лишь центральную тенденцию выборки и не могут дать полную характеристику популяционной изменчивости. В этом случае обычно используются такие показатели описательной статистики, как стандартное отклонение, дисперсия и коэффициент вариации (Рокицкий, 1973, Закс, 1976). В настоящей работе для решения поставленных задач нами был использован коэффициент вариации (CV) как универсальный показатель, позволяющий сравнивать изменчивость признаков с различным характером вариации.

Для оценки общепопуляционной изменчивости по каждой сезонной выборке использовали три показателя CV : общий, внутрелинейный, и межлинейный. Каждый из этих показателей вычислялся в F_2 и F_3 и за оба поколения.

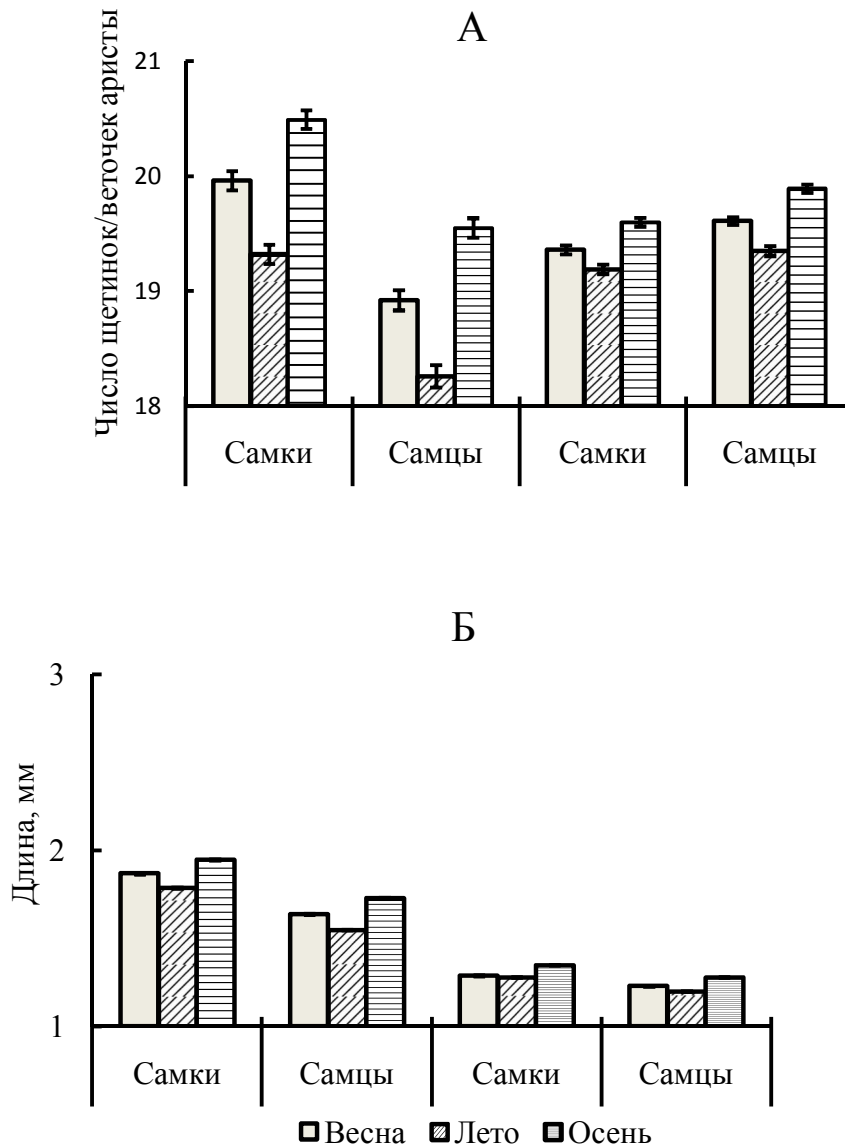


Рис. 3.1. Сезонная динамика средних арифметических количественных морфологических признаков природной популяции *D. melanogaster* за оба поколения. А – счётные признаки, Б мерные признаки.

Общий CV , т.е. коэффициент вариации всей совокупности особей по каждой сезонной выборке был использован для оценки общей фенотипической изменчивости количественных морфологических признаков. Этот показатель оценивал размах всей фенотипической изменчивости по признаку, т.е., другими словами, максимально возможный для данных признаков коэффициент вариации, включающий их модификационную и генетическую изменчивость. Общий CV удобен для сравнения уровня вариации различных признаков и полов, а также для выяв-

ления общих закономерностей сезонной динамики фенотипической изменчивости природной популяции. Однако, для выявления особенностей влияния экологических и генетических факторов на сезонную динамику общей фенотипической изменчивости количественных морфологических признаков необходим анализ соответствующих компонентов вариации.

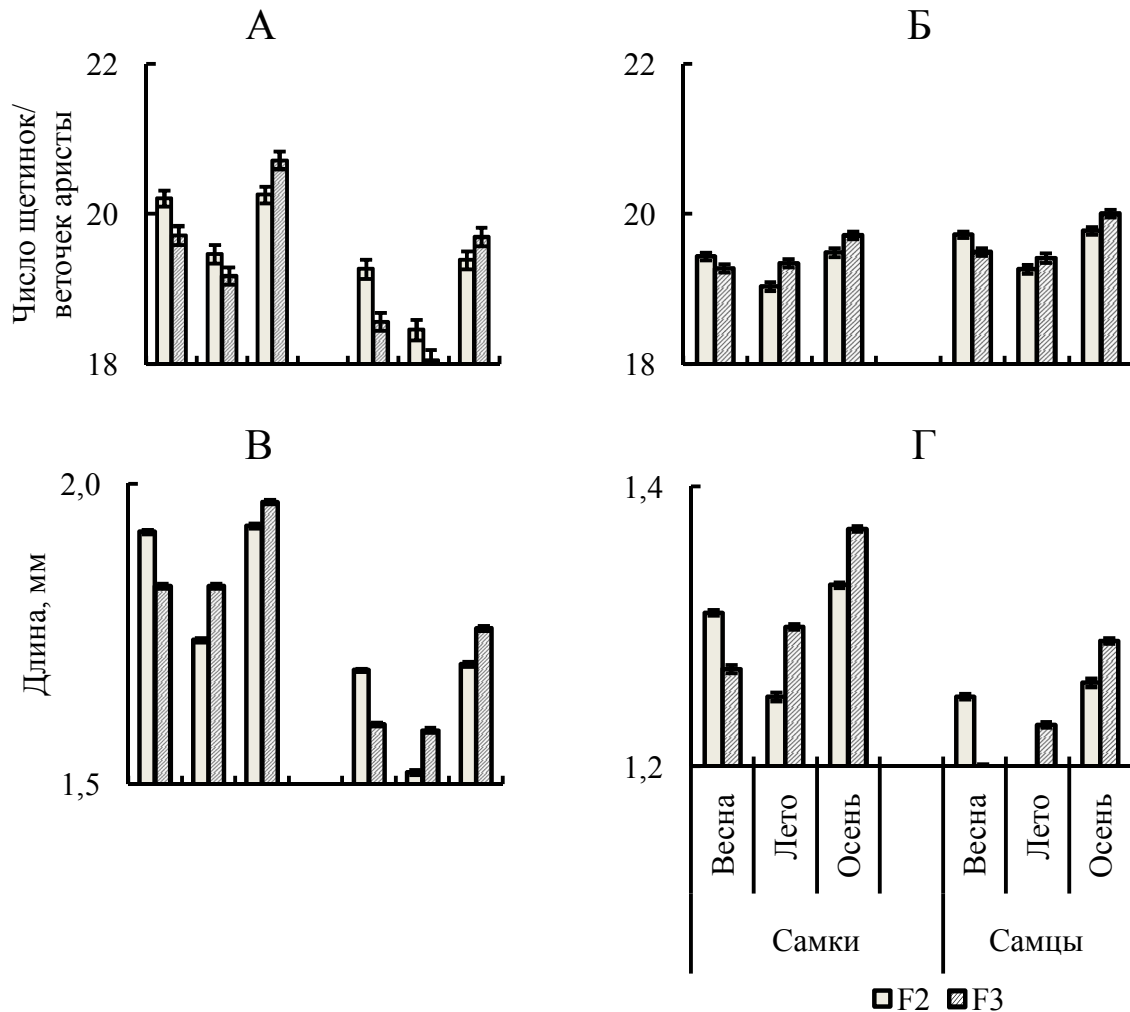


Рис. 3.2 Сезонная динамика значений средних арифметических количественных морфологических признаков в природной популяции *D. melanogaster* за F₂ и F₃. А – ЧСЩ, Б – ЧВА, В – ДК, Г – ДБ.

В настоящем параграфе раздела для оценки влияния экологических и генетических факторов на общую фенотипическую изменчивость количественных морфологических признаков вычисляли показатели внутрилинейного и межлинейного *CV*.

Внутрилинейный CV представлял собой среднее арифметическое трёх значений коэффициентов вариации, вычисленных по всей совокупности линий за F_2 , F_3 и оба поколения. Оценивая внутрилинейную изменчивость, мы стремились удалить вариацию, обусловленную межлинейными различиями, что позволяло более точно определить изменчивость, детерминируемую средовыми факторами. В то же время сравнение внутрилинейного CV за F_2 , F_3 и оба поколения, позволяло оценить стабильность экспериментальных условий и степень их влияния на полученные результаты. Таким образом, можно заключить, что внутрилинейный CV оценивал динамику эпигенетического (модификационного) компонента общей фенотипической изменчивости.

Через межлинейный CV оценивалась изменчивость усреднённых показателей линий, принадлежащих к трём выборкам. Другими словами, сначала вычисляли средние арифметические по каждой линии, а затем по полученной совокупности значений определяли коэффициент вариации. Поскольку исследуемые признаки у линий оценивались при относительно одинаковых условиях лабораторного содержания, можно сделать предположение о том, что межлинейный CV определяется в основном генетической изменчивостью выборки линий, следовательно, и особей, от которых линии были заложены (Гречаный и др., 2004а, б).

Вначале дадим краткую характеристику различий между полами и признаками. Половые различия по общему CV имеют следующие закономерности (Прил. А, табл. А.2, рис. 3.3). Самцы характеризуются большей изменчивостью, чем самки по числу ЧСЩ с наибольшим проявлением такой разницы в летний период. По числу ЧВА различия или отсутствуют (летний период) или изменчивость выше у самок. Степень увеличения CV по этому признаку в летний период по сравнению с весной и осенью у самцов выше, чем у самок. Половые различия по общему CV по мерным признакам выражены слабо (Прил. Б, табл. Б.2, рис. 3.3). Отчётливо проявляется лишь больший общий CV по ДБ у самцов в летний период.

Признак ЧСЩ характеризуется большей изменчивостью, чем число ЧВА, а вариация ДК выше, чем ДБ. При этом изменчивость счётных признаков (ЧСЩ и

ЧВА) достоверно выше вариации мерных признаков (ДК и ДБ) (Прил. Б, табл. Б.2, рис. 3.3).

Перейдём к описанию сезонной динамики общего CV . Обнаружено (Прил. А, табл. А.2, рис. 3.3), что этот показатель вариации у самцов по обоим счётным признакам, а также по ДБ у самцов имеет чёткую и, в основном, статистически достоверную закономерность: потомки особей, отловленных летом, всегда характеризуются максимальными показателями общего CV , а отловленных осенью – минимальными. Для весенней выборки характерна, в основном, промежуточная величина этого показателя. У самок по счётным признакам в целом проявляется такая же картина сезонной динамики, как и вышеописанная у самцов, но менее четко (Прил. Б, табл. Б.2, рис. 3.3).

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. 3.3, Б).

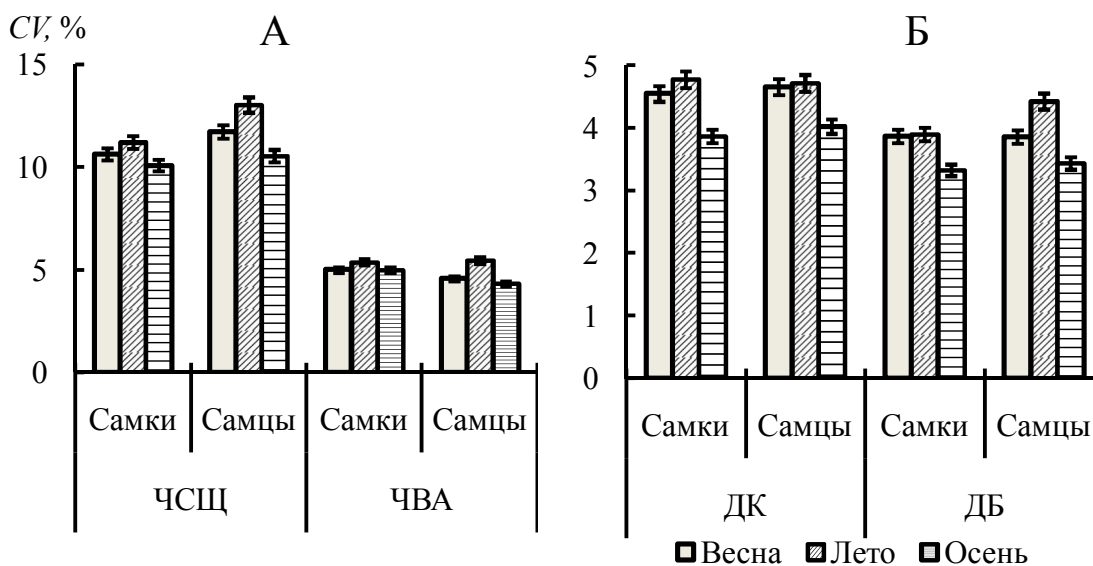


Рис. 3.3. Сезонная динамика общего CV количественных морфологических признаков природной популяции *D. melanogaster* за оба поколения. А – счётные признаки; Б – мерные признаки.

Для потомков третьего поколения (F_3) характерно последовательное снижение общей фенотипической изменчивости от весны и далее к осени (рис. 3.4). Снижение общепопуляционной фенотипической изменчивости от весны – к осени

назовём вторым сценарием сезонной динамики изменчивости. Любопытно отметить, что такую же тенденцию проявляют, например, ЧСЦ и ЧВА у самок в F_3 , однако она недостоверна и не проявляется за оба поколения. Здесь мы отмечаем это исключение, как доказательство объективности наличия второго сценария сезонной динамики изменчивости, обнаруженного у мерных признаков. Кстати, и по мерным признакам эта тенденция отсутствует по ДК у самцов в F_3 , хотя за оба поколения она типична для этих признаков. Словом, два обнаруженных сценария сезонной динамики изменчивости количественных морфологических признаков не полностью совпадают с характером экспрессии их вариации (дискретный или континуальный).

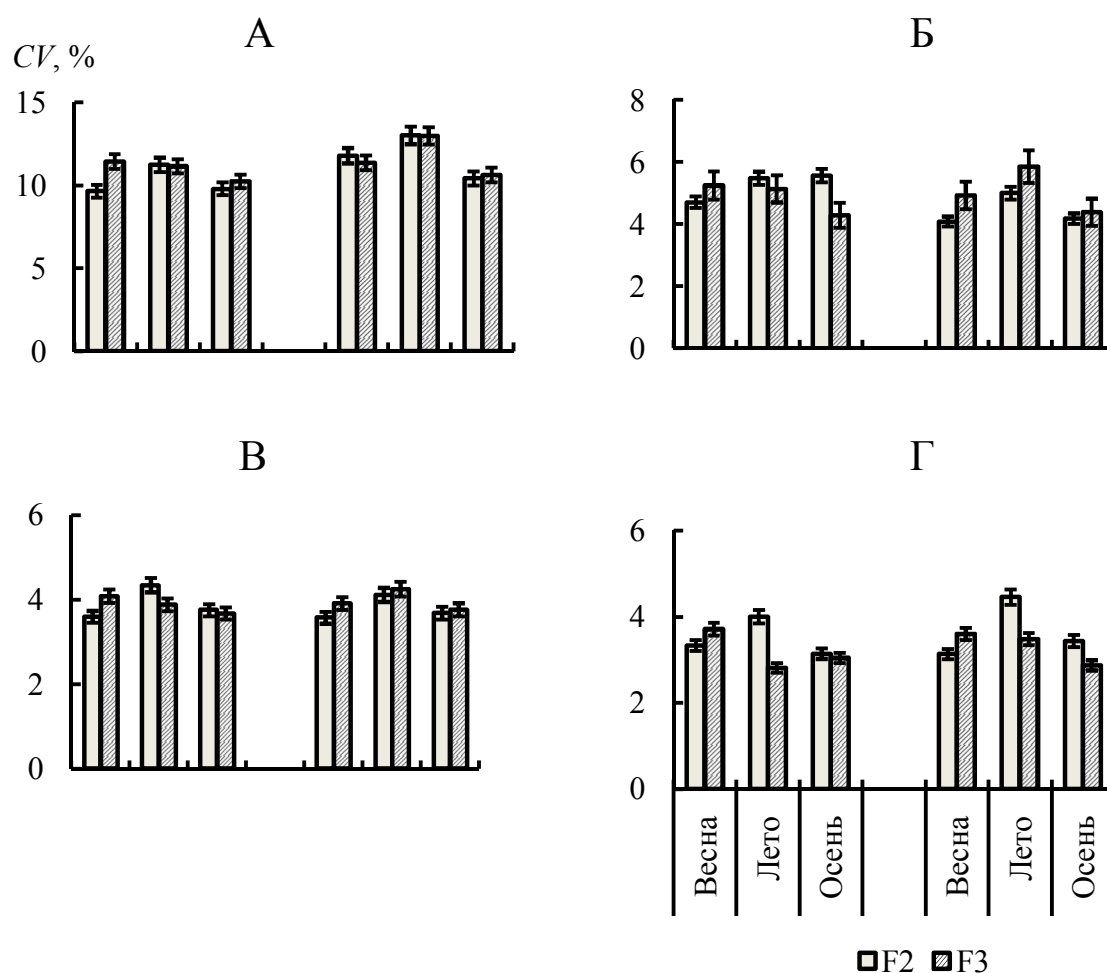


Рис. 3.4. Сезонная динамика общего CV количественных морфологических признаков в природной популяции *D. melanogaster* за F_2 и F_3 . А – ЧСЦ, Б – ЧВА, В – ДК, Г – ДБ.

Важно подчеркнуть, что первый сценарий сезонной динамики чётко проявляется по счётным признакам у особей обоего пола в двух поколениях (рис. 3.4), а также по ДК у самцов, что даёт основание предполагать существенное влияние генетических факторов на фенотипическую изменчивость в указанных случаях. Для второго сценария повторяемость от поколения к поколению характерна значительно реже.

Анализ внутрелинейного CV за оба поколения, как по самкам, так и по самцам обнаруживает, в общем, такую же закономерность, как и общий CV , но значительно чаще проявляясь на статистически достоверном уровне (Прил. Б, табл. Б.3, рис. 3.5). Сравнение показателей внутрелинейного CV между поколениями в большинстве случаев показал отсутствие статистически существенных различий (рис. 3.6).

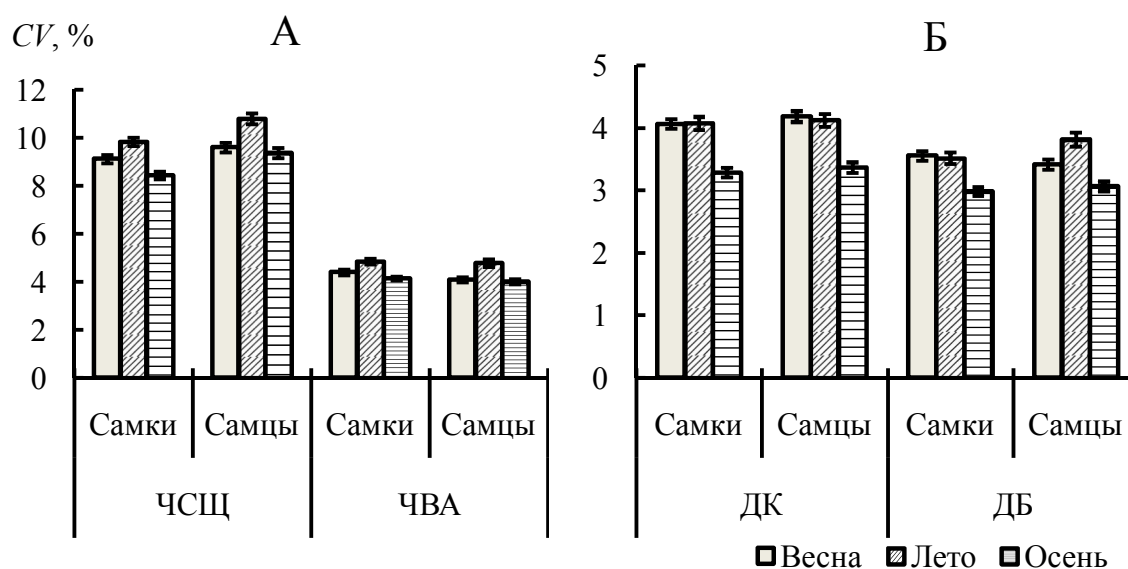


Рис. 3.5. Сезонная динамика внутрелинейного CV количественных морфологических признаков природной популяции *D. melanogaster*. А – счётные признаки; Б – мерные признаки.

Преемственность между поколениями значений внутрелинейного CV предполагает возможное наследование линейных показателей этого компонента изменчивости. В то же время сезонная динамика внутрелинейного 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, а также об отсутствии существенного влияния условий постановки эксперимента.

Межлинейный CV в большинстве случаев обнаружил отсутствие сезонной динамики, за исключением самцов по счётным признакам, самок по ДБ и особей обоего пола по ДК (Прил. Б, табл. Б.4, рис. 3.7). В этих случаях анализируемый показатель характеризуется отсутствием различий между весенней и летней выборками, осенью же этот показатель достоверно ниже.

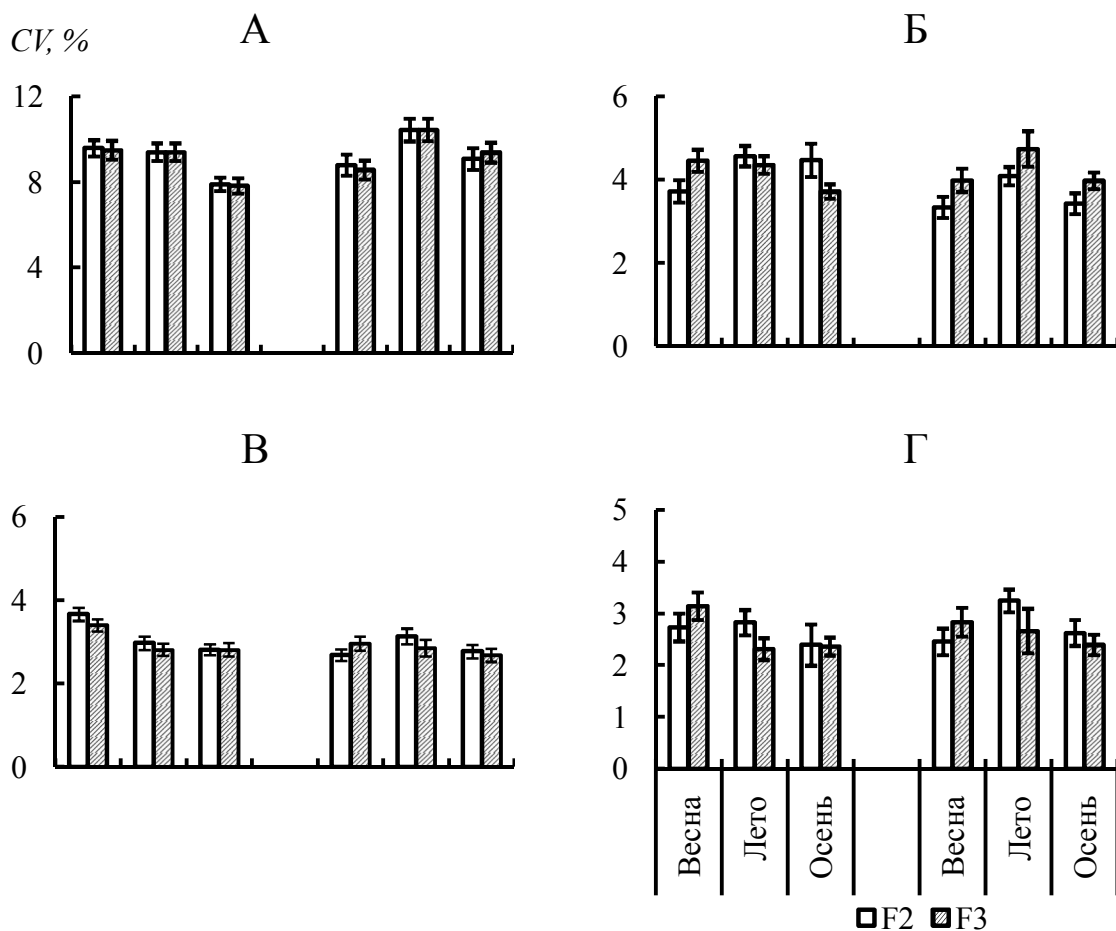


Рис. 3.6. Сезонная динамика внутрилинейного CV количественных морфологических признаков в природной популяции *D. melanogaster* за F₂ и F₃. А – ЧСЩ, Б – ЧВА, В – ДК, Г – ДБ.

Анализ показателей межлинейного CV между поколениями показал отсутствие различий по всем исследованным количественным морфологическим признакам (Прил. Б, табл. Б.4). Отсутствие различий по межлинейному CV в двух по-

следовательных поколениях предполагает, с одной стороны, высокую наследуемость значений признаков, с другой – крайне незначительное влияние условий постановки эксперимента.

Сравнение сезонной динамики показателей межлинейного CV по поколениям показал, что первый сценарий, когда летняя выборка характеризуется максимальной изменчивостью встречается чаще, чем в случае с внутрелинейным CV . Это может означать, что увеличение общей фенотипической изменчивости счётных признаков, которое происходит летом, может объясняться возрастанием генетической вариабельности популяции. Последнее, в свою очередь, может являться следствием резкого увеличения численности популяции в летний период.

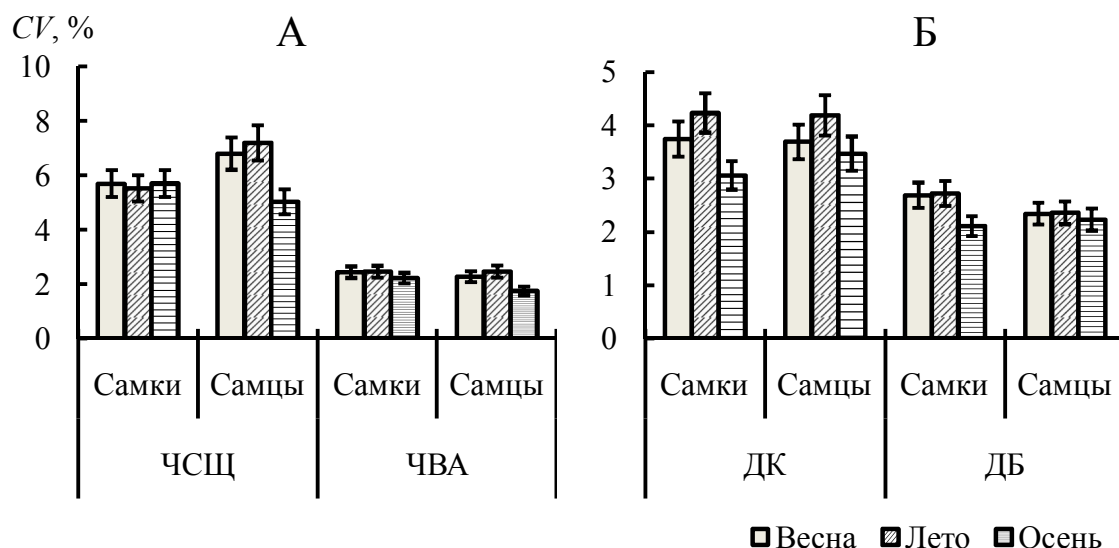


Рис. 3.7. Сезонная динамика межлинейного CV количественных морфологических признаков природной популяции *D. melanogaster* за оба поколения. А – счётные признаки; Б – мерные признаки.

Подводя итог анализу показателей общепопуляционной изменчивости можно сделать следующие заключения. Для счётных признаков характерна большая степень преобладания сезонной динамики (первый сценарий) по общей фенотипической изменчивости. Мерные признаки (второй сценарий) характеризуются этими особенностями в меньшей степени. В первом случае влияние генетических

факторов более значительно, чем экологических, во втором – на генетическую реализацию признаков весьма заметно влияют экологические факторы.

Таким образом, при анализе показателей *CV* выявлено два сценария сезонной динамики изменчивости. Первый, более характерный для общей фенотипической изменчивости – изменчивость увеличивается от весны – к лету и сокращается от лета – к осени. Второй, более характерный для внутрелинейного (модификационного) компонента изменчивости заключается в последовательном понижении изменчивости в ряду весна-лето-осень.

В сущности, главное отличие первого сценария сезонной динамики изменчивости от второго состоит в статусе летней выборки. При существенном вкладе генетического компонента фенотипическая изменчивость летней выборки существенно возрастает (счётные признаки), когда же влияние генетических факторов существенно корректируется за счёт среды, этот показатель в указанное время года снижается или остаётся таким же, как и весной (мерные признаки).

Следовательно, анализ общего, внутри- и межлинейного *CV* позволяет высказать предположение, что реализация первого сценария сезонной динамики изменчивости происходит при довольно значительном влиянии генетических факторов на фенотипическую экспрессию признаков. Вторым сценарий возможен при более «мягком» влиянии генетических факторов на изменчивость. В этом случае принято говорить о генетической детерминации «нормы реакции» или фенотипической пластичности признаков. Для того, чтобы проверить высказанные предположения необходим глубокий анализ влияния генетических факторов на сезонную динамику изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции *D. melanogaster*.

3.1.2. Оценка влияния факторов, определяющих сезонную динамику изменчивости

Получение общей информации о структуре изменчивости является важным элементом в исследовании механизмов её регуляции на общепопуляционном

уровне. Для более детального анализа влияния двух типов факторов (экологического и генетического) необходима точная оценка вклада в общую изменчивость взаимодействия «генотип-среда». Она может быть проведена только с помощью более сложных статистических методов, например, дисперсионного (Глотов, Тараканов, 1983; Гречаный и др., 1989, 1996, 2004а, б) или корреляционного (Животовский, 1987) анализов.

Первая схема – двухфакторная с взаимодействием – позволяла представить общую картину расклада общей фенотипической изменчивости на все возможные компоненты и оценить их доли влияния в сезонном разрезе. Общая дисперсия разлагалась на вариацию, определяемую особенностями тестирования в двух последовательных поколениях (фактор «поколение»), межлинейными различиями (фактор «линия»), взаимодействием между этими факторами (взаимодействие «линия-поколение») и изменчивостью, обусловленную случайными эффектами. Таким образом, дисперсия по фактору «поколение» оценивала негенетический компонент изменчивости, определяемый вариацией условий постановки опыта в двух последовательных поколениях и была тождественна ранее вычисленному внутрилинейному CV . Дисперсия по фактору «линия» определялась генетическими различиями и была аналогична межлинейному CV . Взаимодействие «линия-поколение» оценивало достоверность влияния межлинейных (генетических) различий на внутрилинейную изменчивость или, другими словами, степень генетической гетерогенности по модификационной изменчивости (фенотипической пластичности) количественных морфологических признаков.

В большинстве случаев для оценки влияния факторов, определяющих изменчивость количественных признаков, двухфакторного анализа бывает достаточно. Однако использование этой схемы не всегда даёт ясное представление о количественном характере динамики влияния экологических и генетических факторов. Поэтому мы сочли возможным провести дополнительную оценку влияния генетических факторов на изменчивость количественных морфологических признаков в сезонном разрезе. Эта задача решалась использованием схемы однофакторного дисперсионного анализа, где единственным оцениваемым компонентом

была дисперсия по фактору «линия». При этом было реализовано два подхода, различающихся составом данных в ячейке.

При первом подходе в ячейку включали варианты, полученные у одной и той же линии за оба поколения по количественному признаку. В этом случае принималось допущение о сопоставимости вариации по фактору «поколение» и случайного (дисперсия внутри ячейки) компонента изменчивости. Как будет видно из нижеследующего описания двухфакторного дисперсионного анализа, это правило действует по счётным признакам, но у мерных дисперсия по фактору «поколение» значительно превышает случайную. Тем не менее, мы посчитали возможным объединить их в одной ячейке однофакторной схемы дисперсионного анализа, чтобы иметь возможность более точно оценить достоверность влияния фактора «линия» на вариацию мерных признаков.

Для реализации второго подхода в каждую ячейку включали три значения CV , оцениваемых у особей, принадлежащих к одной и той же линии. При этом, во-первых, для учёта одного CV брали не менее трёх особей и, во-вторых, одна и та же особь при вычислении CV не использовалась дважды. Соблюдение этих условий привело к следующей схеме: три первых особи F_2 формировали первый CV , четвёртая и пятая особь F_2 с двумя первыми F_3 – второй CV , наконец, третья, четвёртая и пятая особи F_3 – третий CV .

Из вышеописанного ясно, что второй подход сходен с анализом взаимодействия «линия-поколение» в предыдущей схеме двухфакторного дисперсионного анализа. Однако, в отличие от последнего, в ней учитывается не только изменчивость между поколениями, связанная с межлинейной вариацией, но и случайная изменчивость между особями, которая также может быть специфична для отдельных линий. В сочетании с анализом взаимодействия «линия-поколение» вторая схема однофакторного дисперсионного анализа даёт исчерпывающую картину влияния генетических факторов на модификационную изменчивость (ширину «нормы реакции») исследуемых количественных морфологических признаков.

Перейдём к характеристике результатов обработки двухфакторным дисперсионным анализом. Действие фактора «поколение» по счётным признакам недос-

товерно в одной из трёх изученных сезонных выборок (Прил. Б, табл. Б.5). Так, у самок по ЧСЦ и у самцов по ЧВА влияние этого фактора недостоверно летом, у самок по ЧВА и самцов по ЧСЦ – осенью. В остальных случаях влияние «поколения» достоверно. Таким образом, каких-либо чётких тенденций по сезонной динамике влияния фактора «поколение» на счётные признаки не выявлено. В качестве тенденции можно заметить, что весенняя выборка всегда обнаруживает достоверное влияние этого фактора на дисперсию признаков ЧСЦ и ЧВА.

По мерным признакам влияние фактора «поколение» достоверно всегда, поэтому имеет смысл проанализировать сезонную динамику доли влияния этого фактора в общей фенотипической изменчивости признаков. Во всех случаях (Прил. Б, табл. Б.6), кроме ДБ у самок имеет место последовательное снижение доли влияния фактора «поколение» от весны к лету и далее – к осени. Следовательно, динамика этого фактора аналогична той, что была выявлена при анализе внутрилинейного *CV*. По ДБ у самок максимальными показателями характеризуется летняя выборка. Минимальные доли влияния фактора «поколение» по мерным признакам всегда обнаруживаются у особей из осенней выборки. Таким образом, общий характер динамики негенетического компонента изменчивости по мерным признакам сходен: его максимальными значениями характеризуется весенняя, либо летняя выборки, а минимальными – осенняя. Отметим также, что доля влияния фактора «поколение» на изменчивость счётных признаков никогда не превышает 5 %, для мерных она более значительна и составляет от 48,80 % до 13,74 %.

Дисперсия по фактору «линия» оценивала в основном генетический компонент изменчивости и в биологическом смысле была эквивалентна межлинейному *CV*. Во всех сезонных выборках показано наличие статистически достоверной межлинейной вариации по всем четырём количественным морфологическим признакам как у самок, так и у самцов. 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. Это означает, что общие

результаты анализа межлинейного *CV* и дисперсии по фактору «линия» в целом совпадают и подтверждают существенное влияние генетических факторов на общую изменчивость признаков.

Поскольку дисперсионный анализ обладает большей глубиной оценки, по сравнению с межлинейным *CV*, с его помощью можно охарактеризовать сезонную динамику этого компонента изменчивости. По счётным признакам сезонная динамика доли влияния фактора «линия» в отличие от фактора «поколение», обнаруживает тенденцию к последовательному снижению от весны к осени. Тем не менее, по ЧСЦ у особей обоего пола сезонная динамика этих двух компонентов показывает прямую связь, а по ЧВА – обратную. В каждом случае сезонная динамика обладает специфичностью. Так, у самок по ЧСЦ от весны к лету происходит снижение, а от лета к осени – повышение доли влияния по факторам «поколение» и «линия». У самцов по ЧСЦ оба показателя последовательно сокращаются в ряду весна-лето-осень. У самок по ЧВА от весны к лету происходит увеличение доли влияния по фактору «поколение» и сокращение – по фактору «линия», от лета к осени происходит синхронное сокращение долей влияния по обоим факторам. У самцов по ЧВА в весенне-летний период доля влияния «поколения» снижается, по фактору «линия» существенных изменений в этот период не отмечено. От лета к осени происходит увеличение доли влияния «поколение» и резкое снижение доли влияния фактора «линия». Таким образом, по ЧВА нами обнаружена обратная взаимосвязь между сезонной динамикой внутри- и межлинейного компонентов изменчивости, для ЧСЦ такая закономерность нехарактерна. Возможно, что причина кроется в большем размахе общей фенотипической изменчивости ЧСЦ, что затрудняет отделение эпигенетического компонента от генетического. Отметим также, что доля влияния по фактору «линия» по ЧСЦ всегда выше, чем по ЧВА, а вот по доле влияния фактора «поколение» такой закономерности не прослеживается (в половине случаев показатель больше по ЧСЦ, в половине – по ЧВА). Это свидетельствует в пользу утверждения о том, что по ЧСЦ лучше работает схема наследования средних, но не их фенотипической пластичности. Отмечая неясную адаптивную ценность ЧСЦ и высокую – ЧВА, можно

связать специфику наследственной детерминации данных признаков с их биологической значимостью.

Гораздо более интересные результаты по сезонной динамике долей влияния по факторам «линия» и «поколение» обнаружена у мерных признаков (Прил. Б, табл. Б.6). Во всех случаях, кроме самцов по ДБ доля влияния по фактору «линия» последовательно возрастает в ряду весна-лето-осень, а по фактору «поколение» убывает в том же направлении. Другими словами, в течение сезона активной жизнедеятельности от весны – к осени роль селекционно-генетических факторов на мерные признаки ослабевает, а роль средовых факторов – наоборот, увеличивается.

Доля влияния фактора «линия» по мерным признакам меньше, чем по счётным, но эти различия не так велики, как при сравнении доли влияния по фактору «поколение» (Прил. Б, табл. Б.5, Б.6). Так, по ЧСЩ доля влияния фактора «линия» варьирует от 13,48 до 25,21 %, по ЧВА – от 7,56 до 15,42 %, при этом по ЧСЩ 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.

Заметим, что в данном случае фактор «линия» оценивает влияние генетических факторов на средние значения признаков, но не на ширину их «нормы реакции». В тоже время противоположный характер сезонной динамики долей влияния факторов «линия» и «поколение» на изменчивость мерных признаков может означать различия в характере действия отбора на средние показатели и модификационную изменчивость признаков. Двухфакторный дисперсионный анализ позволяет более глубоко исследовать особенности влияния генетических факторов на сезонную динамику модификационной изменчивости количественных морфологических признаков. Для этого необходимо обратиться к анализу взаимодействия «линия-поколение» (генотип-среда).

Показано, что достоверное влияние взаимодействия на изменчивость счётных признаков встречается эпизодически. У самок по ЧСЩ – летом и осенью, по ЧВА – только летом. У самцов достоверное влияние взаимодействия факторов

«линия-поколение» («генотип-среда») обнаружено только весной по ЧСЩ. Во всех остальных случаях достоверное взаимодействие у самцов отсутствует. Таким образом, этот показатель по ЧСЩ выше, чем по ЧВА, а у самок выше, чем у самцов.

По ДК и ДБ достоверное влияние взаимодействия обнаруживается всегда (Прил. Б, табл. Б.6). Другими словами, в различные сезоны года установлено генетическое разнообразие особей по характеру изменения у них ДК и ДБ. 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 до 14,28 % по ДК и от 6,16 до 24,54 % 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».

Доля влияния случайной изменчивости также не обнаруживает чётких закономерностей. Однако, по самкам этот показатель, как правило, минимален летом, что, по-видимому, можно связать с очень высокой численностью популяции в этот сезон. У самцов по признакам ЧСЩ, ЧВА и ДК доля влияния случайной составляющей дисперсии последовательно увеличивается от весны к лету. Возможно, что это факт косвенно свидетельствует об увеличении влияния внешних, экологических факторов. Этот показатель максимален по ЧВА, несколько меньше по СЩ, по мерным признакам доля влияния случайной дисперсии почти в 2 раза ниже, чем у счётных, между ДК и ДБ не различаясь.

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», а также взаимодействия факторов «линия-поколение» говорит о наличии генетической гетерогенности в исследуемой природной популяции дрозофилы по количественным морфологическим признакам.

В то же время, использование этой схемы не дало исчерпывающей характеристики сезонной динамики влияния экологических и генетических факторов на изменчивость количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы. Так, неясны закономерности сезонной динамики долей влияния факторов «линия» и «поколение» по счётным признакам, взаимодействия «линия-поколение» по мерным. Кроме того, по счётным признакам достоверность взаимодействия «линия-поколение» обнаруживается лишь эпизодически, что усложняет задачу сравнительно анализа влияния экологических и генетических факторов на счётные и мерные количественные морфологические признаки. Для прояснения этих вопросов рассмотрим результаты использования однофакторной схемы дисперсионного анализа.

В результате применения первого подхода обнаружено (Прил. Б, табл. Б.7), что во всех случаях влияние фактора «линия» статистически достоверно. Это значит, что влияние генетических факторов по всему комплексу исследованных количественных морфологических признаков весьма существенно. Сезонную динамику этого компонента изменчивости можно проследить, сравнивая доли влияния рассматриваемого фактора в общей структуре изменчивости. По счётным признакам в большинстве случаев (кроме самок по ЧСЩ) наблюдается последовательное снижение доли влияния фактора «линия» от весны к осени. У самок по ЧСЩ для летней выборки характерны минимальные значения показателя, т.е. его изменение противоположно сезонной динамике общей фенотипической изменчивости по данному признаку. По мерным признакам в большинстве случаев (коме самцов по ДБ) наблюдается обратная динамика этого показателя при смене сезонов года, т.е. от весны к лету и далее – к осени происходит последовательное возрастание доли влияния фактора «линия». По ДБ у самцов летняя выборка обладает максимальными показателями доли влияния фактора «линия». Таким образом, сезонная динамика долей влияния по фактору «линия» у счётных и мерных признаков (см. главу 2) в соответствии с первым подходом имеет противоположный характер. Это, вероятно, может свидетельствовать о различной специфике влияния генетических факторов на счётные и мерные признаки.

В частности, возможно, что генетическая детерминация счётных признаков более жёсткая и в меньшей степени зависит от влияния внешних (экологических) факторов. Генетический же контроль мерных признаков, в значительной степени может зависеть от влияния экологических факторов, и в связи с этим, большим влиянием генетических факторов на модификационную изменчивость.

Для проверки этих предположений перейдём к результатам применения второго подхода. Было установлено, что во всех сезонных выборках и у самцов, и у самок по всем изученным признакам межлинейная дисперсия по внутрилинейной изменчивости статистически достоверно отличается от случайной (Прил. Б, табл. Б.8). Отсюда следует, что отловленные особи, от которых были заложены линии, в природной популяции дрозофилы следовательно, и в целом популяция «Иноземцево» характеризуется генетической гетерогенностью по изменчивости изученных признаков в течении всего периода активной жизни, т.е. от весны до осени.

Доли влияния фактора «линия» по счётным признакам у самцов и ДК у самок чаще всего последовательно возрастали от весны к лету и далее к осени. У самок по счётным признакам сезонная динамика аналогична динамике общей фенотипической изменчивости (первый сценарий). По ДБ динамика показателя имеет криволинейный характер, убывая от весны к лету и возрастая от лета к осени. Осенняя выборка чаще всего характеризуется максимальной долей влияния фактора на внутрилинейную изменчивость.

Известный интерес представляет сравнительный анализ сезонной динамики доли влияния по фактору «линия» с применением первого и второго подходов. По счётным признакам динамика показателя первого и второго подходов прямо противоположна друг другу, а по ДК – совпадает. Это означает, что селекционная динамика средних и изменчивости по счётным признакам обладает противоположной направленностью и являет собой результат влияния по существу, разных селекционных векторов. По мерным признакам отбор по средним и отбор на стабилизацию ширины «нормы реакции» совпадает и, по-видимому, представляет собой один и тот же процесс.

Следовательно, анализ внутрилинейного *CV* и фактора «поколение» двухфакторной схемы дисперсионного анализа показывает один и тот же результат сезонной динамики модификационного компонента изменчивости – последовательно снижение от весны к лету и далее к осени. Следует подчеркнуть более существенное влияние указанного компонента изменчивости у мерных признаков по сравнению со счётными. Таким образом, оценка эпигенетического компонента изменчивости и его сезонная динамика в настоящем исследовании было проведено достаточно точно и адекватно поставленным задачам.

В отношении сезонной динамики влияния генетических факторов ситуация гораздо сложнее и противоречивее. Так анализ межлинейного *CV*, фактора «линия» в двухфакторном дисперсионном анализе по счётным, а также взаимодействия «генотип-среда» по всем признакам в той же схеме дисперсионного анализа не обнаружил каких-либо закономерностей. С другой стороны, сезонная динамика фактора «линия» в двухфакторной схеме дисперсионного анализа по мерным признакам, а также по ЧВА противоположна сезонному изменению фактора «поколение». Сезонная динамика доли влияния фактора «линия» в однофакторной схеме дисперсионного анализа (первый подход) у счётных признаков характеризуется последовательным сокращением в ряду весна-лето-осень, по мерным выявлена противоположная тенденция, т.е. доля влияния фактора возрастает от весны к лету и далее к осени.

Для преодоления этих противоречий была предложена альтернативная концепция (Шмальгаузен, 1968; Шварц, 1980; Глотов, 1983; Животовский, 1987), согласно которой генетические факторы контролируют не средние размеры признаков, а ширину их ненаследственной изменчивости, или ширину нормы реакции генотипа. В настоящее время эта концепция получила широкое признание как феномен наследования фенотипической пластичности признаков. В целях упрощения терминологии будем называть эту концепцию генетической детерминацией фенотипической пластичности (модификационной изменчивости) количественных признаков.

Используя теоретические положения этих двух концепций, можно интерпретировать противоречивые результаты, полученные нами при оценке сезонной динамики влияния генетических факторов на изменчивость количественных морфологических признаков как наличие двух форм отбора: отбор по средним и отбор по фенотипической пластичности (изменчивости).

Сокращение влияния генетических факторов по счётным признакам, зафиксированное при использовании однофакторной схемы дисперсионного анализа первого подхода свидетельствует о значительном влиянии отбора по средним значениям, который к концу периода активной жизнедеятельности приводит к значительному сокращению генетической гетерогенности. В том же направлении сокращается и доля влияния модификационной изменчивости. Это, вероятно, может означать, что по счётным признакам сезонный отбор, как по средним показателям, так и по изменчивости осуществляется в одном и том же направлении. В этом случае можно допустить, что отбор на фенотипическую пластичность этих признаков оказывается эффективным и в отношении регуляции средних размеров.

По мерным признакам налицо возрастание влияния вклада генетического компонента от весны к лету и далее к осени и уменьшение доли влияния внутрилинейного (модификационного) компонента вариации. Это, очевидно, свидетельствует в пользу утверждения о противоположной направленности отбора по средним значениям и отбора по фенотипической пластичности у мерных признаков. Следовательно, отбор на средние размеры признаков от весны к лету (уменьшение размеров тела), приводил к возрастанию фенотипической изменчивости и «включал» отбор на ограничение фенотипической пластичности.

Таким образом, общепопуляционный подход позволяет сделать ряд важных предположений, описывающих общие особенности влияния экологических и генетических факторов на сезонную динамику изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции. Между тем для проверки этих предположений необходима качественная характеристика внутривнутрипопуляционных 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.

3.2. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по количественным морфологическим признакам

3.2.1. Методология оценки фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам *D. melanogaster*, использованная в настоящей работе

Следующим этапом изучения сезонной динамики изменчивости является детальный анализ фенотипической структуры исследуемой природной популяции, позволяющий дать развёрнутую и достаточно исчерпывающую характеристику как собственно динамических свойств популяционной системы по количественным морфологическим признакам, так и факторам, оказывающих на неё прямое или косвенное влияние.

При исследовании сезонной динамики фенотипической структуры по количественным признакам каждая сезонная выборка группируется отдельно от других, т.е. с использованием специфических для каждой выборки классовых интервалов (Рокицкий, 1973; Тараканов, 1982). В этом случае анализ сезонной динамики можно провести через сравнение средних арифметических значений фенотипических классов, выделенных в разные сезоны, что, на наш взгляд, не очень иллюстративно. Поэтому 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 отбора на неё.

Фенотипическая структура популяции по количественным признакам отражает структурную композицию популяции по общей изменчивости без учёта

влияния отдельных факторов. Для реализации этого направления мы использовали статистическую группировку данных (Рокицкий, 1973; Гречаный и др., 1998) по индивидуальным значениям признака на особь (первый подход).

Оценка влияния генетических факторов на фенотипическую композицию популяции по количественным признакам и потенциала воздействия на неё естественного отбора представляет собой непростую в методологическом отношении задачу (Гречаный и др., 1996, 1998). Для её решения использовали ряд подходов и методов. Вначале (второй подход), как и в предыдущем случае, использовали статистическую группировку данных по средним арифметическим линий, рассчитанных по двум поколениям. В этом случае при оценке фенотипической структуры акцент делается на учёте межлинейных отличий, в основе которых может лежать генетическая вариация между особями, отловленными в природной популяции. Вместе с тем, учитывая большую, в значительной степени определяемую вмешательством внешней среды модификационную изменчивость количественных признаков, мы не можем утверждать, что вся межлинейная вариация – генетического происхождения. Отсюда требование – более точного установления генетически отличных групп фенотипической структуры по исследованным количественным морфологическим признакам и оценка пространственно-временной динамики их соотношения в популяции. Для решения этой задачи был использован метод редукции выборки, который основан на применении дисперсионного анализа. В нашем случае были привлечены два варианта однофакторной схемы дисперсионного анализа, описанные в разделе 3.1. Эти схемы дисперсионного анализа оценивали межлинейную вариацию и структуру популяции по средним значениям и CV линий.

Суть метода редукции выборки (МРВ) сводится к следующему. Исходно, на основе суммации данных двух опытов, получали средние арифметические (третий подход) или CV (четвёртый подход) линий по ЧСЩ, ЧВА, ДК и ДБ. Из ранжированной по этим показателям выборки удалялись линии, вносящие максимальный вклад в дисперсию по фактору «линия» до тех пор, пока дисперсионный анализ не покажет, что величина этого фактора в редуцированной группе стала незначимой,

т.е. в ней остались генетически тождественные особи по данному показателю и признаку. Далее дисперсионному анализу подвергали исключённые линии, но в этом случае группы линий, включающие особей с низкими и/или высокими значениями, обрабатывали отдельно друг от друга. Отсутствие в них влияния фактора «линия» даёт основание сделать вывод о том, что в выборке имеется не более трёх генетически различных групп особей. Его наличие требует вернуться к операции редукции групп. В некоторых случаях (например, при группировке по линейным CV мерных признаков) процедура редукции затрагивала линии либо с высокими, либо с низкими значениями показателя, в итоге структура включала только две группы особей. В остальных случаях из массива данных исключались как линии с высокими, так и с низкими значениями.

В силу тестирования каждой линии в двух последовательных поколениях такая статистическая обработка данных по выборкам позволяет более точно выделить генетически различающиеся группы линий (особей). С некоторыми деталями метода можно ознакомиться в других наших работах (Гречаный и др., 1989; 1996; 1997; 1998).

Наконец, пятый подход к оценке фенотипической структуры состоял в выделении групп линий, различающихся характером корреляции и степенью её статистической достоверности. Как известно, корреляция так же как дисперсия и CV является показателем изменчивости признаков (Рокицкий, 1973). Только при оценке корреляции мы изучаем степень сходства вариации признаков. Поэтому для сравнения особенностей влияния генетических факторов на средние и изменчивость представляет интерес оценка корреляции между изученными признаками по обоим показателям, вычисленными полинейно за оба поколения.

Для выбора пар признаков, по которым планировалось оценить фенотипическую структуру корреляций, мы исходили из необходимости сравнения корреляции в резко различных по уровню связи парах признаков. На основании наших исследований (Гречаный и др., 1998; 2004) а также данных В.В. Тараканова (1982), установлено, что среди изученных нами морфологических показателей дрозофилы наиболее резкие различия в уровне корреляции наблюдается в двух

парах счётных (ЧСЦ×ЧВА – корреляция недостоверная) и мерных (ДК×ДБ – корреляция высоко достоверная) признаков. Поэтому анализу подвергали именно эти пары.

Сравнение значений в указанных парах признаков проводили с помощью показателей r_1 и r_2 . Первый показатель оценивал корреляцию между средними или CV , вычисленными на линию, второй – между вариантами признака внутри линии. Таким образом, r_1 давал картину общепопуляционных связей, r_2 позволял оценить структуру популяции по ним.

При группировке линий в рамках пятого подхода, вначале выделяли группу линий с недостоверной корреляцией, затем группы линий с достоверной положительной и отрицательной корреляцией.

3.2.2. Результаты оценки сезонной динамики фенотипической структуры с использованием пяти различных подходов

Первый подход. По счётным признакам были выделены следующие фенотипические классы особей – с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс) и высокими (В-класс) значениями признака (Прил. Б, табл. Б.9). В Н-класс попали особи со значениями ЧСЦ от минимальных до 17 (в среднем 16,5–16,7 – у самок и 15,4–15,7 – у самцов) и ЧВА от минимальных до 19 (в среднем 18,5–18,6 – у самок и 18,6–18,7 – у самцов). В П-классе оказались особи с 18–20 ЧСЦ (в среднем 18,9–19,2 – у самок и 18,0–18,2 – у самцов) и 20 ЧВА. В-класс представляли особи от 21 до максимального числа ЧСЦ и ЧВА (в среднем по ЧСЦ: 22,1–22,3 – у самок и 21,2–21,3 – у самцов; по ЧВА: 21,1–21,2 – у самок, 21,2 – у самцов). Таким образом, 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.

Оказалось (рис. 3.8), что ЧСЦ у дрозофил обоего пола в течение весны и лета модальным был П-класс, следовательно, сезонные изменения фенотипической структуры по ЧСЦ в этот отрезок времени определялись изменением соот-

ношения особей в Н и В-классах (Прил. Б, табл. Б.9, рис. 3.8). Весной особей было значительно больше в В-классе, но меньше в Н-классе, летом количество особей, попадавших в эти два класса с крайними значениями, распределялось приблизительно одинаково. Осенью статус модального приобретает В-класс, при этом П-класс является субдоминантным, причём у самок между ними различия даже отсутствовали. Количество особей Н-класса осенью было минимальным среди трёх исследованных сезонных выборок.

По ЧВА сезонная динамика фенотипической структуры, оценённая с использованием классической группировки несколько отличалась от таковой по ЧСЦ. Так П-класс в этом случае также имеет статус модального, но весной и осенью. Летом по ЧВА модальным является Н-класс. Следует заметить, что количественное наполнение Н- и П-классов по этому признаку примерно сопоставимо, количество особей в В-классе значительно меньше.

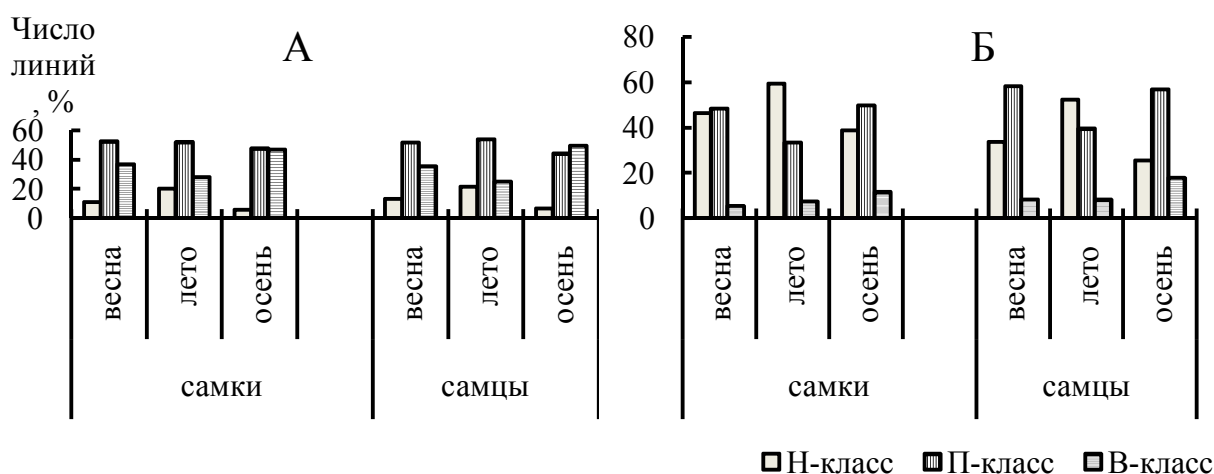


Рис. 3.8. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (первый подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

Последнее, возможно, свидетельствует о большей физиологической консервативности ЧВА по сравнению с ЧСЦ.

Таким образом, на основании анализа фенотипической структуры с использованием первого подхода по числу ЧСЦ для весны и лета характерен один и тот же тип структуры с модальным П-классом. По ЧВА этот тип характерен для вес-

ны и осени. Иной тип фенотипической структуры с модальным статусом класса с экстремальным значением (В-класс по ЧСЦ и Н-класс по ЧВА) признака встречается осенью по ЧСЦ и летом по ЧВА.

Исходя из вариантов чередования двух выделенных типов структуры по сезонам, можно предложить два сценария сезонной динамики фенотипической структуры по классической группировке данных. По ЧСЦ в весенне-летний период отсутствуют заметные изменения, но они имеют место осенью. По ЧВА такая серьёзная перегруппировка происходит, как минимум, дважды в течение активного периода жизнедеятельности: в весенне-летний и летне-осенний периоды. Это, в свою очередь, определяется структурными различиями популяции летом. Нетрудно заметить связь этих двух выделенных сценариев сезонной динамики с двумя, описанными в разделе 3.1. вариантами сезонного изменения фенотипической изменчивости.

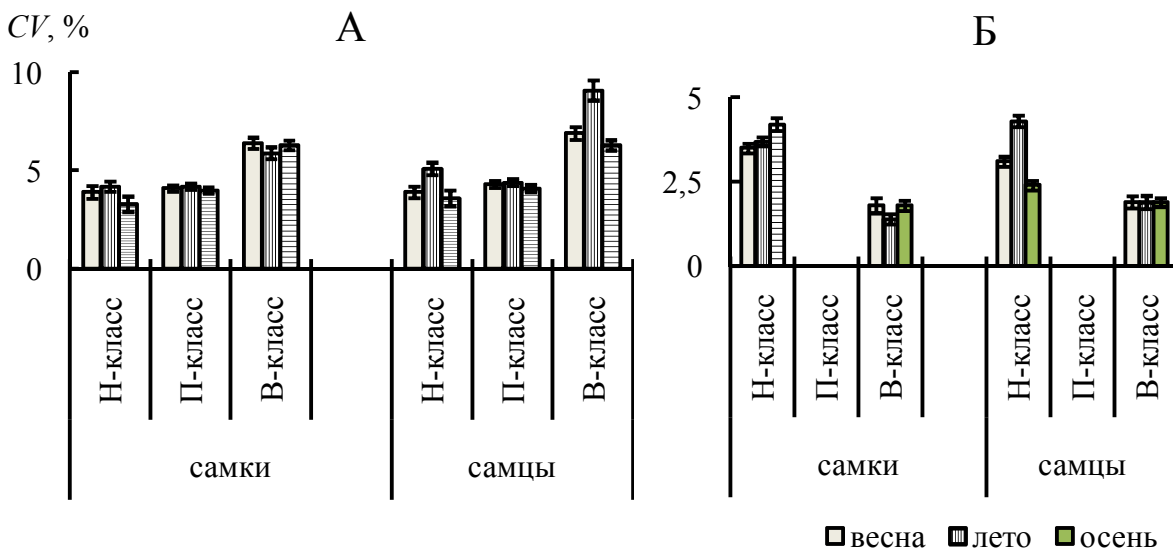


Рис. 3.9. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (первый подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

Подчеркнём, что обнаруженная сезонная динамика фенотипической структуры по счётным признакам статистически достоверна, а её характер лишен половой специфики. Так, значения χ^2 при оценке сезонной динамики по ЧСЦ и ЧВА у

самок составили 13,57 ($P < 0,01$) и 10,64 ($P < 0,05$), а у самцов – 17,21 и 19,75 (в обоих случаях – $P < 0,001$) соответственно ($df = 4$). Сравнение структуры между полами дали следующие результаты: по ЧСЩ 0,23; 0,28 и 0,27; по ЧВА 3,58; 0,99 и 4,58 – весной, летом и осенью соответственно (во всех случаях $df = 4$, $P > 0,05$). Оценка общей фенотипической изменчивости по каждому фенотипическому классу показала, что достоверные различия по этому показателю между сезонами в пределах одного фенотипического класса встречаются нечасто (рис 3.9). Так, у самцов по ЧСЩ в Н- и В-классах и по ЧВА в Н-классе, а у самок по ЧСЩ в Н-классе летняя выборка характеризуется более высокими значениями общего CV . У самок по ЧСЩ и ЧВА в В-классе летняя выборка, напротив, имеет минимальные показатели изменчивости. Кроме этого, обнаружено, что по ЧСЩ фенотипическая изменчивость положительно коррелирована со средними. Так в Н-классе по этому признаку изменчивость минимальна в В-классе – максимальная, а в П-классе – промежуточна. По признаку ЧВА между средними арифметическими и CV наблюдается обратная связь: в классе высокими значениями среднего изменчивость низкая, а в Н-классе – высокая. В П-классе изменчивость отсутствует, но это связано с особенностями группировки.

При оценке фенотипической структуры первым подходом группировки индивидуальных значений признаков, по ДК выделено пять фенотипических классов, по ДБ – три. Фенотипическая структура по ДК включала классы особей с очень низкими (ОН-класс), низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс), высокими (В-класс) и очень высокими (ОВ-класс) значениями ДК (Прил. Б, табл. Б.10). В ОН-класс попали особи со значениями ДК от минимальных до 1,64 – у самок (в среднем – 1,61–1,62) и до 1,55 – у самцов (в среднем – 1,49–1,53); в Н-класс у самок границы классов составили 1,65–1,78 – у самок (в среднем – 1,74–1,77), 1,56–1,62 – у самцов (в среднем – 1,59–1,61); в П, В ОВ-классах эти показатели составили соответственно, у самок: 1,79–1,92 (1,85–1,89), 1,93–2,06 (1,98–2,00), 2,07– максимальное (2,11); у самцов: 1,63–1,69 (1,65–1,66), 1,70–1,76 (1,72–1,73), 1,77 – максимальное (1,79–1,81).

Фенотипическая структура по ДБ включала классы особей с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс) и высокими (В-класс) значениями (Прил. Б, табл. Б.11), для которых классовые интервалы и средние классов составили, у самок: минимальное – 1,22 (1,18–1,19), 1,23–1,32 (1,28–1,30), 1,33 – максимальное (1,35–1,37), у самцов: минимальное – 1,16 (1,13–1,14), 1,17–1,26 (1,21–1,23), 1,27 – максимальное (1,28–1,30). Следовательно, в отличие от счётных признаков, по мерным границы классов имеют четкую половую специфику.

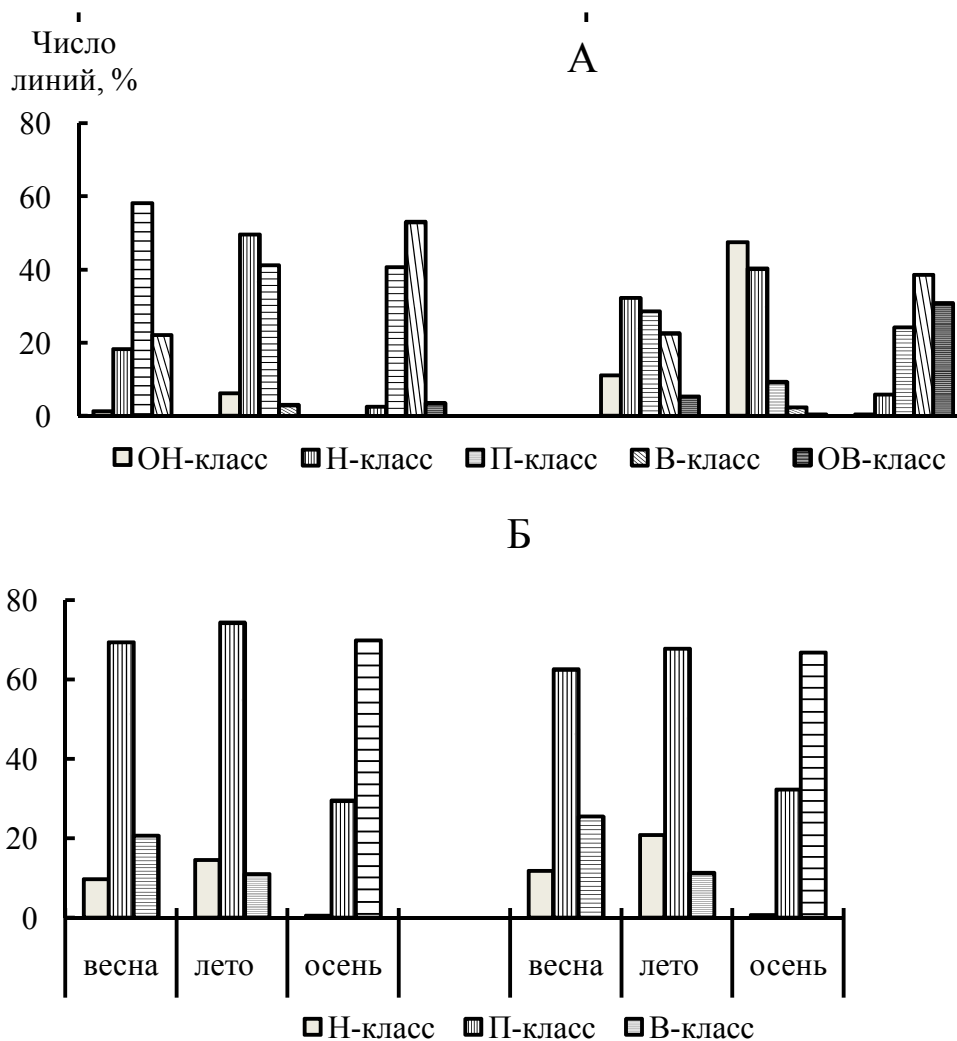


Рис. 3.10. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам (первый подход). А – ДК, Б – ДБ.

Сезонная динамика фенотипической структуры по ДК имеет следующий характер (рис. 3.10). По самкам не все фенотипические классы представлены в отдельных сезонных выборках.

Так, в осенней выборке отсутствует ОН-класс, а в весенней и летней – ОВ-класс. По самцам все пять выделенных методом классической группировки фенотипических классов особей представлены в каждом сезоне, но осенью ОН-класс, а летом ОВ-класс представлены единичными экземплярами – две и три особи соответственно. В целом, ОН и Н-классы по ДК немногочисленны осенью, а ОВ и В-классы – летом. У самок невысокое количество особей в ОН-классе отмечено весной, а по ОВ – осенью, что, впрочем, не меняет общей картины. Каждая сезонная выборка имеет свою специфическую моду, так, весной это П (самки) или Н (самцы) классы, летом – Н (самки) и ОН (самцы), а осенью – В-класс как по самкам, так и по самцам.

Сезонное изменение фенотипической структуры по ДБ следующее (Прил. Б, табл. Б.11; рис. 3.10, Б). Весной и летом модальным является П-класс, а осенью – В-класс. Количество особей в Н-классе относительно невелико, а осенью он представлен единичными экземплярами (всего три особи). Летом количество особей в Н и В-классах примерно одинаково.

Представленные результаты показывают, что общая картина сезонной перестройки фенотипической структуры по ДК и ДБ сходна: летом она направлена на увеличение количества особей с мелкими размерами крыла и бедра, а осенью – с крупными. Все эти закономерности статистически достоверны, поскольку сравнение фенотипической структуры в разные сезоны по критерию χ^2 по мерным признакам дала следующие результаты. По ДК χ^2 был равен 92,23 и 80,14 ($df = 8$, $P < 0,001$), а по ДБ – 117,52 и 170,94 ($df=4$, $P < 0,001$) у самок и самцов, соответственно. Сезонная динамика фенотипической структуры по ДБ половой специфики не обнаруживает, так как сравнение самок и самцов показало, что χ^2 равен 0,59; 0,49 и 0,89 ($df = 2$, $P > 0,05$) – весной, летом и осенью, соответственно. В этом смысле сезонная динамика этого показателя сходна с таковой по счётным признакам. По ДК из-за большего количества классов и их неполного присутствия в различные сезоны года фенотипическая структура у самок и самцов различна в течение всего исследованного отрезка времени. Значение χ^2 в этом случае составило 113,64; 126,78 и 114,89 ($df = 4$, $P < 0,001$) – весной, летом и осенью, соответственно.

Сопоставление сезонных перестроек фенотипической структуры мерных и счётных признаков даёт основание полагать, что этот показатель по ДК очень сходен с таковым по ЧВА, а по ДБ – с ЧСЩ. Сезонная трансформация структуры популяции по ЧВА и ДК выглядит более интенсивной, чем по ЧСЩ и ДБ.

Сравнительный анализ значений общего *CV* и среднего арифметического по фенотипическим классам у мерных признаков показывает, что характер взаимоотношений этих параметров по сезонам весьма сложен (рис. 3.11, 3.12). В целом более стабильные и чаще всего достаточно низкие значения изменчивости характерны для П-классов, по ДК также и по Н- и В-классам. В крайних классах (ОН и ОВ по ДК и Н и В по ДБ) изменчивость может быть как очень высокой, так и очень низкой. При сопоставлении средней длины крыла и бедра с изменчивостью данных признаков по сезонам оказывается, что весной и летом обнаруживается тенденция к обратной связи между ними, т.е. чем выше среднее, тем ниже *CV*, и наоборот. Для осенней же выборки более характерна другая тенденция – прямая связь между изменчивостью и средними арифметическими.

Второй подход. По счётным признакам было выделено три фенотипических класса особей (Прил. Б, табл. Б.12) – с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс) и высокими (В-класс) значениями признака. При этом классовый интервал для ЧСЩ составил 2,7, а для ЧВА – 0,9. В Н-класс попали особи со значениями ЧСЩ от 15,7 до 18,3 (в среднем 17,9–18,0 – у самок и 17,4–18,1 – у самцов) и ЧВА от 17,9 до 18,7 (в среднем 18,5–18,6 – у самок и 18,6–18,7 – у самцов). В П-классе оказались особи с 18,4–21,0 ЧСЩ (в среднем 19,6–20,0 – у самок и 19,3–19,6 – у самцов) и с ЧВА 18,8–19,6 (в среднем 19,2–19,3 – у самок и 19,2–19,4 – у самцов). В-класс представляли особи от 21,1 до 23,7 СЩ и от 19,7 до 20,5 ЧВА (в среднем по ЧСЩ: 22,3–22,9 – у самок и 21,7–23,7 – у самцов; по ЧВА: 19,9 – у самок, 19,9–20,1 – у самцов). Таким образом, как классовый интервал, так и границы классов по счётным признакам у самцов и самок совпали. Следовательно, несмотря на половую дифференциацию особей по средним этих признаков, для особенностей фенотипического уровня структурной организации такие различия по ЧСЩ и ЧВА нехарактерны.

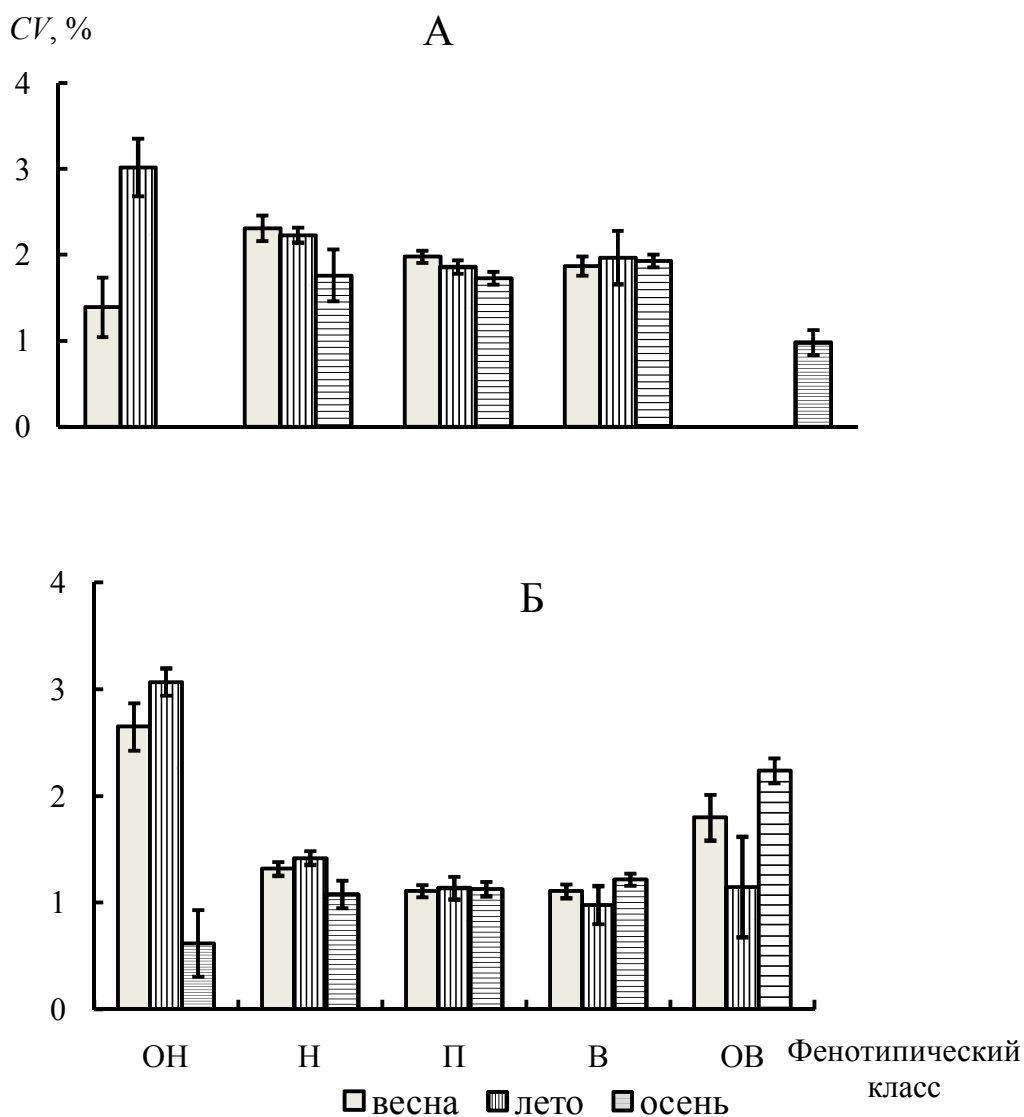


Рис. 3.11. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по ДК (первый подход). А – самки, Б – самцы.

В выборке самок, независимо от сезона года, наибольшее число линий характеризуется средним значением признака (П-класс, рис. 3.13). Сезонная динамика среднего показателя ЧСЩ обусловлена колебанием количества особей в В- и Н-классах (100 и 40 весной, 30 и 130 – летом, 200 и 20 – осенью, соответственно). У самцов, по сравнению с самками, значительно больше особей наблюдается в Н-классе.

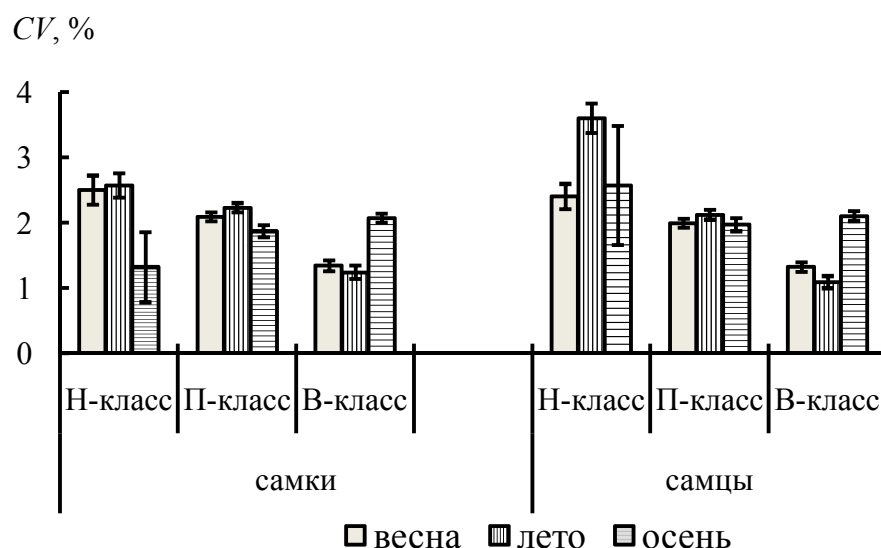


Рис. 3.12. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по ДБ (первый подход).

В этом случае сезонное изменение среднего ЧСЦ связано с колебанием количества особей в Н- и П-классах (420 и 200 – весной, 240 и 360 – летом, 470 и 80 – осенью). Характер сезонного изменения фенотипического состава популяции по ЧВА у самцов и самок качественно не различается и сводится к следующему. При смене сезонов от весны к лету в популяции происходит уменьшение числа линий в В-классе и увеличение – в П- и Н-классах, а от лета к осени – имеет место противоположное изменение количественном соотношении этих фенотипических групп.

Таким образом, фенотипическая структура популяции дрозофилы по ЧСЦ и ЧВА характеризуется сезонной перестройкой. Сезонная динамика соотношения особей в разных классах приводит к уменьшению общепопуляционных средних ЧСЦ и ЧВА летом, увеличению – осенью и поддержания промежуточных значений весной. Необходимо подчеркнуть, что обнаруженная сезонная динамика фенотипической структуры по счётным признакам всегда статистически достоверна. Сравнение распределений показало, что χ^2 по ЧСЦ составил 37,91 и 47,21, а по ЧВА 31,05 и 48,61 ($df=4$, $P < 0,001$) у самок и самцов, соответственно.

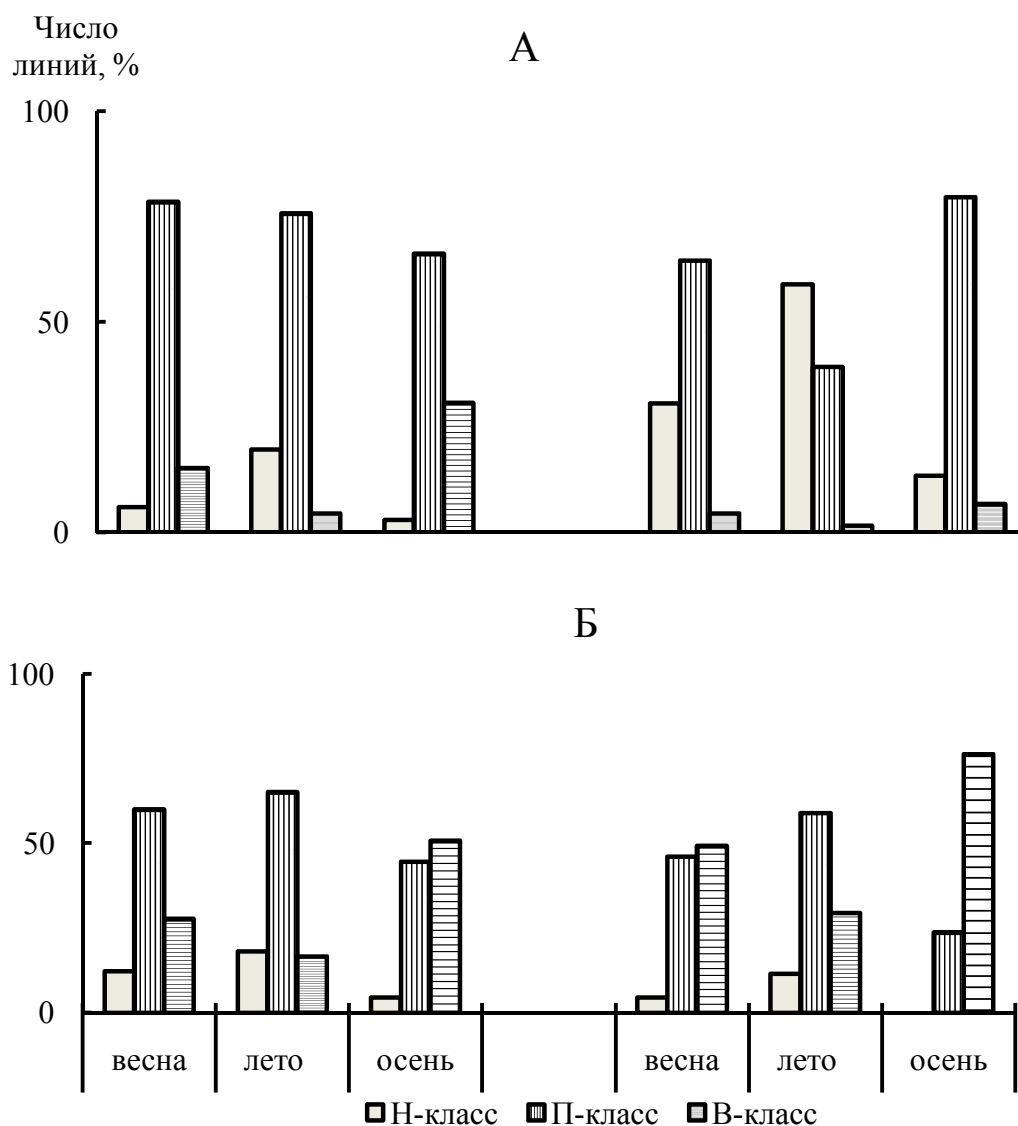


Рис. 3.13. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (второй подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

Использование критерия «хи-квадрат» для парного сравнения фенотипической структуры между сезонными выборками по ЧСЦ и ЧВА свидетельствует о достоверности различий, с максимальным их проявлением между летом и осенью. Так, при парном сравнении выборок – весна-осень, весна-лето и лето-осень – значения критерия χ^2 по ЧСЦ оказались равно 18,32; 21,33 и 36,17 – у самок; 20,19; 27,62 и 46,61 – у самцов ($df = 2$, $P < 0,001$). По ЧВА эти показатели составили: 19,03; 12,77 и 30,30 – у самок ($df = 2$, $P < 0,01$, $P < 0,001$); 26,15; 22,92 и 48,16 – у самцов ($df = 2$, $P < 0,001$). Такие значения χ^2 свидетельствуют в пользу утвержде-

ния о том, что сезонная динамика фенотипической структуры по второму подходу по ЧСЩ происходит по первому сценарию, а ЧВА – по второму.

Что касается фенотипического состава особей разного пола, то он таков, что приводит к уменьшению у самцов ЧСЩ и увеличению ЧВА по сравнению с самками независимо от сезона года (Прил. Б, табл. Б.12). В отличие от первого подхода здесь применение критерия хи-квадрат почти во всех случаях, кроме ЧВА летом, обнаружило статистически значимые различия фенотипической структуры у самок и самцов. Так, значения χ^2 ($df = 2$) весной, летом и осенью по ЧСЩ были равны 23,55; 32,53 и 23,18 ($P < 0,001$), а по ЧВА 11,33 ($P < 0,01$), 5,39 ($P > 0,05$) и 16,12 ($P < 0,001$).

Анализ общей фенотипической изменчивости (CV), вычисленный по каждому классу и сезону по ЧСЩ показал более существенные различия в пределах одного и того же класса между сезонами, чем это было при использовании первого подхода (рис. 3.14). В тех случаях, когда статистически достоверные различия имели место, изменчивость летней выборки была максимальная. Исключение составил ЧВА у самок, где статистически значимые различия обнаружены только один раз: изменчивость П-класса весной достоверно ниже, чем осенью. У самцов по этому признаку достоверность встречается дважды и в обоих случаях более высокой изменчивостью характеризуется летняя выборка. Характер связи между средними арифметическими классов и их изменчивости в целом аналогичен тому, что наблюдался при анализе фенотипической структуры с применением первого подхода, т.е. по ЧСЩ связь прямая, а по ЧВА – обратная.

Мерные признаки. Для обоих признаков (ДК и ДБ) был выбран классовый интервал, равный 0,7 мм. В результате такой группировки по признаку ДК было выделено, с учётом результатов по всем выборкам, пять классов, а по ДБ – три класса (Прил. Б, табл. Б.13; Б.14, рис 3.15).

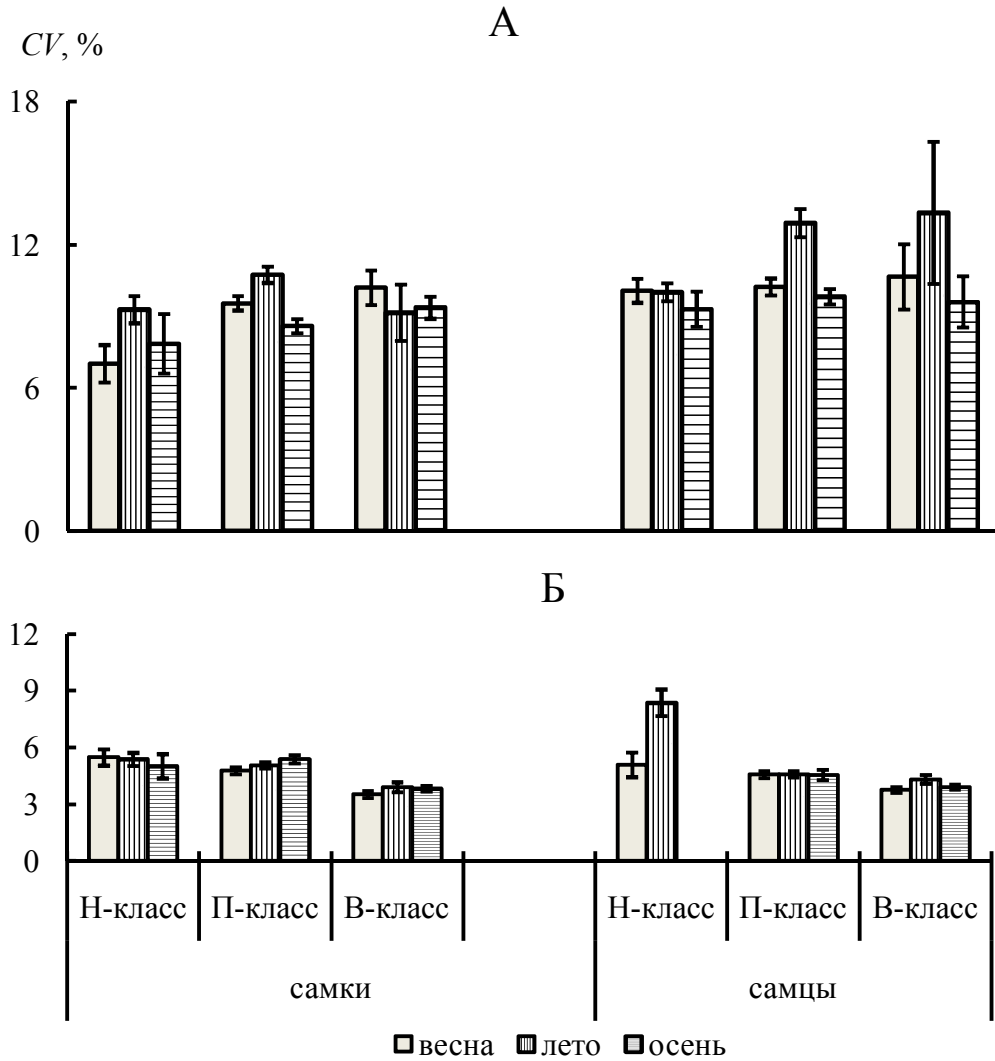


Рис. 3.14. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (второй подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

Фенотипическая структура по ДК включала классы особей с очень низкими (ОН-класс), низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс), высокими (В-класс) и очень высокими (ОВ-класс) значениями ДК (Прил. А, табл. А.13). В ОН-класс попали особи со значениями ДК от 1,70 до 1,76 – у самок (в среднем – 1,74) и от 1,49 до 1,55 – у самцов (в среднем – 1,53–1,54); в Н-классе у самок границы классов составили 1,77–1,83 (в среднем – 1,80–1,81), у самцов 1,56–1,62 (в среднем – 1,58–1,62); в П, В и ОВ-классах эти показатели составили соответственно, у самок: 1,84–1,90 (1,86–1,89), 1,91–1,97 (1,93–1,94), 1,98–2,04 (2,00); у самцов: 1,63–1,69 (1,64–1,68), 1,70–1,76 (1,72), 1,77–1,83 (1,79).

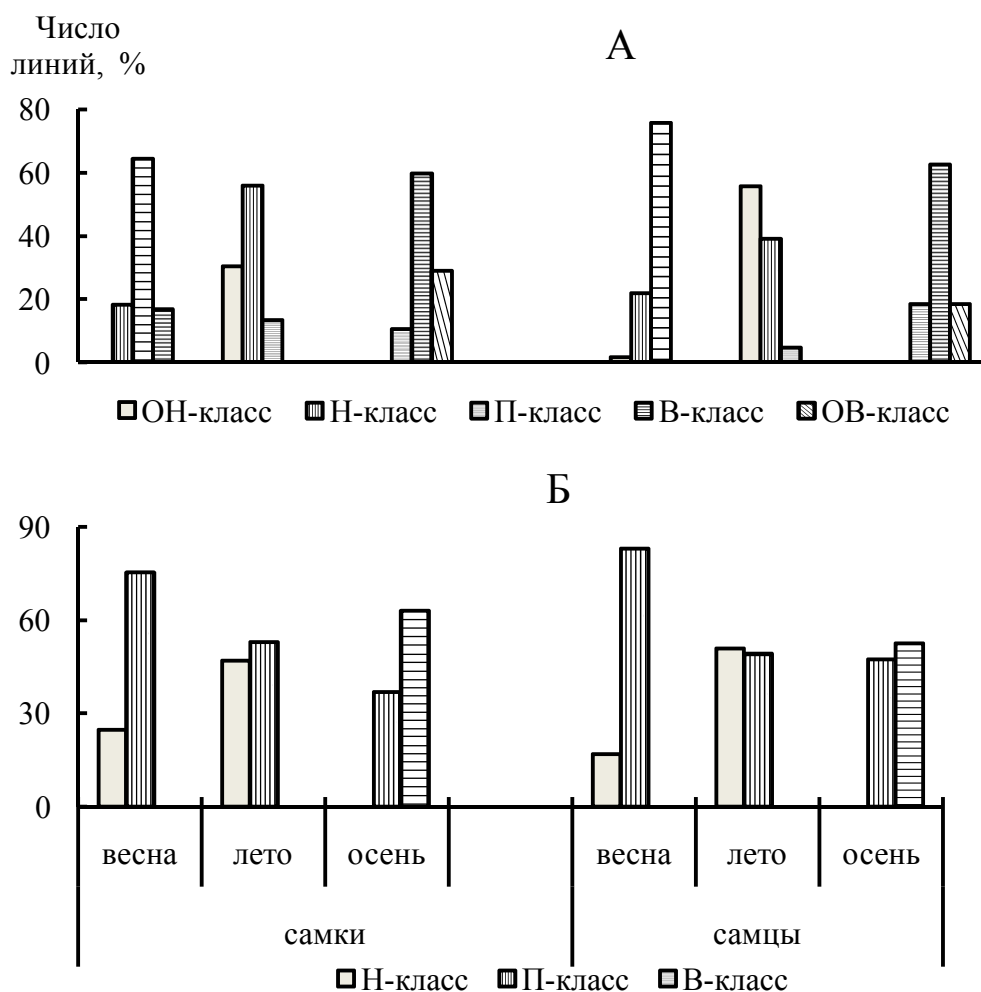


Рис. 3.15. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам (второй подход). А – ДК, Б – ДБ.

Фенотипическая структура по ДБ включала классы особей с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс) и высокими (В-класс) значениями (Прил. А, табл. А.14), для которых классовые интервалы и средние классов составили, у самок: 1,21–1,27 (1,26), 1,28–1,34 (1,29–1,33), 1,35–1,41 (1,36), у самцов: 1,14–1,20 (1,18–1,19), 1,21–1,27 (1,22–1,26), 1,28–1,34 (1,29). Следовательно, в отличие от счётных признаков, фенотипический уровень структурно-функциональной организации популяции дрозофилы по мерным границы имеют четкую половую специфику.

С помощью критерия «хи-квадрат» показано наличие достоверной сезонной динамики фенотипического состава популяции дрозофилы по ДК и ДБ. Так, кри-

терий χ^2 по ДК составил 185,96 и 177,87 ($df = 8$, $P < 0,001$), а по ДБ 321,29 и 303,82 ($df = 4$, $P < 0,001$) у самок и самцов соответственно. Летом в изученной популяции дрозодилы доминируют особи с наименьшей, а осенью – с наибольшей ДК и ДБ (рис. 3.15). Весной преобладают особи с промежуточными значениями этих признаков. Более того, сравнение вариационных рядов показывает отсутствие классов со стабильной численностью вариантов в течение трёх изученных сезонов года. В частности, каждая сезонная выборка имеет свою специфическую моду. Это обстоятельство свидетельствует об интенсивной и существенной перегруппировке вариантов во всех классах по мере последовательной смены сезонов года от весны к осени, сопровождающей исчезновением одних фенотипических групп и появлением других. Вместе с этим, в каждой выборке есть особи, сходные по своим характеристикам. В частности, особей П-класса по ДК у самок было весной 420, в летом – 90, и осенью – 70; у самцов – 480, 30 и 110 соответственно. По ДБ численность особей этого класса весной, летом и осенью составляла 490, 350 и 240 – у самок и 540, 300 и 280 – у самцов.

Использование критерия «хи-квадрат» по мерным признакам для парного сравнения фенотипической структуры сезонных выборок свидетельствует о достоверных отличиях. При парном сравнении выборок – весна-осень, весна-лето и лето-осень – значения критерия χ^2 по ДК оказались равно 197,59; 189,29 и 255,69 ($df = 4$, $P < 0,001$) – у самок; 121,57; 240,17 и 245,90 ($df = 4$, $P < 0,001$) – у самцов. По ДБ эти показатели составили: 142,47; 71,99 и 157,45 ($df = 2$, $P < 0,001$) – у самок; 123,12; 82,64 и 149,97 ($df = 2$, $P < 0,001$) – у самцов. Такие значения χ^2 свидетельствуют в пользу утверждения о том, что сезонная динамика фенотипической структуры по второму подходу по ДК происходит по первому сценарию, а ДБ – по второму. Следовательно, использование второго подхода приводит к выводу, что сезонная перестройка фенотипической структуры по ЧСЩ и ДК отличается большей интенсивностью (первый сценарий), а ЧВА и ДБ – меньшей (второй сценарий) – меньшей.

Достоверные половые различия в фенотипическом составе популяции по ДК встречаются весной и летом, а осенью по ДК и по всем трём сезонам по ДБ –

не обнаружены. Значения χ^2 весной, летом и осенью по ДК составили 72,62; 14,54 ($df = 4, P < 0,001$) и 4,51 ($df = 4, P > 0,05$), а по ДБ 1,80; 0,30 и 2,28 ($df = 2, P > 0,05$).

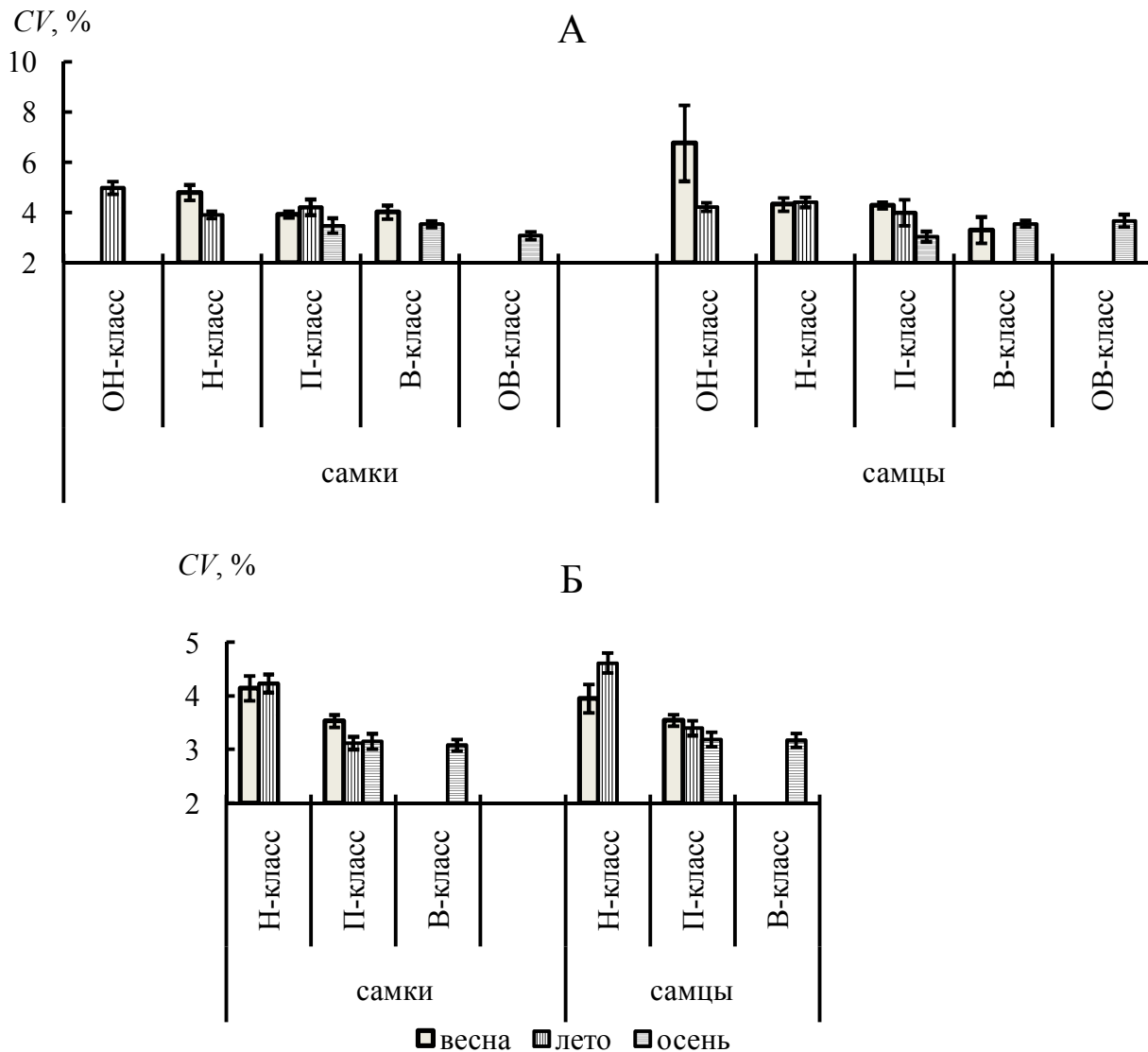


Рис. 3.16. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (второй подход). А – ДК, Б – ДБ.

Сравнение общего CV между сезонами в пределах каждого фенотипического класса по мерным признакам не выявило чётких закономерностей (рис. 3.16). Анализ этого показателя между классами привёл к выводу, что по ДК у самок и по ДБ летом колебания в уровне общего CV выражены резче, чем весной и осенью. У самцов по ДК такие особенности отмечены для весенней выборки. Что касается связи среднего и изменчивости, то по ДБ она чаще всего имеет обратный

характер, по ДК выделить какую-либо чётную тенденцию затруднительно, но у самцов осенняя выборка имеет положительную, а весенняя – отрицательную связь этих показателей.

Третий подход. При реализации третьего подхода, для оценки фенотипической структуры популяции использовали однофакторный дисперсионный анализ и МРВ. Результаты показали, что при оценке фенотипической структуры по ЧСЦ и ЧВА у самок во всех выборках обнаружено три генетически отличных группы особей (Прил. Б, табл. Б.15, рис. 3.17). В Н-класс попали линии, особи которых характеризуются низкими значениями ЧСЦ и ЧВА, в среднем по разным сезонным выборкам: 18,1–18,3 (ЧСЦ) и 18,5–18,6 (ЧВА). П-класс составили линии, особи которых имеют промежуточные значения ЧСЦ и ЧВА, в среднем по разным сезонам: 19,9–20,0 (ЧСЦ) и 19,3–19,5 (ЧВА). Наконец, В-класс был представлен линиями, особи которых обладали высокими значениями исследованных счётных признаков, в среднем по разным сезонным выборкам: 21,4–21,9 (ЧСЦ) и 20,1–20,2 (ЧВА).

Соотношение линий, принадлежащих к различным фенотипическим классам по счётным признакам у самок характеризуется наличием мощного П-класса, на который приходится примерно 2/3 всего количества линий и двух крайних Н- и В-классов (рис. 3.17). Сезонное изменение фенотипического состава происходит в основном за счёт изменения количества особей в крайних классах, т.е. носит направленный характер. В этой связи в весенний период наблюдается примерно одинаковое количество особей с генетически обусловленным высоким и низким числом ЧСЦ и ЧВА (Н- и В-классы) (Прил. Б, табл. Б.15, рис. 3.17). Летом увеличивается количество особей с малым (Н-класс), а осенью – с большим (В-класс) числом ЧСЦ и ЧВА.

При оценке изучаемых признаков по самцам в разных выборках обнаружено по три генетически различающихся группы особей (Н-, П-, и В-классы), только в одном случае – ЧВА, осень – два (П- и В-классы). В Н-класс попали линии, особи которых характеризуются низкими значениями ЧСЦ и ЧВА, в среднем по разным сезонным выборкам: 16,7–17,4 (ЧСЦ) и 18,8 (ЧВА). П-класс составили ли-

нии, особи которых имеют промежуточные значения ЧСЦ и ЧВА, в среднем по разным сезонам: 18,6–19,1 (ЧСЦ) и 19,6–19,7 (ЧВА). Наконец, В-класс был представлен линиями, особи которых обладали высокими значениями исследованных счётных признаков, в среднем по разным сезонным выборкам: 20,1–20,8 (ЧСЦ) и 20,2 (ЧВА).

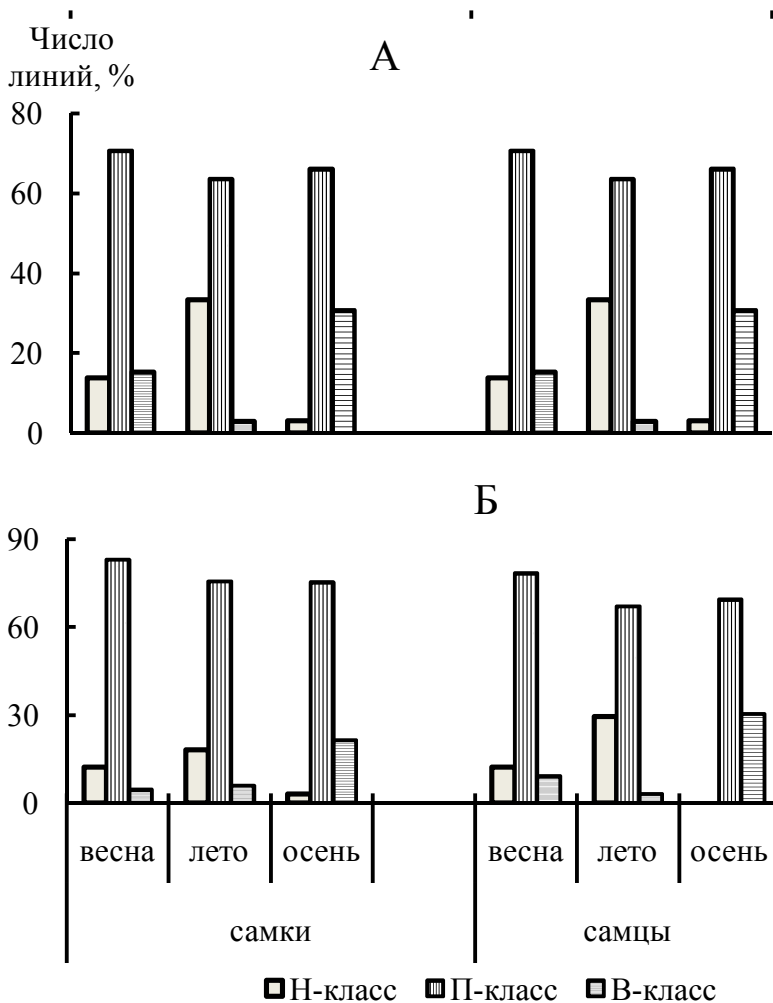


Рис. 3.17. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (третий подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

Также во всех случаях имеется мощный модальный класс (П-класс), а сезонное изменение генотипического состава носит направленный характер, но осуществляется за счёт перераспределения вариант во всех классах (в том числе и

модальном). В весенний период у самцов наблюдается примерно одинаковое количество особей Н- и В-классов по ЧСЦ и ЧВА. Летом происходит повышение количества линий в Н-классе, а осенью – в В-классе.

Сезонная дифференциация фенотипической структуры (третий подход) по проанализированным счётным признакам всегда достоверна. Так, критерий χ^2 по ЧСЦ составил 52,03 и 43,61, а по ЧВА 27,24 и 61,09 ($df=4$, $P < 0,001$) у самок и самцов соответственно. Использование критерия «хи-квадрат» для парного сравнения фенотипической структуры между сезонными выборками по ЧСЦ и ЧВА свидетельствует о достоверности различий. Так, при сравнении выборок в парах: весна-осень, весна-лето и лето-осень значения критерия χ^2 по ЧСЦ оказались равно 24,57; 28,26 и 51,23 – у самок; 21,18; 23,48 и 42,55 – у самцов ($df = 2$, $P < 0,001$). По ЧВА эти показатели составили: 20,76; 10,40 и 23,31 – у самок ($df = 2$, $P < 0,01$, $P < 0,001$); 34,88; 28,85 и 58,45 – у самцов ($df=2$, $P < 0,001$). Такие значения χ^2 свидетельствуют о том, что сезонная динамика фенотипической структуры по третьему подходу по ЧСЦ происходит по первому сценарию, а ЧВА – по второму.

Достоверные половые различия в фенотипическом составе популяции по счётным признакам не обнаружены. Значения χ^2 весной, летом и осенью по ЧСЦ составили 0,10; 2,56 и 0,81, а по ЧВА 0,43; 0,13 и 0,09 ($df=2$, $P > 0,05$).

Использование t -критерия для сравнения фенотипической изменчивости по ЧСЦ между сезонами в пределах отдельных классов показало, что у самок П-класс летом характеризуется достоверно более высокой вариацией, чем весной и осенью (рис. 3.18). У самцов аналогичные различия наблюдались также в Н- и В-классах. По ЧВА у самок достоверных различий не обнаружено и общих тенденций не выявлено. У самцов по ЧВА всегда, независимо от класса, летняя выборка характеризуется более высокой изменчивостью, но на статистически значимом уровне они подтверждаются только в Н-классе между весной и летом. Следовательно, по счётным признакам, за исключением самок по ЧВА, максимальной фенотипической изменчивостью в пределах любого фенотипического класса, выделенного с использованием третьего подхода, характеризуется летняя выборка мух.

Применение t -критерия для сопоставления фенотипической изменчивости разных фенотипических классов в течение каждого сезона обнаружило следующую картину (рис. 3.18). За исключением одного случая, П-класс всегда характеризовался не только промежуточными средними арифметическими ЧСЦ и ЧВА, но и промежуточными значениями их вариации. Крайние классы обладали либо очень высокой, либо очень низкой изменчивостью.

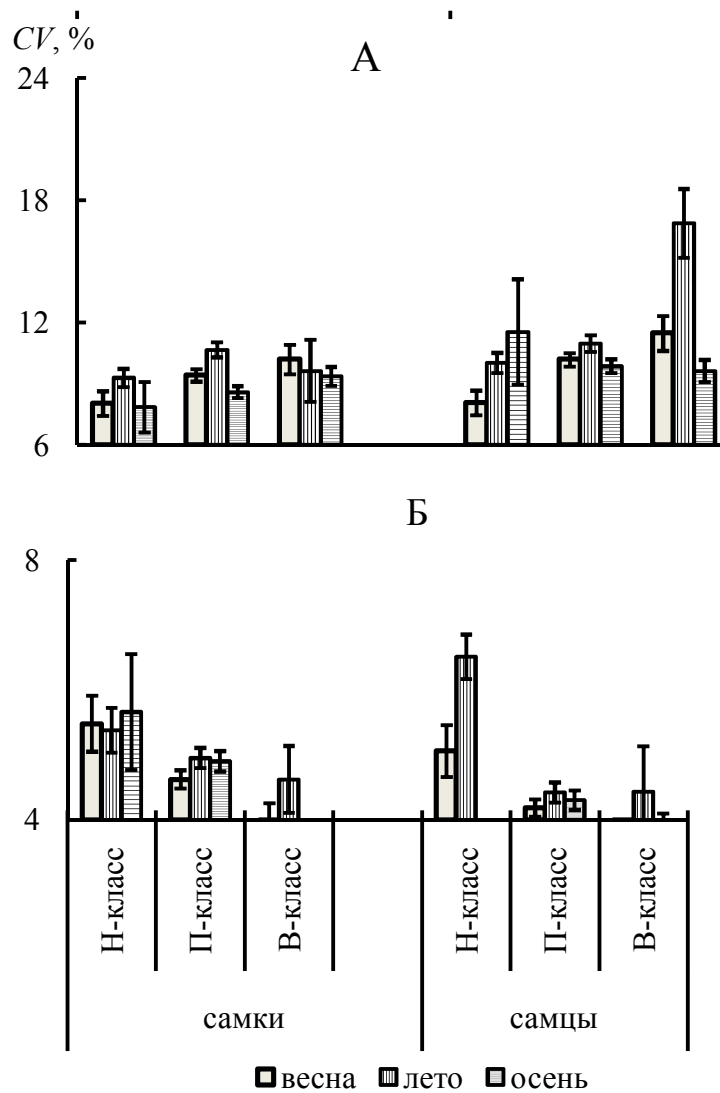


Рис. 3.18. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (третий подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

Такая ситуация является следствием того, что группировка с помощью МРВ по средним арифметическим эффективно вскрывает и структуру по общей изменчивости. Таким образом, оба счётных признака показали чёткую связь между

средними значениями и *CV*, но при этом для каждого признака она специфична: для ЧСЩ – прямая, для ЧВА – обратная.

Полученные результаты показали, что, во-первых, в течение периода активной жизнедеятельности происходит последовательное перераспределение фенотипической изменчивости, приводящее к сокращению различий между отличающимися генетически группами. Фактически эта ситуация соответствует второму сценарию сезонной динамики. Во-вторых, по ЧСЩ весной выделяется класс с более низкой, а летом – с более высокой изменчивостью, по ЧВА в оба сезона выделяется более вариабельный класс, но к осени ситуация по обоим признакам почти идентична. Следует заметить, что у самцов тенденция с выделением более изменчивого класса выражена сильнее, чем у самок.

Результаты группировки линий МРВ по мерным признакам представлены в Прил. Б, табл. Б.16 и Б.17, а также на рис. 3.19. Фенотипическая структура по ДК и у самок, и у самцов включает пять классов: с очень низкими, низкими, промежуточными, высокими и очень высокими значениями ДК. Средние значения признака у особей из ОН-класса составили 1,70 – у самок и 1,49 – у самцов. Соответствующие значения для остальных классов были следующие: Н-класс – 1,77–1,80 и 1,55–1,57, П-класс – 1,85–1,90 и 1,62–1,68, В-класс 1,94–1,96 и 1,69–1,73, ОВ-класс – 2,02 и 1,80. Следует подчеркнуть, что особи классов ОН и ОВ встречаются только в одной из трёх сезонных выборок – летней и осенней соответственно. 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 выделено три генетически различные группы линий: Н-, П- и В-классы (Прил. Б, табл. Б.17, рис. 3.19). В Н-класс попали линии, в средними значениями по разным сезонным выборкам: 1,26–1,27 – у самок и 1,18–1,19 – у самцов; П-класс: 1,29–1,32 и 1,22–1,25, а В-класс – 1,33–1,36 и 1,29 у самок и самцов соответственно. Нужно заметить, что Н-класс и у самок и у самцов представлен в весенней и летней выборках, но отсутствует в осенней. В-класс у самок представ-

лен 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.

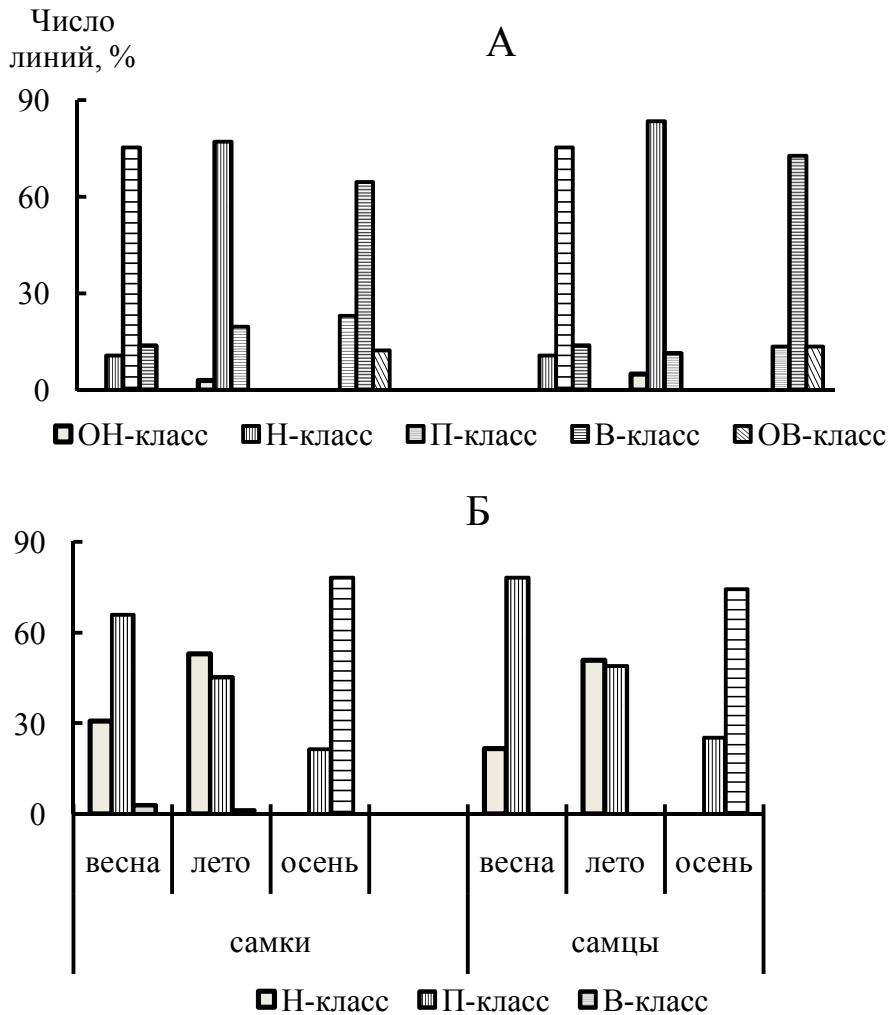


Рис. 3.19. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам (третий подход). А – ДК, Б – ДБ.

Показано отсутствие половых различий фенотипической структуры (третий подход) по мерным признакам в различные сезоны. Значения критерия χ^2 весной, летом и осенью для ДК составили 0,01; 2,87 и 3,03 ($df = 4$, $P > 0,05$), для ДБ – 5,75; 1,71 и 0,42 ($df = 2$, $P > 0,05$). Сезонное изменение фенотипической структуры высоко достоверно: χ^2 у самок и самцов по ДК равен 288,05 и 350,89 ($df = 8$, $P < 0,001$), а по ДБ – 212,98 и 176,82 ($df = 4$, $P < 0,001$). Как и динамика фенотипической структуры по мерным признакам при использовании второго подхода, изменение фенотипического состава в этом случае сопровождается интенсивной перегруппировкой вариант во всех классах (рис. 3.19). В результате летом в популя-

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

Представленные результаты показывают, что адаптация популяции к сезонному изменению условий жизни достигается за счёт перегруппировки практически всего генофонда, детерминирующего длину крыла и бедра у особей *D. melanogaster*. Возможность этого рассматривалась в работе (Гречаный, Корзун, Кравченко, 2002) в связи с обсуждением проблемы селекционно-генетической регуляции колебаний численности на фоне сезонного изменения плотности популяции.

Использование критерия «хи-квадрат» по мерным признакам для парного сравнения фенотипической структуры сезонных выборок свидетельствует о достоверных отличиях. Так, при сравнении выборок в парах: весна-осень, весна-лето и лето-осень значения критерия χ^2 по ДК оказались равно 165,65; 177,97 и 232,49 – у самок; 210,00; 220,98 и 270,79 – у самцов ($df = 4$, $P < 0,001$). По ДБ эти показатели составили: 165,66; 80,15 и 180,13 – у самок; 151,89; 64,54 и 137,20 – у самцов ($df = 2$, $P < 0,001$). Такие значения χ^2 так же, как и в случае использования первого и второго подходов для оценки фенотипической структуры говорят том, что её сезонная динамика по ДК происходит по первому сценарию, а ДБ – по второму. Следовательно, применение третьего подхода также показывает, что сезонная перестройка фенотипической структуры по ЧСЩ и ДК отличается большей интенсивностью (первый сценарий), а ЧВА и ДБ – меньшей (второй сценарий).

Оценка общего CV по ДК у особей, принадлежащих к различным фенотипическим классам в рамках отдельных сезонных выборок показала, что по мере смены сезонов от весны к лету и далее к осени происходит достоверное снижение изменчивости (рис. 3.20). Особенно чётко эта тенденция проявляется по П-классу. При сравнении межгрупповых средних и изменчивости ДК выявилась достоверная тенденция обратной связи этих показателей. Этот факт особенно чётко проявляется у самок по ДК. Так, весной для второй, третьей и четвёртой групп средняя

длина крыла была равна 1,80, 1,87 и 1,94 (Прил. Б, табл. Б.16), а CV имел значения 5,16; 4,06 и 3,92. Для первой, второй и третьей групп в летний период среднее арифметическое ДК составило 1,70; 1,77 и 1,85, а CV – 5,33; 4,49 и 3,95. Осенью для третьей, четвёртой и пятой групп эти показатели были равны соответственно: 1,90; 1,96; 2,02 и 3,78; 3,43; 2,91.



Рис. 3.20. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по ДК (третий подход). А – самки, Б – самцы.

Таким образом, чем меньше показатель среднего арифметического группы, тем выше её изменчивость. Подчеркнём, что такая же тенденция обнаружена и на общепопуляционном уровне по обоим мерным признакам.

Сравнение фенотипической изменчивости между сезонами в пределах класса по ДБ показало, что у самок достоверные различия наблюдаются в П-классе у самцов – в Н-классе только между весной и летом, причём в последнем случае вариация низкая (Прил. Б, табл. Б.17, рис. 3.21). При сопоставлении показателей общего CV между фенотипическими классами оказалось, что весной у самок, а летом у мух обоего пола изменчивость П-класса достоверно более низкая, чем Н-классе. Прямой связи между средней ДБ класса и его фенотипической изменчивости не обнаружено, но у самцов проявляется тенденция к обратной связи этих показателей. Т.е. чем выше среднее, тем ниже CV , и наоборот. У самок эта тенденция проявляется крайне слабо и только в осенний период.

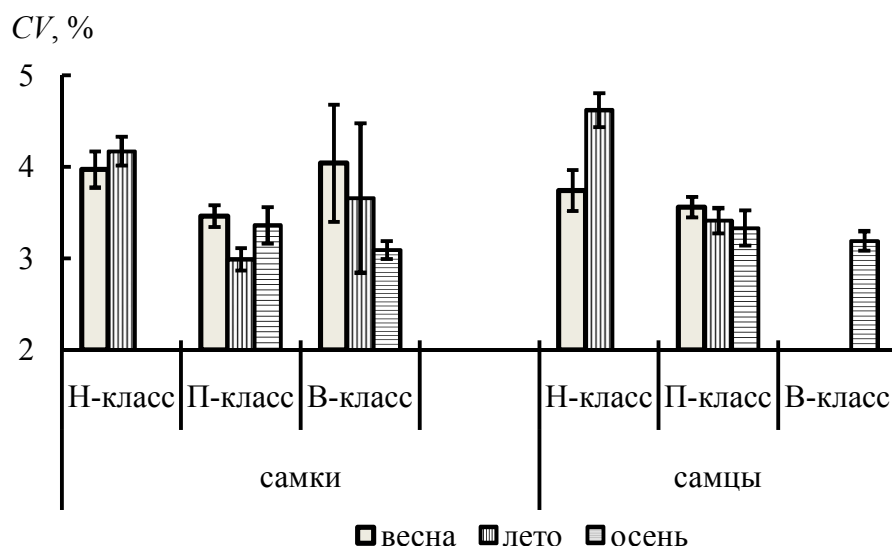


Рис. 3.21. Коэффициенты вариации различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по ДБ (третий подход).

Четвёртый подход (использование МРВ по CV). Как было показано в 3.1., оценка внутри- и межлинейного CV , а также дисперсионного анализа выявила наличие чёткой сезонной динамики внутрилинейных показателей CV по количественным морфологическим признакам в исследуемой природной популяции дрозофилы. Следовательно, оценку генетического состава популяции по изменчивости целесообразно провести, используя внутрилинейные показатели CV .

Использование МРВ по счётным признакам привело к выделению трёх фенотипических классов (Прил. Б, табл. Б.18). 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, особи которых имеют промежуточные значения 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 внутрилинейного *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 различий между показателями изменчивости самок и самцов в большинстве случаев также не обнаружено.

Характерной особенностью фенотипической структуры по изменчивости ЧСЦ и ЧВА (четвёртый подход) является наличие мощного П-класса, почти всегда имеющего статус модального (рис. 3.22). 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 высокими 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.

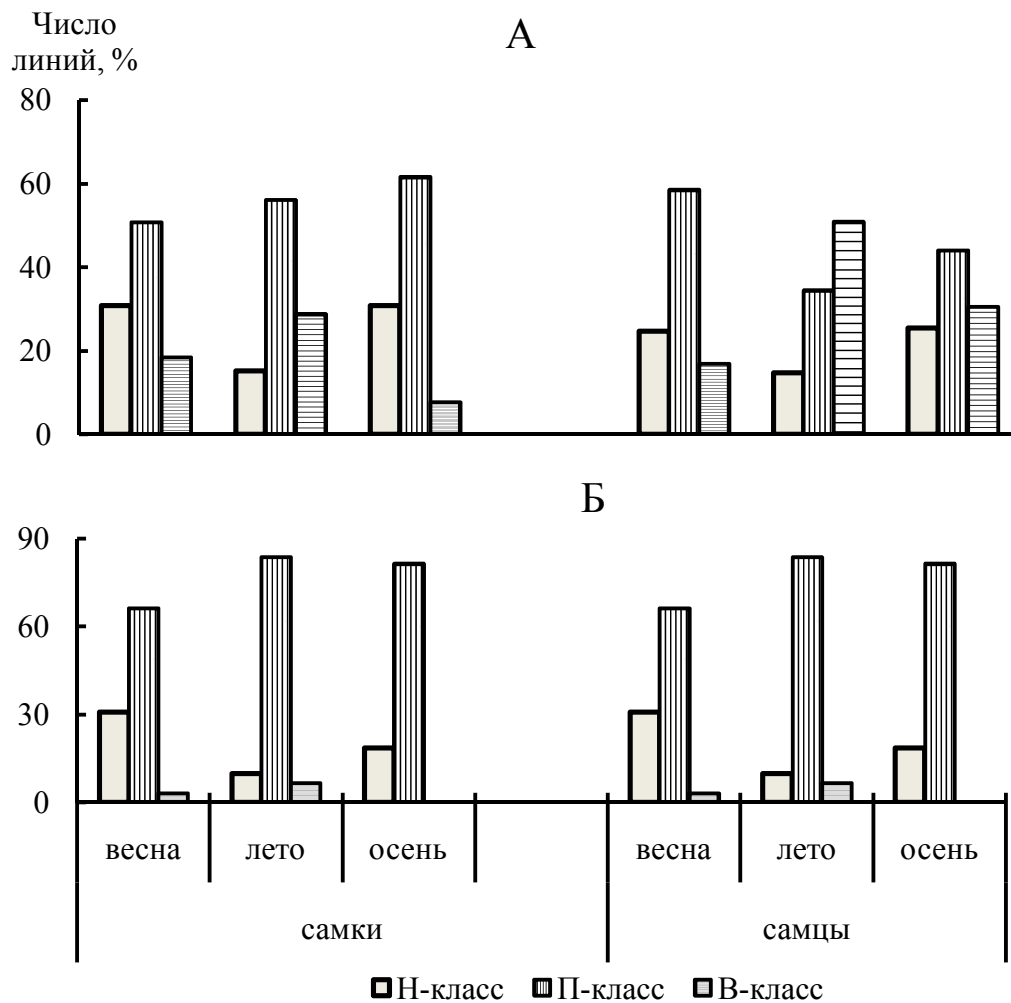


Рис. 3.22. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (четвёртый подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

Применение МРВ к мерным признакам привело к выделению двух фенотипических классов особей, обладающих низкой и высокой изменчивостью (Прил. Б, табл. Б.19). Из таблицы следует, что 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 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. 3.23).

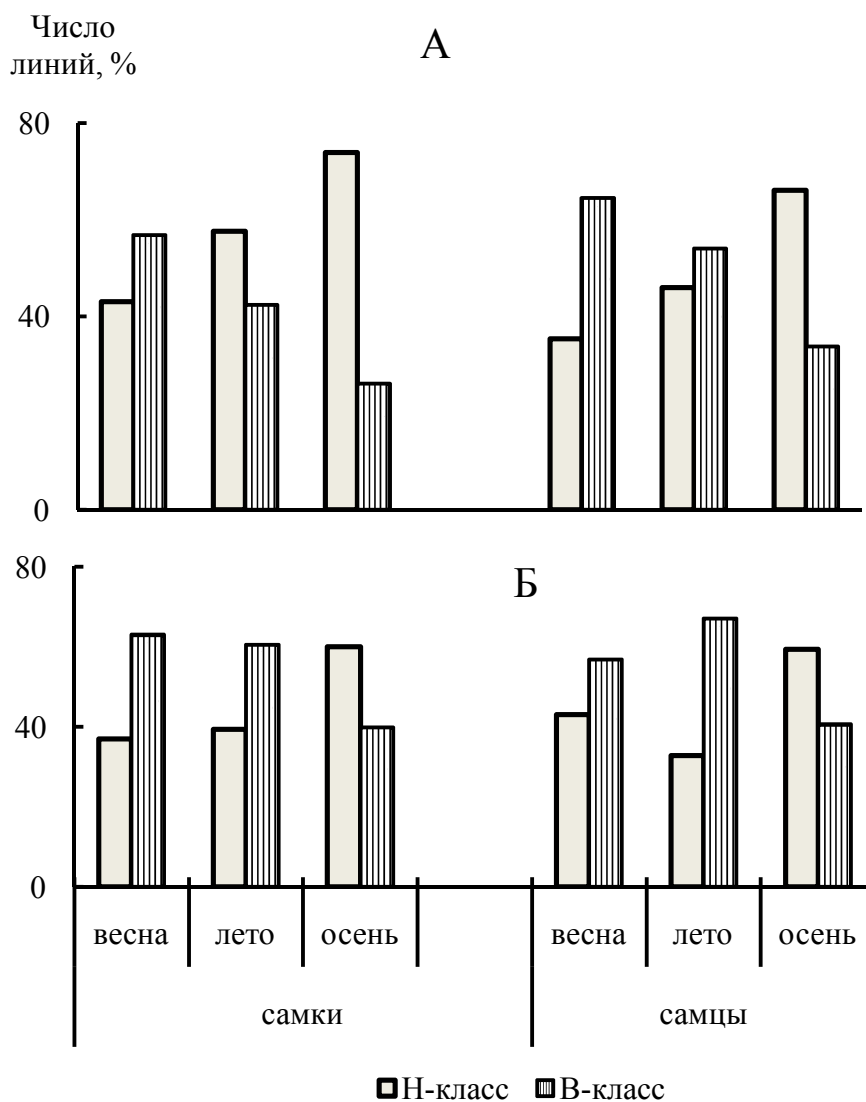


Рис. 3.23. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам (четвёртый подход). А – ДК, Б – ДБ.

Количество линий, детерминирующих высокую изменчивость, последовательно снижается в том же направлении. Так, вычисление критерия 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 ($df = 2$, $P < 0,01$, $P < 0,001$).

Также критерием «хи-квадрат» показано отсутствие достоверных половых различий фенотипической структуры популяции (четвёртый подход) в различные сезоны года по мерным признакам.

У счётных, за исключением ЧСЦ весной они имели место. Так, значения χ^2 весной, летом и осенью оказались равными по ЧСЦ – 1,29; 11,28 и 17,03 ($df = 2$, $P > 0,05$, $P < 0,01$, $P < 0,001$), по ЧВА – 16,61; 15,88 и 8,13 ($df = 2$, $P < 0,001$, $P < 0,05$), по ДК – 1,24; 2,73 и 1,43 ($df = 2$, $P > 0,05$), по ДБ – 0,79; 0,95 и 0,01 ($df = 2$, $P > 0,05$).

Для сравнительного анализа влияния генетических факторов на средние показатели и изменчивость счётных признаков представляет интерес сравнение средних арифметических генетических классов, различающихся уровнем внутрилинейной изменчивости (рис. 3.24). Отмечено, что достоверные различия как между средними классов в пределах сезона, так и между средними сезонов в пределах класса встречаются почти всегда. Это означает, что по счётным признакам при выделении генетических классов по средним и по изменчивости в один и тот же класс попадают разные линии и группировка по средним не всегда отражает группировку по изменчивости.

Анализ общей фенотипической изменчивости мерных признаков между сезонами в пределах отдельного класса показал отсутствие достоверных отличий по ДБ (рис. 3.25).

Исключение составили самцы В-класса, у которых общий CV летом значительно выше, чем весной и осенью; и самки Н-класса, внутрилинейный CV которых весной выше, чем летом и осенью.

По ДК различия в общей изменчивости (общий CV) между сезонами в пределах отдельного фенотипического класса обнаружены у самок в В-классе, где этот показатель летом был выше, чем весной и осенью. По внутрилинейному CV аналогичный анализ показал гораздо более существенные различия. Так, и у самок, и у самцов в Н-классе осенью этот показатель меньше, чем весной и летом; а

в В-классе этот показатель летом выше, чем весной и осенью. Сравнение общего и внутрилинейного CV мерных признаков между разными классами в пределах одного сезона с помощью t -критерия показало высоко достоверные отличия, т.е. во всех случаях изменчивость Н-классов была меньше, чем изменчивость В-классов. Половые различия изменчивости мерных признаков в выделенной генотипической структуре отсутствуют. Это означает, что по мерным признакам, также как и по счётным, при выделении генетических классов по средним и по изменчивости в один и тот же класс попадают совершенно разные линии и группировка по средним отнюдь не отражает группировки по изменчивости.

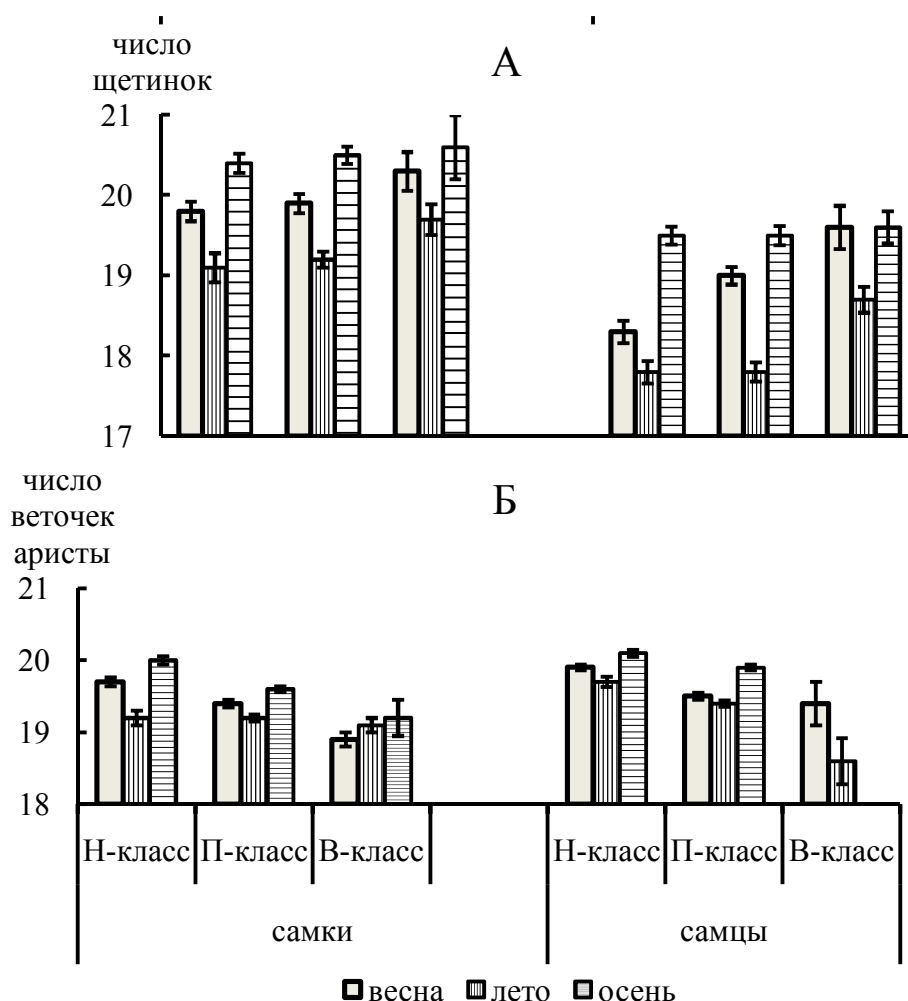


Рис. 3.24. Средние арифметические различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по счётным признакам (четвёртый подход). А – ЧСЦ, Б – ЧВА.

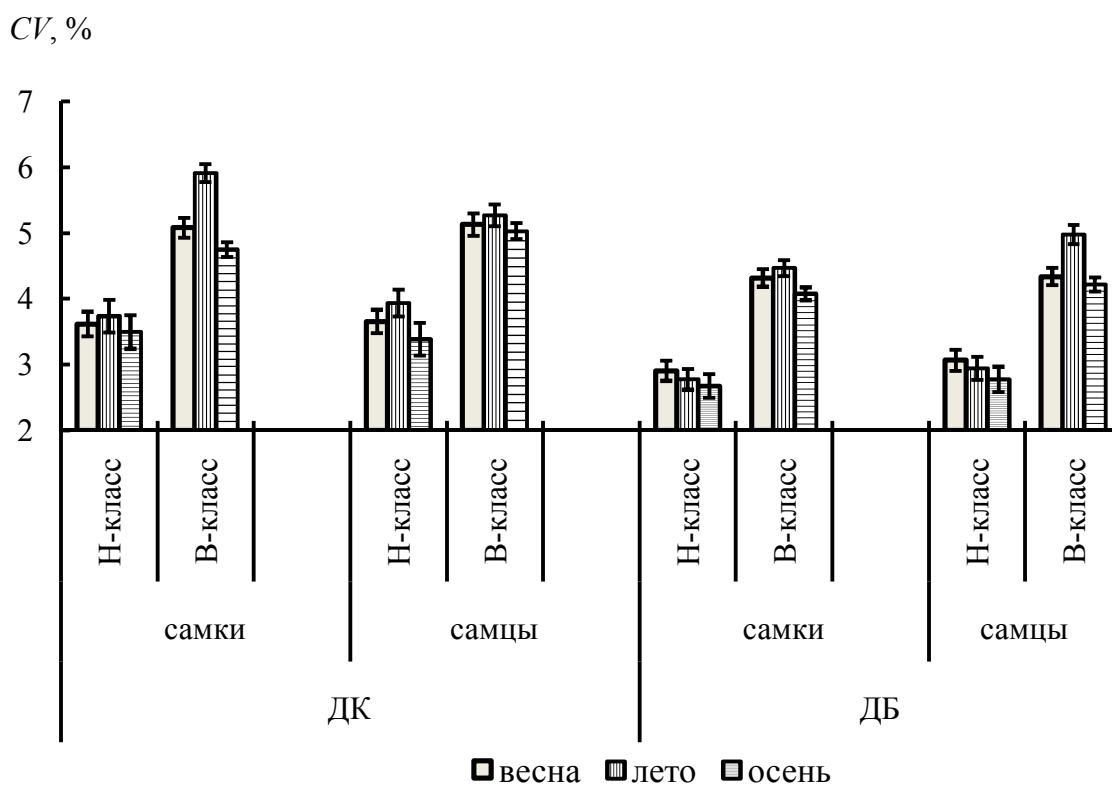


Рис. 3.25. Общий CV различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам (четвёртый подход).

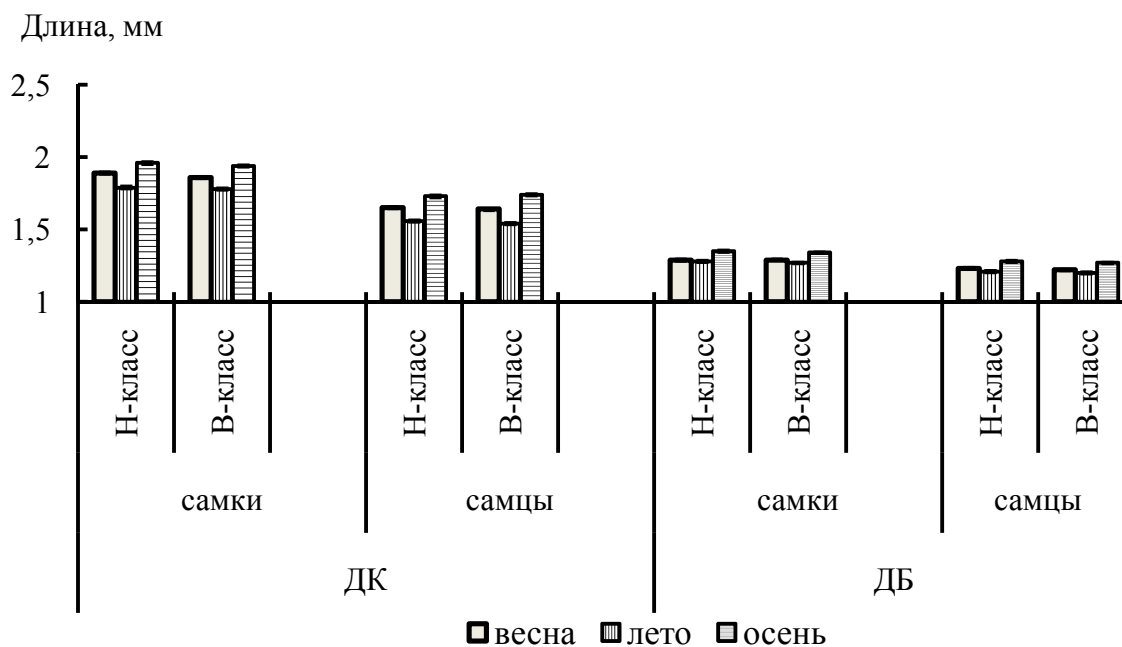


Рис. 3.26. Средние арифметические различных фенотипических классов природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам (четвёртый подход).

При сравнении средних в пределах класса во всех случаях чётко проявляется одна и та же закономерность: в летней выборке средние минимальны, в осенней – максимальны, а в весенней – промежуточные (рис. 3.26). Таким образом, в пределах класса тенденция сезонной динамики средних количественных мерных морфологических признаков полностью идентична таковой на общепопуляционном уровне.

Пятый подход. Прежде чем перейти к изложению результатов пятого подхода оценки фенотипической структуры ещё раз остановимся на корреляции между средними и изменчивостью исследованных количественных морфологических признаков. Как уже было показано в разделе 3.2., исследуемая популяция дрозофилы характеризуется тем, что летом особи обладают низкими значениями признаков, осенью – высокими, а весной – промежуточными. Таким образом, *a priori* можно предполагать, что мелкие мухи обладают высокой изменчивостью, а крупные – низкой. Для проверки этого предположения, мы оценили коэффициент корреляции между средними арифметическими и CV , вычисленными по каждой линии.

Оказалось (Прил. Б, табл. Б.20), что у самок по ЧСЦ связь отсутствует, по ЧВА – отрицательна. Другими словами, чем больше ЧВА, тем ниже изменчивость признака и наоборот. У самцов картина оказалась более интересная. Так, весной и летом связь по ЧСЦ положительна, а по ЧВА – отрицательна, осенью связь между размерами и изменчивостью признаков отсутствует. По обоим мерным признакам у самок корреляция отрицательна и достоверна весной и летом, и недостоверна осенью. У самцов связь между средними и CV по ДК не доказана, по ДБ она имеется летом и осенью.

Результаты оценки корреляции линейных средних арифметических и коэффициентов вариации приведена в Прил. Б, табл. Б.21. Из неё видно, что значения r_1 в паре ЧСЦ×ЧВА как между \bar{x} , так и между CV статистически несущественны, а в паре ДК×ДБ – достоверны. Эти результаты, в общем, соответствуют ранее полученным. Новым здесь является то, что оценка корреляции не позволяет обнаружить различий между средними показателями и изменчивостью. Выводы, по-

лученные на основе оценки r_1 , дают предварительную информацию о межлинейном влиянии на связи в двух парах признаков. Это влияние, как подчёркивалось выше, вызывает особый интерес, поскольку позволяет оценить, генетическую неоднородность природной популяции по корреляции между морфологическими признаками. Для решения этой задачи использовали показатель r_2 .

Расчёт r_2 позволяет оценить внутрелинейную связь признаков, а значит, выяснить, отличаются ли линии по этому показателю. 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 – к St-классу и достоверную положительную – к P-классу.

Обнаружено (Прил. Б, табл. Б.22, рис. 3.27), что между ЧСЦ и ЧВА как по самкам, так и по самцам во все исследованные сезоны года можно выделить три группы линий: N, где корреляция достоверная и отрицательная, St, где корреляция отсутствует и P, где корреляция достоверная и положительная. 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 корреляции между признаками, причём эти корреляции могут определяться генетической разнокачественностью линий; 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 линий, у особей которых корреляция в паре ЧСЦ×ЧВА отсутствует, доминируют на протяжении всех трёх сезонов как у самок, так и у самцов (рис. 3.28). Количество же линий с положительной и отрицательной корреляцией примерно сопоставимо, что в итоге приводит к отсут-

вию достоверной сезонной динамики. Схожая картина была обнаружена нами в природной популяции дафнии (см. главу 4).

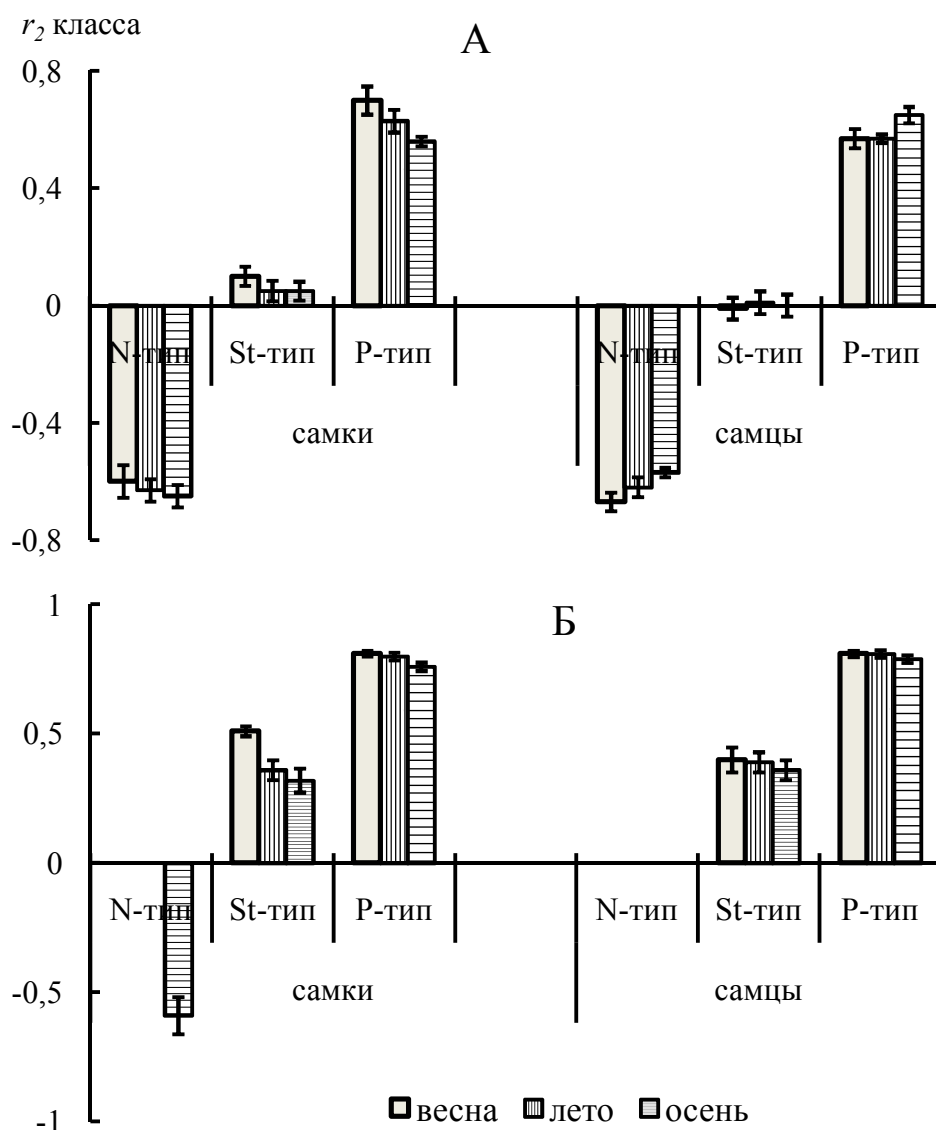


Рис. 3.27. Коэффициенты корреляции (r_2) двух пар количественных морфологических признаков у различных фенотипических классов (пятый подход). А – счётные, Б – мерные.

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 связям между счётными признаками свидетельствует о слабом действии отбора на этот показатель.

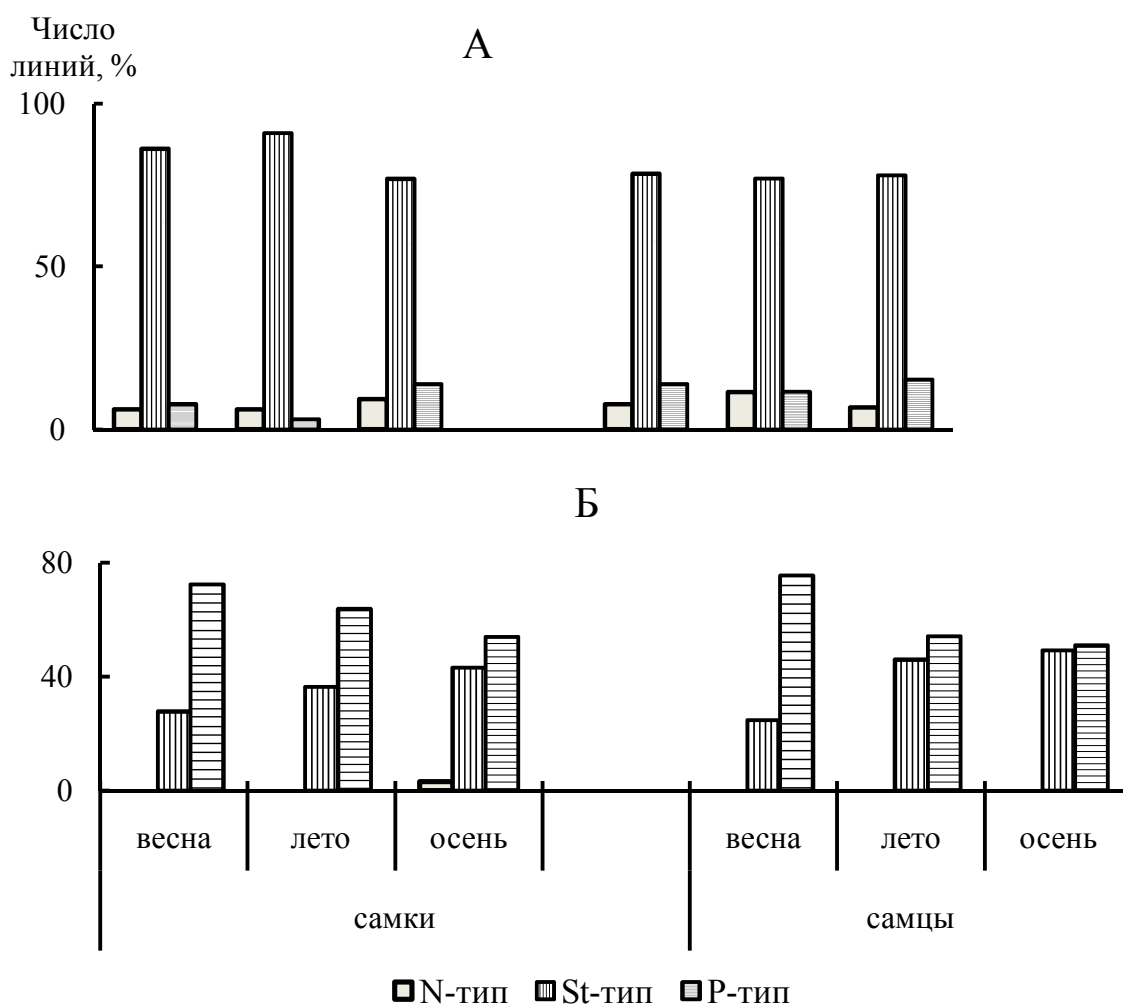


Рис. 3.28. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам (пятый подход). А – счётные, Б – мерные.

Оценка r_2 между ДК и ДБ и последующее вскрытие фенотипической структуры по корреляции ДК×ДБ привело к иным результатам (рис. 3.28). Так, в большинстве случаев выделено две группы линий – недостоверной и достоверной положительной корреляцией. У самок осенью обнаружены две линии со статистически существенной отрицательной корреляцией. Сезонная динамика соотношения этих двух групп статистически значима. Критерий χ^2 у самок составил 7,34 ($df = 2$, $P < 0,05$), а у самцов – 14,82 ($df = 2$, $P < 0,001$). Показано последовательное пони-

жение количества линий с достоверной корреляцией и увеличение количества линий с недостоверной корреляцией от весны к лету и далее к осени (рис. 3.29). 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.

3.3. Сезонная динамика количественных физиологических признаков и их связь с морфологическими признаками в природной популяции дрозофилы

3.3.1. Сезонная динамика общей численности и общепопуляционный уровень изменчивости индивидуальной плодовитости и реакции особей на увеличение плотности в природной популяции *D. melanogaster*

В весенний период (апрель и май) дрозофилы активны только при температуре выше 16 °С, в основном. Для оценки численности популяции в этот период использовали данные 100 учётов в течение двух часов. Число мух, попавших в ловушку, варьировало от 1 до 9, в среднем составляя четыре особи. Эти данные подтверждаются и литературными сведениями, в соответствии с которыми весной в природных популяциях дрозофил наблюдаются единичные особи (Дубинин, 1966; Bouleurtreau-Merle et al., 1987, 1992, Имашева, 1999a; Bouleurtreau-Merle, Fouillet, 2002). В конце весны – начале лета (май-июнь) температура воздуха возрастает до 25 °С и выше, поэтому вечерний пик активности дополняется утренним. Кроме того, возрастает и средняя численность мух, попавших в ловушки. Летом (июль, август), суточная активность остаётся без изменений, но численность мух заметно возрастает. В этот период за 50 учётов в среднем на ловушку попало уже 235 мух. Ранней осенью, в сентябре, численность мух уменьшилась и составляла в среднем по 115 особей на ловушку. Полученные нами данные учётов

насекомых свидетельствуют о низкой численности популяции весной, высокой – летом и и промежуточной – осенью. Все эти различия статистически достоверны.

Для анализа общепопуляционной тенденции сезонной динамики изменчивости популяции по реакции особей на увеличение плотности использовали данные двух подходов. При первом средние 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 (рис. 3.29, А), а ИР увеличивается.

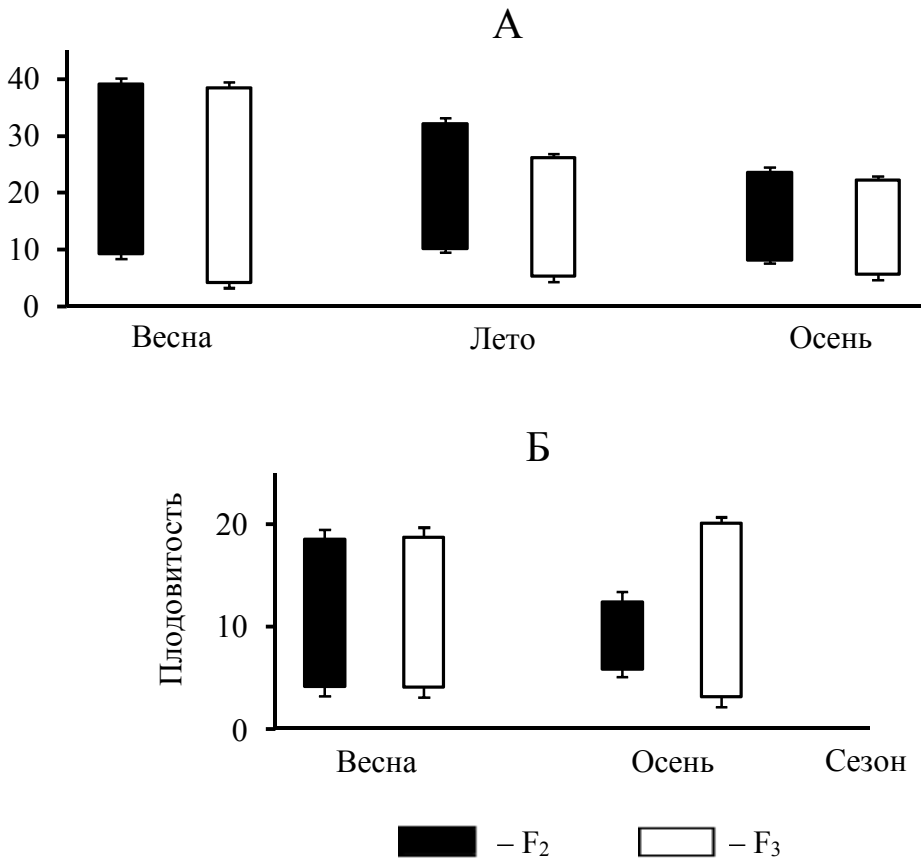


Рис. 3.29. Сезонная динамика фенотипической реакции (высота столбика) плодовитости и реакции на увеличение плотности населения в природной популяции дрозофилы (верхняя граница столбика – плодовитость при $2\text{♀♀} : 2\text{♂♂}$, нижняя плодовитость при $16\text{♀♀} : 16\text{♂♂}$): А – первый подход; Б – второй подход.

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.

При втором подходе одновременно тестировали весеннюю (F_{17} , F_{18}) и осеннюю (F_7 , F_8) выборки после длительного лабораторного содержания. Обе выборки были представлены 38–40 случайно взятыми линиями от исходных 66 или 65. Очевидно общее снижение плодовитости насекомых в этом случае по сравнению с результатами тестирования выборок после непродолжительного содержания в лабораторных условиях (рис. 3.29, Б). Так, при одновременном тестировании средняя плодовитость самок из весенней выборки при низкой плотности составила 18,6, а осенней – 16,2 яйца, а при высокой плотности – 4,1 и 4,6 яиц, соответственно. Тем не менее, в целом результаты, полученные при использовании первого и второго подходов, совпадают. Так, при использовании обоих подходов фенотипическая реакция плодовитости на повышение плотности у мух из линий весенней выборки выше, чем из осенней (рис. 3.29), а ИР, наоборот, ниже. Например, при одновременном тестировании ИР весной и осенью имеет значения 0,23 и 0,28, соответственно. Мы полагаем, что эти результаты свидетельствуют о возможности существования генетических различий между выборками, следовательно, и популяцией весной, летом и осенью по изменению плодовитости особей при увеличении плотности.

Количественную оценку генетической неоднородности выборок по исследуемому показателю проводили при помощи трёхфакторного дисперсионного анализа (схема с фиксированными эффектами) (Закс, 1976). В нашем случае общая изменчивость плодовитости весенней, летней и осенней выборок разлагали на дисперсию, определяемую изменением плотности, различиями между линиями, особенностями опыта, взаимодействия между этими факторами, и остаточную

изменчивость. Для нас наибольший интерес представляет анализ взаимодействия факторов «линия-плотность», которое отражает реакцию особей из различных линий на увеличение плотности (Прил. Б, табл. Б.23). Весной и летом взаимодействие статистически достоверно отличается от случайных эффектов, в осенний оно несущественно.

Из этих данных следует, что генетическая неоднородность по реакции особей на изменение плотности в природной популяции имеется весной и летом, но отсутствует осенью. Эту характеристику генетической гетерогенности популяции в различные сезоны можно дополнить сравнением данных дисперсионного анализа: дисперсий (средних квадратов) отдельных выборок, обусловленных взаимодействием «линия-плотность» и остаточных (случайных) дисперсий. Генетическая компонента по устойчивости особей к увеличению плотности (взаимодействие «линия-плотность») достоверно уменьшается в направлении от весны к лету и далее к осени (Прил. Б, табл. Б.23). При этом остаточная дисперсия от весны к осени статистически существенно не меняется. Таким образом, в исследуемый период максимальный уровень генетической неоднородности по плодовитости и реакции особей на увеличение плотности в природной популяции дрозофилы отмечен весной, к лету он уменьшается, а осенью – исчезает.

3.3.2. Фенотипическая и генетическая структура природной популяции *D. melanogaster* по реакции особей на увеличение плотности

Для оценки фенотипической структуры природной популяции дрозофилы и её сезонной динамики линии каждой из сезонных выборок были ранжированы по ИР с последующим вычислением средней плодовитости классов линий при низкой и высокой плотности. Выделено четыре класса линий с низким (Н), промежуточным (П), высоким (В) и очень высоким (ОВ) индексом регуляции. При использовании первого подхода (тестирование выборок в разное время) относительное количество линий Н-класса (чувствительных к увеличению плотности или регулируемого типа, р-типа) в весенней выборке равно 82 % (Прил. Б, табл. Б.24, рис. 3.30, А).

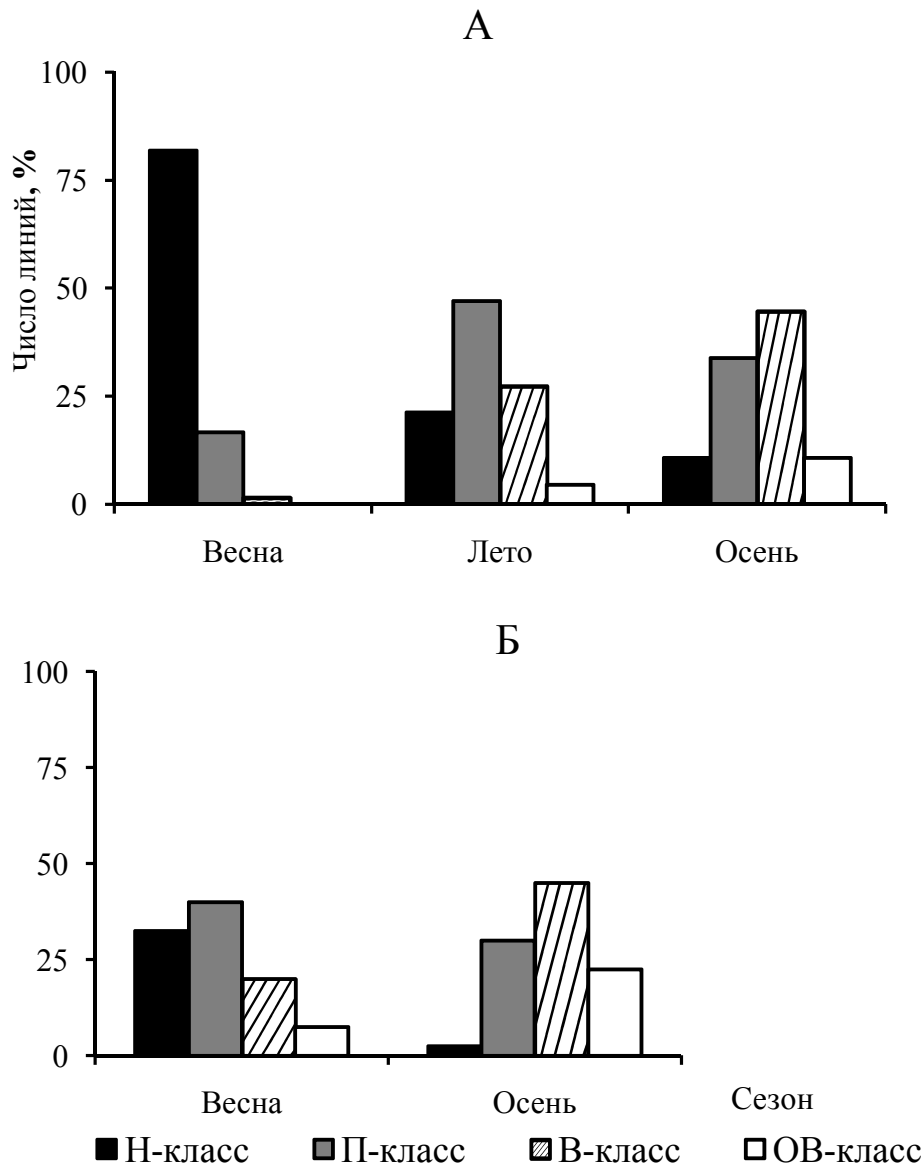


Рис. 3.30. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по плодовитости и реакции на плотность. А – первый подход; Б – второй подход.

По мере смены сезонов число линий Н-класса в популяции последовательно уменьшается и в осенней выборке составляет 11 %. Количество линий В и ОВ классов в популяции (устойчивых к увеличению плотности, или нерегулируемого типа, н-типа) от весны к осени увеличивается. Выделенные нами контрастные типы линий по реакции особей на увеличение плотности (р- и н-типы) характеризуются различной плодовитостью при разной плотности населения. У особей из регулируемых линий (Н-класс) обнаружена большая плодовитость при низкой

плотности, а у самок из нерегулируемых (В и ОВ линии) – при высокой. Вместе с тем, выявлена неоднородность линий регулируемого типа по общей плодовитости: самки Н-класса весенней выборки характеризуется высокой плодовитостью, а мухи Н-класса осенней – низкой (Прил. Б, табл. Б.24).

Наши исследования показывают, что средние значения плодовитости при низкой и высокой плотности у р- и н-типов особей могут отличаться в зависимости от сезона. Так, весной, в условиях низкой плотности различия между ними наблюдаются при низкой плотности: у особей р-типа она выше, а у н-типа – ниже. При высокой плотности у самок р- и н-типа, отловленных весной различия по плодовитости не выражены. Напротив, летом и осенью особи этих двух контрастных типов не отличаются по плодовитости при низкой плотности, зато при высокой плодовитость у самок н-типа существенно выше. При этом важно отметить, что во всех случаях «норма реакции» плодовитости шире у линий р-типа в течение всего периода активной жизнедеятельности. Реализуется же этот потенциал в различные сезоны в зависимости от конкретной ситуации, в данном случае – от плотности населения. Очевидно, что существует связь между характеристиками плодовитости в природной популяции и особенностями тестирования в лаборатории. Весной, когда плотность населения в природе низкая, при лабораторном тестировании оба типа дифференцируются при низкой плотности, при высокой же, наоборот, различия по плодовитости нивелированы. Летом и осенью, когда природная популяция существует в условиях высокой плотности, при тестировании в лаборатории различия по плодовитости р- и н-типов проявляются при высокой плотности, при низкой же они сглажены. Все эти различия генетически детерминированы.

Результаты одновременного тестирования весенней и осенней выборок (второй подход) оказались качественно схожи с данными первого подхода (Прил. Б, табл. Б.24, рис. 3.30, Б). В обоих случаях весной в популяции преобладали насекомые с высокой и промежуточной чувствительностью к перенаселению, а в осенний период – мухи, толерантные к увеличению плотности. Из различий укажем на то, что при втором подходе особей Н-класса как в весенней, так и в осен-

ней выборках стало значительно меньше, чем в первом (соответственно 32,5 %, $P < 0,001$ и 2,5 %, $P < 0,001$). Этот результат можно интерпретировать двояко. С одной стороны, при длительном культивировании в лаборатории из-за перенаселённости лабораторных культур у насекомых может происходить отбор в сторону n-типа. С другой стороны, при лабораторном содержании у дрозофилы увеличивается уровень инбридинга, который приводит как к сокращению общей плодовитости, так и к снижению чувствительности к высокой плотности (Гречаный, Корзун, Бабушкина, 1989; Гречаный, 1990; Гречаный и др., 2004а; Корзун, 2007).

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 (Прил. Б, табл. Б.25, рис. 3.31). Линии с низкими значениями ИР, т.е. регулируемые (Н и П классы), преобладают весной, а линии с промежуточными и высокими, т.е. нерегулируемые (П и В классы) – летом. В осенней выборке статистически достоверное взаимодействие «линия-плотность» отсутствовало, поэтому можно полагать, что она представлена одним генетически гомогенным классом с высокими значениями ИР (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.

Таким образом, сравнение фенотипической и генетической структуры природной популяции дрозофилы по многим показателям схожи. Этот факт, с одной стороны, является дополнительным свидетельством в пользу генетической детерминации плодовитости и реакции особей на увеличение плотности в исследованной природной популяции дрозофилы. С другой стороны такая схожесть фенотипической и генетической структур позволяет утверждать, что ключевую роль в определении состава популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности в различные сезоны года играет циклический сезонный отбор.

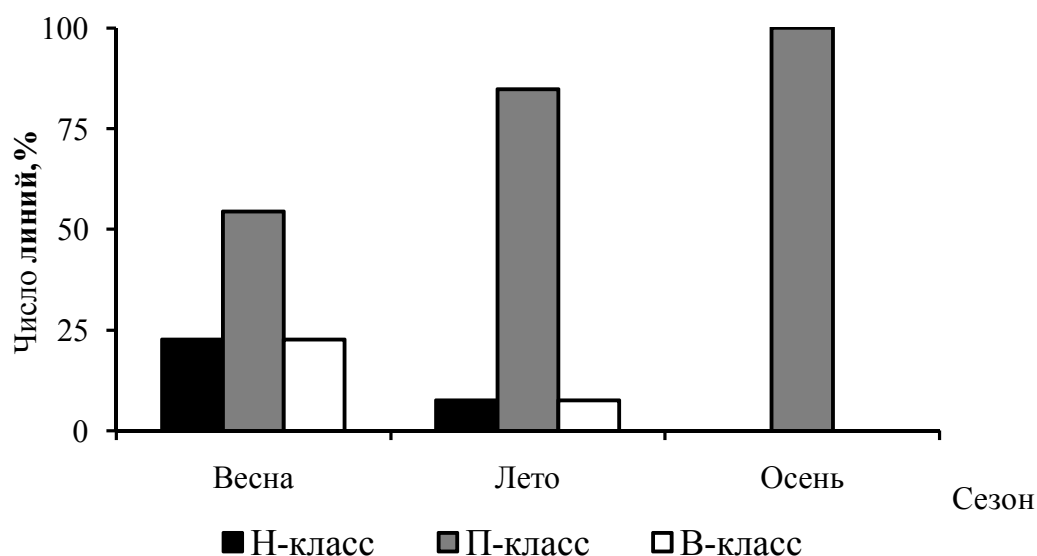


Рис. 3.31. Сезонная динамика генетической структуры природной популяции дрозофилы по плодовитости и реакции на плотность.

3.3.3. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и связь с плодовитостью

Устойчивость природной популяции дрозофилы к пониженной температуре в весенний, летний и осенний периоды оценивали по продолжительности жизни самцов в минутах при температуре 2–7 °С в течение двух последовательных поколений (F_2 и F_3). Показано, что в весенний период продолжительность жизни при холодовом стрессе максимальна и составляет $205,5 \pm 2,93$ и $177,7 \pm 1,83$ мин в F_2 и F_3 , соответственно. Затем, к лету эти значения снижаются до $112,1 \pm 1,32$ и $75,3 \pm 1,16$ мин в F_2 и в F_3 , а осенью вновь увеличиваются, не достигая уровня весенних показателей – $164,6 \pm 2,52$ (F_2) и $154,5 \pm 2,26$ (F_3) мин. Как видно из этих данных, наблюдается хорошая повторяемость исследуемого показателя в двух поколениях. Эти результаты, согласно широко практикуемому критерию, свидетельствуют о сохранении характеристик особей по количественному признаку в ряду последовательных поколений и говорят о генетической обусловленности наблюдаемых различий (Дубинин, 1966). 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 (Прил. Б, табл. Б.26). За варианты брали значения средних арифметических продолжительности жизни самцов при низкой температуры на линии во втором и третьем поколениях (F_2 и F_3). Как уже выше подчёркивалось, такой подход позволяет проследить степень наследуемости изучаемого количественного признака, а также влияние неконтролируемых (случайных) условий лабораторного содержания. В данном случае для нас представляет интерес сезонная динамика дисперсии по фактору «линия», поскольку он отражает степень генетической гетерогенности популяции. Показано, что в весенний период дисперсия по этому фактору статистически достоверно отличается от случайной ($F = 1,8$; $df_{1/2} = 64/4$; $P < 0,01$). Этот результат 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 выборка 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.

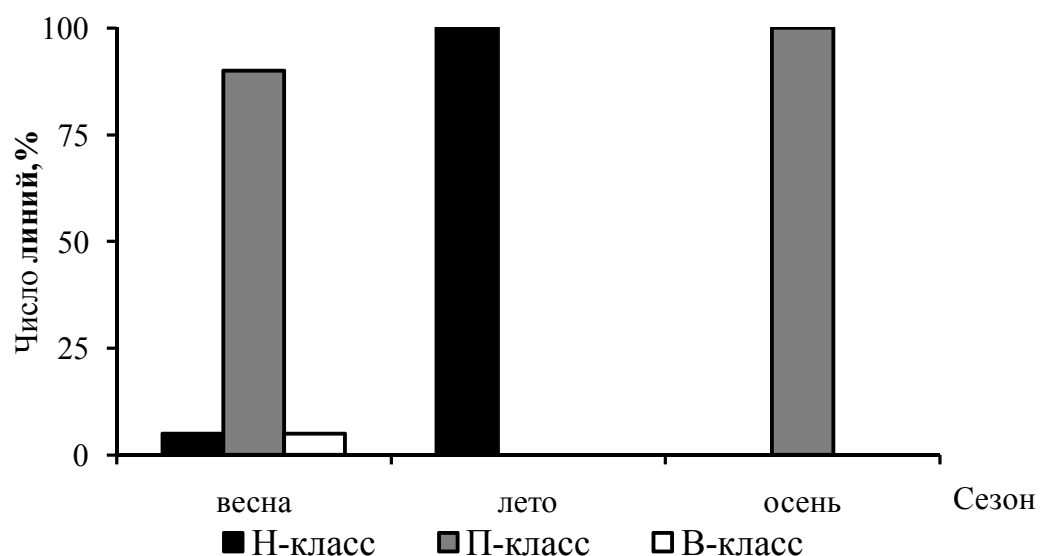


Рис. 3.32. Сезонная динамика генетической структуры природной популяции дрозофилы по холодоустойчивости.

Предложенная нами методика тестирования холодоустойчивости самцов каждой линии в F_2 и F_3 позволяет оценить фенотипическую структуру популяции с учётом генетических отличий линий. Так, в весенней выборке было выделено три класса линий (Н, П и В-классы), из которых более 90 % составили модальный П-класс (рис. 3.32). Таким образом, несмотря на достоверные межлинейные различия, генетическая гетерогенность природной популяции по холодоустойчивости самцов в период отлова выборки (21–25 мая) была невелика. В летний и осенней выборках статистически значимого вклада в общую дисперсию 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. 3.32). Оценка генетической гетерогенности и структуры трёх выборок линий популяции дрозофилы по холодоустойчивости свидетельствует о том, что происходит сезонное генетическое изменение этого показателя.

Определённый интерес представляет анализ изменения комплекса количественных признаков в природной популяции дрозофилы при сезонной динамике экологических факторов (рис. 3.33). Весной имеют преимущество особи с высокими холодоустойчивостью и плодовитостью, а летом – с низкими значениями

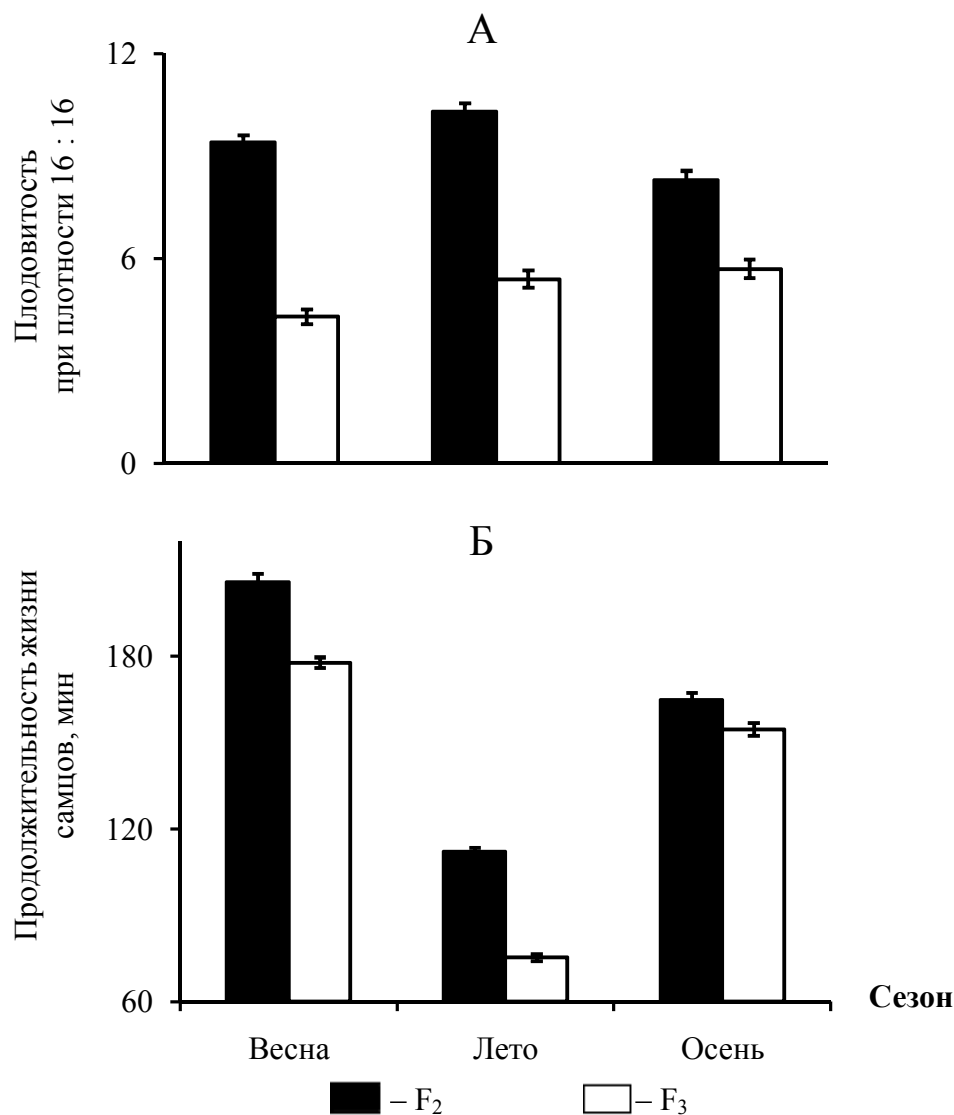


Рис. 3.33. Сезонная динамика природной популяции дрозофилы по плодовитости при высокой плотности (А) и холодоустойчивости самцов (Б).

этих количественных признаков. Осенью в популяции сохраняется доминирование особей с низкой плодовитостью, но их холодоустойчивость повышается. Важно подчеркнуть, что сезонные показатели холодоустойчивости и плодовитости у дрозофилы устойчиво воспроизводятся в двух последовательных поколениях.

ях, что говорит об их генетической детерминации. Характер связи этих показателей отслеживает сезонное изменение условий жизни дрозофилы и определяется действием циклического отбора по обоим биологическим показателям.

3.3.4. Взаимосвязь сезонной динамики фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам и реакции на увеличение плотности

Как следует из выше изложенного, признак «реакция на плотность» – есть не что иное, как «норма реакции» по плодовитости в градиенте условий плотности популяции. Для его оценки были использован коэффициент ИР – индекс регуляции плодовитости, оцениваемый делением средней плодовитости самок при высокой плотности на их плодовитость при низкой. Таким образом, чем выше ИР, тем больше устойчивость к повышенной плотности населения.

Было показано, что при сезонной смене условий жизни популяции от весны к осени её средний ИР увеличивается (т.е. растёт устойчивость популяции к повышению плотности), что обусловлено, в основном, понижением плодовитости особей при низкой плотности. Также наблюдается повторяемость данных результатов в двух поколениях. Это позволяет предположить о наследственной детерминированности устойчивости популяции к действию плотности при сезонном изменении численности.

При использовании дисперсионного анализа была обнаружена генетическая гетерогенность по реакции особей на изменение плотности в природной популяции в весенний и летний периоды и не обнаружена в осенний. Анализ сезонной динамики изменчивости по взаимодействию «линия-плотность», оценивавшего вклад в общую изменчивость генетической компоненты по устойчивости особей к увеличению плотности, показал, что наибольшее генетическое разнообразие по изучаемому показателю наблюдается весной, к лету оно уменьшается, а осенью – отсутствует.

Структурный анализ популяции по модификационной изменчивости плодовитости в градиенте плотности привёл к выделению четырёх и трёх классов

особей при оценке фенотипической и генотипической структуры соответственно. Общая характеристика классов, так же как сценарий их сезонной динамики в обоих случаях сходен. Первый структурный класс составили линии, особи которых имели низкий ИР по плодовитости. Другими словами, эти линии имели высокую плодовитость при низкой плотности и сильно понижали её при увеличении плотности. Ранее такие линии были названы р-типом или регулируемым типом (Гречаный и др., 1989; 1996; 1997; 2004а). Эта группа линий была наиболее многочисленной весной, к лету её количество сокращалось, а осенью почти полностью исчезла (единичные линии по фенотипической структуре). Второй и третий классы включали линии с высоким показателем ИР, для них характерна низкая плодовитость при высокой плотности и слабое её понижение при возрастании плотности населения. Ранее такие линии стали обозначать н-типом или нерегулируемым типом (Гречаный и др., 1989; 1996; 1997; 2004а). Эти группы линий были относительно малочисленны весной, летом их количество резко возрастало, а осенью этот тип доминировал полностью.

Таким образом, с одной стороны, детерминируемая генетически фенотипическая пластичность плодовитости последовательно сокращалась от весны к осени. Другими словами, обнаруживалась сезонная динамика изменчивости по второму сценарию, обнаруженному нами по морфологическим признакам. Кроме того, оценка структуры популяции по изменчивости количественных морфологических признаков показала, что в популяции по мерным признакам происходит отбор. Другими словами, снижение фенотипической изменчивости от весны к осени определяется сезонным отбором генотипов, детерминирующих небольшой размах изменчивости. Т.е. картина идентичная сезонной динамике соотношения р- и н-типов по реакции плодовитости на увеличение плотности, если учесть, что р-тип обладает широкой модификационной изменчивостью плодовитости в градиенте плотности, а н-тип – узкой. Эти результаты позволили выдвинуть предположение о том, что в природной популяции «Иноземцево» идёт сезонный отбор изменчивости по комплексу количественных признаков. Для проверки этого предположения мы отобрали по 10 линий р- и н-типов по плодовитости и оценили

у самок из этих линий ЧВА и ДК. Полученные результаты свидетельствуют о том, что р-тип по плодовитости обладает высокой внутрилинейной изменчивостью по ЧВА и ДК, а н-тип, соответственно, низкой изменчивостью морфологических признаков (Прил. Б, табл. Б.27).

Таким образом, в настоящей работе нами показано, что сезонная динамика изменчивости комплекса количественных признаков определяется сезонным отбором генотипов. При этом в направлении от весны к осени накапливается количество генотипов с умеренной внутрилинейной изменчивостью и сокращается – количество с высокой изменчивостью. Этот процесс связан с сезонной динамикой экологических факторов в течение активного периода жизнедеятельности дрозофилы. Так, в начале этого периода, весной, численность популяции и температура воздуха низкие, т.е. в качестве селективного фактора выступает абиотический, т.е. неблагоприятная температура.

По мере потепления плотность популяции увеличивается и в летне-осенний период уже этот биотический фактор во многом определяет жизнедеятельность популяции. На основании результатов, полученных в настоящем исследовании, можно заключить, что если лимитирующий фактор – абиотический, отбор направлен на увеличение количества генотипов с широкой модификационной изменчивостью. Такая ситуация характерна для весны, в фазе активного роста популяции. Напротив, когда лимитирующим фактором становится биотический, отбор благоприятствует генотипам с узкой нормой реакции. Такое положение устанавливается в летне-осенний период, когда наступает фаза пика и последующей депрессии численности. В этот период популяция готовится к зимовке.

3.4. Оценка сезонной динамики фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по количественным признакам

Специфической особенностью настоящего исследования является подробный анализ сезонной динамики компонентов изменчивости, который позволяет существенно расширить наши представления о сезонном отборе.

Эта задача решалась нами на общепопуляционном и внутривидовом (структурном) уровнях. В первом случае для анализа были привлечены методы описательной статистики, т.е. средние арифметические и коэффициенты вариации (*CV*). При этом с помощью последнего нами была оценена как общая фенотипическая изменчивость, так и её основные составляющие: модификационная и генетическая. С привлечением различных схем дисперсионного анализа нами были оценены вклады и вычислены доли влияния основных компонентов общей (фенотипической) дисперсии: модификационной, генетической и случайной. Подробный анализ сезонной динамики генетического и модификационного компонентов позволил заключить, что прямой биологической связи между размерами признака и его изменчивостью не существует. Так, сезонная динамика общей фенотипической изменчивости аналогична изменению её генетической компоненты, т.е. увеличивается от весны к лету и уменьшается от лета к осени. При этом средние значения показывают обратную динамику, т.е. уменьшаются от весны к лету, и увеличиваются от лета к осени. Такой тип сезонной динамики был назван нами первым сценарием и является отражением циклического сезонного отбора по средним, характерным для счётных признаков. Модификационная изменчивость снижается в направлении от весны к лету и далее к осени, причём различия между весенней и летней выборками незначительные, а осенняя по этому показателю намного ниже. Этот тип сезонной динамики мы назвали вторым сценарием, который свидетельствует о наличии циклического сезонного отбора по ширине «нормы реакции». Эта форма отбора характерна для мерных признаков.

На внутривидовом уровне мы оценивали фенотипическую структуру по количественным морфологическим признакам с использованием пяти подходов. На основании анализа результатов оценки фенотипической структуры с помощью первого подхода установлено, что для ЧСЦ и ДБ весной и летом характерен стабильный тип структуры с модальным II-классом. Для ЧВА этот тип встречается весной и осенью. Реагирующий тип фенотипической структуры, в которой модальный статус имеет класс с экстремальным значением признака (V-класс по ЧСЦ и по ДБ и IV-класс по ЧВА) характерен для ЧЩА и ДБ осенью и по ЧВА ле-

том. Исходя из вариантов чередования двух выделенных типов структуры по сезонам, можно предложить два сценария сезонной динамики фенотипической структуры по классической группировке данных. Первый – в весенне-летний период отсутствуют заметные изменения, но они имеют место осенью (ЧСЩ и ДБ). Второй – такая серьёзная перегруппировка происходит, как минимум, дважды в течение активного периода жизнедеятельности: в весенне-летний и летне-осенний сезоны (ЧВА). Отнесение сезонной динамики фенотипической структуры к первому или второму сценарию в основном связан с периодом формирования структуры реагирующего типа. В тех случаях, когда она возникает в середине периода активной жизнедеятельности, в нашем случае – летом, есть основания говорить о первом сценарии сезонной динамики, если в конце – то о втором. Нетрудно заметить связь этих двух выделенных сценариев сезонной динамики с двумя, описанными в разделе 3.1. вариантами сезонного изменения фенотипической изменчивости. Этот факт, безусловно, свидетельствует о том, что резкое снижение или, наоборот увеличение фенотипической изменчивости происходит из-за интенсивной фенотипической перегруппировки, в свою очередь определяющейся формированием в популяции реагирующего типа фенотипической структуры. Подчеркнём, что обнаруженная сезонная динамика фенотипической структуры по счётным признакам статистически достоверна, а её особенности лишены половой специфики.

Использование первых трёх методов оценки фенотипической структуры даёт основание для её классификации (типизации). Так, на основании формального статистического подхода, оценивающего достоверность различий в распределении фенотипических классов можно выделить три типа фенотипических структур, специфичных для каждой сезонной выборки. Первый тип характеризуется нормальным распределением, модальным является П-класс, а соотношение между Н и В классами примерно сопоставимое. Этот тип специфичен для весенней выборки. Для второго типа характерно смещение в левый сектор распределения, модальным является Н или ОН-класс, количество особей в П-классе субмодальное, в В и ОВ-классах небольшое или единичное. Такой тип структуры характерен для

летней выборки. Третий – смещение в правую часть распределения, характеристика этого типа по крайним классам (ОН, Н, В) противоположна предыдущему, а по II-классу аналогична. Третий тип структуры характерен для осенней выборки. С биологической точки зрения два последних типа целесообразно объединить в один и назвать его реагирующим. Тогда у нас получилось два основных типа структуры – стабильный и реагирующий, которые в целом соответствуют эколого-генетической концепции регуляции численности. Однако в нашем случае речь идёт не о численности, а об изменчивости количественных признаков.

Рассмотрим сезонную смену этих двух типов фенотипических структур на примере ЧВА и ДК, поскольку сезонная динамика по этим признакам выглядит более интенсивной и целенаправленной, чем по ЧСЩ и ДБ. Возможно, что это связано с различиями в установленной адаптивной ценности между двумя парами этих признаков. Например, веточки аристы обладают очень важной функцией определения ориентации в пространстве, крыло – полёт, наиболее важная форма движения для летающих насекомых. Об адаптивной ценности стерноплевральных щетинок известно мало, а длина бедра в передвижении взрослой дрозофилы играет более скромную роль, чем, например, у кузнечиков (Colombo et al., 2004). Поскольку по ДК классы ОВ и ОН встречаются нечасто, то при построении обобщённой картины типов фенотипической структуры их можно проигнорировать. В этом случае, фенотипическая структура по ДК весной принадлежит к стабильному, а летом (Н-класс модальный) и осенью (В-класс модальный) – к реагирующему. Сценарий сезонной динамики структуры по ДК примерно соответствует второму типу, выявленному по ЧВА, т.е. в течение сезонного цикла существенные перегруппировки популяционной структуры происходят дважды. Так же, как и в случае с ЧВА, это определяется наличием реагирующего типа структуры в середине периода активной жизнедеятельности, т.е. летом. Отличие заключается в более интенсивной перегруппировке, происходящей в летне-осенний период, что определяется наличием летом реагирующего типа с доминированием особей с низкими значениями признака, а осенью – того же типа структуры, но с доминированием мух с высокими значениями ДК.

Результаты применения первых трёх подходов оценки фенотипической структуры привели к выявлению одних и тех же закономерностей. Это важно подчеркнуть, так как каждый из подходов имел различия по использованию статистических методов. Другими словами, можно прийти к выводу об объективности полученных результатов, не зависящих от нюансов статистического протокола. В то же время, степень оценки влияния генетических факторов и, следовательно, потенциал действия отбора, во всех трёх подходах весьма существенно различался. Так по результатам применения первого подхода мы могли лишь предполагать возможность влияния естественного отбора на обнаруженную динамику фенотипической структуры, после применения второго получить подтверждение, что оно имеет место. Результаты использования третьего подхода позволяют нам обеспечить доказательства весьма существенного влияния естественного отбора на формирование обнаруженной нами сезонной динамики фенотипической структуры.

Тем не менее, несколько противоречий не дают нам возможности полностью удовлетвориться результатами первых трёх подходов в оценке возможного влияния отбора на сезонную динамику фенотипической структуры по изученным морфологическим признакам. Как показал факторный анализ, влияние межлинейных различий по счётными и мерным признакам не различается, а по фактору «поколение» эти различия весьма существенны. Большее влияние условий тестирования (поколения) и меньшее – межлинейных на мерные признаки явно противоречит тому, что по ДК выделили пять фенотипических классов, а по обоим счётным – по три. Второе противоречие касается того, что стабильный тип фенотипической структуры по средним встречается весной, а реагирующий – летом и осенью. В то же время такие важные компоненты изменчивости, как внутрилинейная (модификационная), в некоторых случаях – и межлинейная в том же направлении уменьшаются. Третье противоречие заключается в отнесении сезонной динамики по ДК к тому же сценарию, что и ЧВА, хотя сезонная динамика фенотипической изменчивости по этим признакам, напротив, принадлежат к двум разным сценариям.

Наличие этих противоречий означает, что группировка по средним значениям признаков не всегда может вскрыть реальный потенциал влияния сезонного отбора на фенотипическую структуру популяции. В частности, это относится к признакам с непрерывной вариацией, существенным размахом модификационной изменчивости и важных в адаптивном отношении. В нашем случае это имеет прямое отношение к ДК. Поэтому в рамках четвёртого подхода мы оценили фенотипическую структуру по модификационной изменчивости. Было обнаружено, что по счётным признакам эта структура включает три класса, а по мерным – два. Количество фенотипических классов в данном случае соответствует уровню общей фенотипической изменчивости, выраженной в коэффициентах вариации. То есть счётные признаки характеризуются большим количеством фенотипических классов по модификационной изменчивости и более высокими значениями CV по сравнению с мерными. Сезонная динамика соотношения этих классов практически полностью соответствовала данным ранее полученным по показателям изменчивости на общепопуляционном уровне (CV общему, CV внутрелинейному и CV межлинейному) по мерным признакам. В общем, можно констатировать, что по мерным признакам сезонный отбор благоприятствует фенотипам с узкой нормой реакции, а по счётным – с промежуточной. Т.е. по мере смены сезонов года фенотипы с малой фенотипической пластичностью по мерным признакам и стабильные фенотипы по счётным последовательно увеличиваются в количестве. При этом сезонное изменение средних, также в значительной степени формирующейся отбором, весьма отлично – от весны к лету уменьшение, от лета к осени увеличение. Очевидно, обе формы циклического сезонного отбора – отбор на средние и отбор на изменчивость могут происходить одновременно. В этом контексте интересно рассмотреть результаты корреляции линейных показателей средних и CV количественных морфологических признаков. Средние значения ЧСЦ обнаружили положительную корреляцию с фенотипической изменчивостью, по ЧВА – отрицательную. Эта тенденция устойчива в течение всего сезонного цикла. При сопоставлении средней длины крыла и бедра с изменчивостью мерных признаков по сезонам оказывается, что весной и летом обнаруживается

тенденция к отрицательной связи между ними, т.е. чем выше среднее, тем ниже *CV*, и наоборот. Для осенней же выборки более характерна другая тенденция – положительная связь между средними арифметическими и изменчивостью. Эти данные свидетельствуют в пользу того, что по счётным признакам обе эти формы отбора сосуществуют достаточно стабильно, при этом направление их воздействия могут как совпадать (ЧЩА), так и противодействовать (ЧВА). Такая картина, на наш взгляд, свидетельствует в пользу утверждения о большей важности отбора по средним для счётных признаков. Для мерных признаков ситуация более сложная и в целом её можно охарактеризовать как отсутствие стабильных тенденций между отбором по средним значениям и отбором по изменчивости в течение сезонного цикла. Тем не менее, на основании выше изложенного можно сделать вывод, что отбор по модификационной изменчивости (по ширине «нормы реакции») для мерных признаков имеет более важное значение, чем отбор по средним.

Использование пятого подхода значительно расширило наши возможности в плане анализа сопряжённого отбора по комплексу изученных показателей. Так, обнаружено, что отсутствие корреляции между ЧЩ и ЧВА на общепопуляционном уровне вовсе не означает, что в популяции отсутствуют генетически детерминированные группы особей, у которых есть как положительная, так и отрицательная корреляция между ними. В то же время, их незаметность на общепопуляционном уровне объясняется наличием стабильного типа структуры, характеризующегося доминированием класса со статистическим промежуточными (в данном случае – с отсутствием корреляции) значениями группируемого показателя и примерным паритетом групп реагирующего типа. Факт консервации популяционной изменчивости таким типом структуры раскрывается нами в гл. 4 настоящей диссертации. Сезонная динамика связей между мерными признаками приводит к селекционному наращиванию групп особей с отсутствием корреляции между ними от весны к осени. Другими словами, сокращение изменчивости этих признаков сопровождается снижением связи между ними. За оба эффекта ответственен сезонный отбор на сужение модификационной изменчивости.

Таким образом, исследование природной популяции *Drosophila melanogaster* привело к получению новых сведений о динамике структуры популяции по комплексу количественных признаков и особенностях функционирования циклического отбора. Попробуем интерпретировать эти данные в рамках влияния двух сезонно меняющихся экологических факторов - температуры и плотности на комплекс количественных признаков, в том числе – связанных с размерами тела, плодовитостью и холодоустойчивостью, определяющих адаптивную стратегию популяций.

3.5. Влияние температуры и плотности на адаптивную стратегию и популяционный гомеостаз природной популяции дрозофилы

Температура и плотность обладают отрицательным эффектом на такой важный в адаптивном отношении признак, как размеры тела (см. гл. 1), т.е. при повышении температуры и плотности размеры тела уменьшаются, при снижении – увеличиваются. Увеличение плодовитости у дрозофилы ограничено размерами тела, таким образом, плодовитость положительно связана с размерами тела (Гречаный и др. 2004а). Примерно таким же образом обстоит дело и с холодоустойчивостью – чем больше размеры тела – тем выше холодоустойчивость, и наоборот. Рассмотрим каким образом изменяются эти показатели на фоне изменений экологических факторов в исследованной нами природной популяции *D. melanogaster*. Весной для Северного Кавказа характерны невысокие и нестабильные температуры, поэтому мухи активны в течение всего светового дня. Пищи мало и она существенно диспергирована в пространстве, что требует для её активного поиска высокой двигательной активности. Плотность популяции низкая – так называемый «конкурентный вакуум». В этих условиях особи из популяции дрозофилы характеризуется в среднем высокой плодовитостью при низкой плотности, холодоустойчивостью, промежуточными размерами тела и чувствительностью к перенаселению. Летом температура воздуха около 30° С, поэтому мухи активны утром и вечером. Ресурсов больше, чем весной, но плотность населения экстремальна. Соответственно, в этот период, судя по средним показателям, особи устойчивы к

увеличению плотности, чувствительны к низкой температуре и обладают мелкими размерами. Осенью температура воздуха снижается примерно до 20 °С, плотность остаётся высокой, но не экстремальной, пища в избытке (время созревания основной массы фруктов и, в первую очередь, винограда). В течение этого сезона дрозофилы также устойчивы к увеличению плотности, холодоустойчивы и имеют крупные размеры. Эти особенности сохраняются в нескольких последовательных поколениях, что говорит о наследственной обусловленности изменений этих количественных признаков и свидетельствует о существенной вкладе отбора в обнаруженную сезонную динамику. Действительно, нами показано, что общепопуляционные значения обусловлены доминированием в фенотипической структуре популяции весной генетически детерминированного типа особей с промежуточными размерами тела, адаптированные к «конкурентному вакууму», резко понижающие плодовитость при перенаселении и имеющие наибольшую холодоустойчивость. Летом преобладают фенотипические классы с генетически детерминированными мелкими размерами тела, устойчивые к увеличению плотности и чувствительные к низкой температуре. Осенью преимущество получают фенотипы наиболее крупных размеров, устойчивые к увеличению плотности и низкой температуре.

Таким образом, при сезонной смене условий жизни температура и плотность изменяются параллельно – от весны к лету увеличиваясь, а от лета к осени уменьшаясь, их суммарное действие приводит к соответствующей динамике размеров тела особей. Т.е. размеры тела особей, оцениваемые нами по количественным морфологическим признакам, уменьшаются от весны к лету и увеличиваются в лето – к осени. Вместе с тем, изменение плодовитости от весны к лету и далее к осени происходит в одном направлении, т.е. к последовательному снижению от весны – к лету и далее – к осени. Этот факт указывает на неоднозначную связь плодовитости и размеров тела. Если в весенне-летний период связь этих признаков была очевидна, то осенью закономерность нарушалась. Аналогичный вопрос возникает и при сравнении размеров тела и холодоустойчивости. Если их изменение по сезонам вполне логично и никаких вопросов не вызывает, то при сопостав-

лении средних размеров тела и холодоустойчивости весенней и осенней выборок выясняется, что крупные мухи из осенней выборки оказываются менее холодоустойчивы, чем мухи с промежуточными размерами тела из весенней выборки. Эта странность также нуждается в объяснении.

Вначале рассмотрим связь размеров тела с плодовитостью. Наличие осенью крупных низко плодовитых самок дрозофил можно интерпретировать двояко – с формальных позиций, согласно которым различные генотипы характеризуются различными средними значениями размеров тела и с позиций, согласно которым наследуются и являются мишенью сезонного отбора не средние значения, а норма реакции количественных признаков. В соответствии с формальной гипотезой r - и n - особи, адаптированные к низкой и высокой плотности соответственно, и имеющие в этих условиях преимущество в плодовитости отличаются размерами тела. При этом, в отличие от плодовитости, допускается, что особи r -типа имеют более крупные, а особи n -типа более мелкие размеры тела, независимо от плотности. Эта точка зрения получила распространение после лабораторных экспериментов (Тараканов и др., 1988), а также после анализа отдельных сборов из природных популяций (Гречаный и др., 1989а, Гречаный и др., 2004а). При исследовании сезонных выборок популяции «Иноземцево» оказалось, что такая схема для описания сезонной динамики не годится. В этой связи пришлось вводить понятие об r_1 -типе особей – классический тип крупных особей с высокой плодовитостью, доминирующих весной и r_2 -типе – крупных особей с низкой плодовитостью, доминирующих осенью (Гордеева, 2000; Гречаный и др., 2004а).

В свете представленных в настоящей диссертации сведений, можно предложить иной взгляд на эту проблему. В соответствии с ним осенние особи – это не r -, а всё же n -тип особей с модификационно увеличенными размерами тела благодаря избытку пищи при достаточно высокой плотности (Ермаков, 2000; Гречаный и др. 2004а, б). В настоящей работе с использованием пяти различных подходов к оценке фенотипической структуры этой природной популяции показано, что, во-первых, осенью существенно увеличивается связь между счётными признаками и, ослабляется между мерными, что для обеих пар признаков в целом не

является характерным. Это значит, что осенью происходит существенное изменение сопряжённости комплекса морфологических признаков, обусловленное, очевидно, подготовкой к зиме. С другой стороны, сопоставление изменчивости плодовитости и некоторых морфологических признаков, проведённое в настоящей работе показывает, что особи n-типа по плодовитости являются одновременно и особями с низкой изменчивостью и по размерам тела. Таким образом, можно сделать вывод, что особи, представляющие осеннюю популяцию – это всё-таки особи n-типа. Однако, в результате предшествовавшего отбора по ослаблению корреляции комплекса количественных морфологических признаков, у этих особей появилась возможность резко нарастить размеры тела, что и было реализовано при массовом созревании урожая фруктов, прежде всего, винограда. В этом есть и очевидный адаптивный смысл. Мухам, готовящимся к зиме нет смысла тратить энергию на увеличение плодовитости, даже в благоприятных условиях, напротив, наращивание размеров тела и, как следствие, возрастание холодоустойчивости повышает шансы на успешную зимовку. Отметим, что к схожим выводам приходят и другие исследователи (Дубинин, 1966; Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002). Итак, весной, после зимовки в популяции доминирует тип особей, с генетически детерминированной широкой «нормой реакции» по размерам тела и плодовитости. В условиях «конкурентного вакуума», нестабильных температур и количества пищи этот тип характеризуется высоким репродуктивным потенциалом, холодоустойчивостью и чувствительностью к перенаселению. В начале периода активной жизнедеятельности, когда после зимовки в популяции остаются единичные особи, для быстрого восстановления численности важны особи именно с такими характеристиками (Дубинин, 1966). Подчеркнём, что широкая модификационная изменчивость, характерная для популяции в этот сезон, чётче дифференцирует генотипы и отбор по средним количественным признакам в этой ситуации может быть весьма эффективным. В этой связи можно предположить, что в нестабильных условиях выгодна форма отбора по средним. Летом, при наличии переуплотнения и высокой температуры идёт отбор на сужение «нормы реакции» по размерам тела, который усиливается модификационным эффектом снижения размеров

особей, вызванным недостатком ресурсов. Такой тип особей более экономичен, характеризуется большей скоростью развития и короткой продолжительностью жизни, ему свойственна низкая потребность в пище. высокая термоустойчивость и резистентность к перенаселению. Эти качества особей дрозофилы в летний период способствуют выходу численности популяции на плато и её стабилизации на высоком уровне. Возвращаясь к сравнительному анализу размеров тела при изменении численности и плотности у видов из различных таксонов (см. гл 1), мы полагаем, что при переуплотнении могут получать преимущества особи как с мелкими, так и с крупными размерами тела. Это зависит от адаптивной стратегии популяций у видов животных с различной биологией. У насекомых эффективным способом получения преимущества в конкуренции в условиях недостатка ресурсов может являться понижение потребности в них путём снижения размеров тела и укорочения жизненного цикла. У мышевидных грызунов, обладающих более сложным поведением и продолжительным жизненным циклом, этот эффект может быть достигнут благодаря приобретению большей агрессивности и, как следствие, более высокого ранга в социальной иерархии (Мошкин, Шилова, 2008). Эти качества, как известно, приобретают более крупные особи. Важно, однако, подчеркнуть, что в таких условиях происходит резкое снижение модификационной изменчивости, в результате чего отбор на крупных и мелких особей может утратить биологический смысл. Об некоторых эффектах такого рода у мышевидных грызунов указывает В. Лиликер (1999).

Осенью, как и в летний период, мы можем наблюдать в природной популяции дрозофилы специфичное наложение двух эффектов (модификационного и селекционного) сезонной динамики экологических факторов. Так, в осенний период численность популяции остаётся достаточно высокой, что определяет низкую плодовитость мух. В то же время, осенью популяция имеет избыток корма (время созревания винограда и основной массы других фруктов) и относительно невысокую температуру воздуха (около $+20^{\circ}\text{C}$). Оба этих фактора приводят к модификационному увеличению размеров тела особей. Эффект усиливается генетической гомогенностью «нормы реакции», которая способствует однонаправленному (сра-

зу все и в одном направлении) укрупнению мух. Кроме того, такой тип особей характеризуется холодоустойчивостью. Вместе с тем, этим особям свойственна высокая резистентность к перенаселению и низкая плодовитость как при низкой, так и при высокой плотности. Это результат предшествующего отбора в пользу особей n-типа, обеспечивающий адаптацию популяции в условиях высокой, но не экстремальной плотности осенью. Таким образом, в осенний период мы видим противоположные по направлению модификационный и селекционный эффекты плотности и температуры. Это приводит к тому, что в отличие от лета, когда n-особи имеют мелкие размеры тела и высокую плодовитость при высокой плотности, осенью n-особи обладают крупными размерами тела и низкой плодовитостью при любой плотности. Селекционное сужение «нормы реакции» количественных признаков подготовлено постепенным увеличением «предсказуемости» сезонной динамики комплекса экологических факторов, в первую очередь численности населения и количества ресурсов. Вместе с тем противоположное изменение этих показателей приводит к резкому модификационному увеличению размеров тела при стабильно низкой плодовитости. Крупные размеры тела и низкая плодовитость увеличивают шансы мух на удачную зимовку (Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002). Очевидно, что увеличение размеров тела и снижение плодовитости свидетельствует о переориентации потребления и расхода энергии в организме и нацелены на накопление пищевых запасов и крайне экономный их расход (Chippindale, et al., 2003; Teotónio et al., 2004; Trajković et al., 2013). Эти особенности метаболизма гарантируют выживание мух в течении зимнего периода при низких температурах и отсутствии пищи. Ослабление корреляций по комплексу количественных признаков, возможно, позволяет этому типу особей после зимовки перенаправить энергию на репродукцию. Под влиянием отбора в зимний период, а также среди потомства перезимовавших самок может происходить выщепление особей r-типа.

Известно, что особенности перераспределения ресурсов могут зависеть от экологической специализации вида (Baranovská, Knapp, 2014; Geerts et al., 2014). В некоторых случаях речь идёт даже об исключениях из правила Бергмана (Parsons, Joern, 2014). Обсуждение этой проблемы мы продолжим в следующих

главах настоящего диссертационного исследования, где этот вопрос рассматривается на других объектах.

Вернёмся к вопросу о связи холодоустойчивости и размеров тела. Известно, что существует два существенно различных показателя холодоустойчивости и, соответственно, два разных физиологических механизма адаптации к ним. Первый – это устойчивость к холодному шоку, который представляет собой резкое непредсказуемое и достаточно кратковременное снижение температуры примерно до 1-2 °С. Резистентность к такому стрессу достигается за счёт скорости выброса глицерина и других «антифризов» в гемолимфу, этот процесс, в свою очередь связан с размерами запасующих органов (Lee et al., 1987; Czajka, Lee, 1990; Denlinger et al., 1991; Chen, Walker, 1993, 1994). В этом случае холодоустойчивость связана с крупными размерами опосредованно, через крупные размеры внутренних органов. Другой механизм заключается в адаптации к жизни при пониженных температурах, которыми для дрозофил являются температуры примерно 12-14 °С (Bouletreau-Merle, 1990; 1992; Gibert et al, 1998; Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002). В этом случае холодоустойчивость прямо связана с размерами тела прежде всего вследствие их меньшей теплоотдачи (Чернышёв, 1996). Как уже выше упоминалось, весной для Северного Кавказа характерны нестабильные температурные условия, вполне соответствующие определению холодного шока. Летом температура очень высокая, а осенью пониженная. В последнем случае можно говорить об адаптации к пониженным температурам. Наша методика оценки холодоустойчивости соответствовала холодному шоку, но не адаптации к пониженным температурам. Неудивительно, что к нему оказались более устойчивы мухи из весенней выборки, размеры тела которых были меньше, чем у мух осенней. Хотя и особи весенней и осенней выборок обладали крупными размерами и высокой холодоустойчивостью по сравнению с насекомыми из летней. Таким образом, холодоустойчивость лишь в контрастных температурных условиях обнаруживает чёткую связь с размерами тела.

Как воздействие селекционно-генетических механизмов на популяционную структуру по количественным признакам связано с экологическими факто-

рами? На основании результатов, полученных в настоящем исследовании можно заключить, что в условиях адаптации к биотическим, плотностно-зависимым факторам селективное преимущество получают стабильные, малоизменчивые генотипы. При сезонной смене условий жизни такая ситуация характерна для активного периода жизнедеятельности (лето и осень). В условиях доминирования абиотических, в значительной степени случайных, не зависящих от плотности факторов селективное превосходство получают нестабильные, высоко изменчивые генотипы. В природе такая ситуация характерна для периода зимовки и сразу после неё.

Итак исследование сезонной динамики природной популяции дрозофилы привело к получению новых сведений, касающихся регуляции внутривидовой изменчивости, связанной с взаимодействием генотип-среда. Оказалось, что сезонное изменение температуры и плотности приводит к сужению нормы реакции в результате отбора. Отбор таких «стабильных» генотипов позволяет осенью резко увеличить средние размеры тела за счёт модификационных эффектов и тем самым повысить холодоустойчивость и шансы на удачную зимовку. Насколько выявленные на дрозофиле закономерности характерны для видов членистоногих с другой популяционной биологией. Для ответа на этот вопрос мы обратились к следующему объекту исследования – *Daphnia pulex*.

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

При исследовании влияния экологических (экзогенных) и генетических (эндогенных) факторов на изменчивость природных и лабораторных популяций обычно тестируются особи из генетически отличных выборок (лабораторных линий или выделенных из природной популяции семей и клонов) в контрастных условиях экологического фактора (Тараканов, 1982; Глотов, Тараканов, 1983; Тараканов и др., 1988; Ямпольский, 1992; Leroi et al., 1994; Гречаный и др., 1996, 2004; Bitner-Mathe, Klaczko, 1999; Bublly, Loeschcke, 2001; Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002; Hoffmann, Weeks, 2007; Chakir et al., 2008; Hoffmann, 2009). В качестве основных биологических показателей в этих работах используют количественные признаки, поскольку к ним относится большинство показателей, определяющих адаптацию особей к экологическим условиям.

Обычно в этом случае действие эколого-генетических факторов на изменчивость количественных, в том числе – адаптивно-ценных признаков, складывается как минимум из трёх компонентов: влияние генотипа, т.е. наследование значений признаков; воздействие среды, т.е. изменчивость признаков в градиенте экологических факторов; взаимодействие генотип-среда, определяющее наследственную детерминацию нормы реакции (Eisen, Saxton, 1983; Leroi et al., 1994). Соотношение этих компонентов в определении селекционно-генетических процессов, регулирующих изменчивость популяций, вызывает определённые дискуссии в научной литературе (Guissande, 1993; Kishida et al., 2010).

При всём многообразии подходов к исследованию этих процессов можно выделить два генеральных направления: оценка влияния вышеупомянутых компонентов на исследуемую выборку особей как целого (Ямпольский, 1992; Животовский и др., 1996) и выделение групп особей, отличающихся по характеру

влияния этих компонентов (Гречаный и др., 1996; 1997; 1998; 2004; Rossi et al., 1998; Sarnelle, 2008; Питулько и др., 2009; Gorbi et al., 2011).

В первом случае, например, оценивается генетическая детерминация фенотипической пластичности отдельных групп количественных признаков (Гречаный и др., 1989; 1996; 1997; Amlou et al., 1998; Орбович, Тарасьев, 1999; Sisodia, Singh, 2002; Joly et al., 2004; 2010; Araripe et al., 2008) или их комплекса (Глотов, Тараканов, 1985; Животовский и др., 1996; Гречаный и др., 1998; 2004; Colombo et al. 2004; Teotónio et al., 2004; Norry et al., 2006; Swindell, 2006; Chakir et al, 2008). С этой же целью исследуются особи из инбредных лабораторных линий (Leroi et al., 1994; Лазебный и др., 1996; Hoffmann, Weeks, 2007) или выборки из природных популяций. Этот уровень исследования очень важен для получения картины влияния эколого-генетических факторов по изучаемым количественным признакам на популяцию в целом.

В тоже время, любая совокупность особей не является гомогенной по отношению к факторам различной природы, поэтому оценка структурного разнообразия детализирует возможные пути и сценарии влияния упомянутых факторов на изменчивость и формирование различных компонентов последней. Именно эту задачу и преследует второе направление.

Сочетание обоих подходов, т.е. анализ влияния генотипа, среды и их взаимодействия на количественные признаки в масштабе, как всей популяции, так и отдельных структурных классов особей внутри неё, является эффективным подходом для выявления механизмов регуляции изменчивости. Например, можно постулировать наличие следующего сценария. На популяционном уровне достоверное влияние генетических факторов на фенотипическую пластичность количественных признаков не обнаруживается. При этом структура популяции может включать две группы особей с противоположным эффектом влияния эколого-генетических факторов. В количественном отношении эти группы приблизительно равноценны и на популяционном уровне их эффект взаимоисключающ. Наоборот, при наличии достоверного влияния генетических факторов на фенотипиче-

скую пластичность, структура может включать один класс, и в этом случае оба подхода эквивалентны.

Два выше приведённых сценария представляют собой крайние варианты, более вероятно, что на популяционном уровне влияние эколого-генетических факторов на исследуемые признаки достоверно, а структура включает несколько классов, различия между которыми могут быть разнообразны как в количественном, так и в качественном отношении.

Кроме того, при исследовании изменчивости комплекса количественных признаков очень важен анализ корреляций, поскольку, также являясь показателями изменчивости, они позволяют обнаружить новые особенности эколого-генетических механизмов её регуляции. Особый интерес в этом случае представляет выявление связей между морфологическими признаками, например, длиной тела и физиологическими признаками, например плодовитостью и выживаемостью. Это позволит уточнить, насколько обнаруженные механизмы регуляции изменчивости влияют на формирование адаптивной стратегии популяции (Тараканов и др., 1988; Leroi et al., 1994; Гречаный и др., 1998; 2004; Perender, Lynch, 2000; Frost et al., 2010; Kishida et al., 2010).

Общеизвестно, что численность фитопланктонных водорослей, являющихся кормом для зоопланктонных ракообразных, таких, как дафния, является важнейшим сезонно-меняющимся экологическим фактором (Кожов, 1962; Perrin et al., 1992; Кожова, Бейм, 1993; Кобанова и др., 2007). Поэтому для оценки влияния экологического фактора на структуру популяции дафнии мы использовали разные концентрации одноклеточной водоросли хлореллы.

Исследование этих вопросов начинали с анализа результатов описательной статистики и структуры изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дафнии.

4.1. Структура изменчивости природной популяции дафнии по количественным морфологическим признакам

Из анализа средних и ИР очевидно, что экологическая реакция на изменение количества корма, кроме цикломорфных признаков, по всей совокупности клонов не проявляется (табл. 4.1). Отсутствие выраженной однонаправленной реакции по большинству исследованных признаков свидетельствует о достаточно «мягком» действии изменения количества корма в выбранных грациях.

Для оценки влияния генетических факторов на изменчивость оценивали достоверность различий по среднему и ИР между поколениями. Показано (табл. 4.1), что различия по средним в большинстве случаев достоверны, а по ИР – недостоверны. Это указывает на то, что наследственная преемственность лучше выражена по ИР, чем по средним.

Анализ показателей CV в настоящем разделе проводили на общепопуляционном уровне, при этом вычисляли три показателя CV : общий, внутриклональный и межклональный. Все три показателя изменчивости определяли как при 100, так и при 10 тыс. кл/мл. Общий показатель оценивал размах всей фенотипической изменчивости по признаку, внутрелинейный – изменчивость, связанную с различными случайными эффектами, в этот компонент изменчивости включали вариацию, как между поколениями, так и между особями внутри экспериментальной ячейки. Наконец, вычисляли межлинейный CV – размах изменчивости, обусловленный преимущественно генетическими факторами. Результаты приведены в табл. 4.2.

Общий CV обладает максимальными значениями из всех трёх показателей и удобен для сравнения изменчивости различных признаков. В соответствии с уровнем общей изменчивости все признаки можно разделить на четыре категории, не всегда совпадающие с физиологической специализацией признака.

Таблица 4.1 – Средние арифметические (\bar{x}) и индексы реакции (ИР) мерных морфологических признаков дафнии при большом и малом количестве корма в F₁ и F₂

Специализация признака	Признак	Поклоение	\bar{x} при количестве корма, тыс. кл. / мл:		ИР
			100	10	
Размеры тела	1. 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
	2. Ширина раковины	F ₁	1093,3±6,49	1055,3±6,36	0,95±0,033
		F ₂	1064,5±5,54	1067,4±5,93	0,98±0,030
	3. Длина раковины	F ₁	1517,1±7,16	1456,2±6,80	0,96±0,024
		F ₂	1486,6±6,94	1503,5±7,15	1,01±0,019
	4. Высота головы	F ₁	339,9±1,67	336,4±1,63	0,99±0,017
		F ₂	330,0±1,55	335,3±1,82	1,02±0,012
5. Ширина головы	F ₁	957,9±5,76	924,6±6,49	0,97±0,033	
	F ₂	927,6±5,69	933,5±5,45	1,01±0,024	
Органы движения	6. Длина плавательной антенны	F ₁	1176,6±5,72	1162,4±5,06	0,99±0,026
		F ₂	1175,2±5,01	1192,6±5,87	1,02±0,022
	7. Длина постабдоминальной щетинки	F ₁	285,2±1,40	280,0±1,35	0,99±0,024
		F ₂	285,9±1,43	284,0±1,31	0,99±0,013
Репродуктивная зрелость	8. Дорсальная ширина	F ₁	484,0±4,16	458,8±4,55	0,95±0,033
		F ₂	474,9±3,14	462,1±3,64	0,98±0,030
	9. Вентральная ширина	F ₁	606,0±3,94	595,7±4,04	0,99±0,023
		F ₂	586,4±4,10	601,9±3,92	1,03±0,022
	10. Длина среднего выроста постабдомена	F ₁	100,4±1,16	88,6±1,43	0,90±0,059
		F ₂	96,3±1,12	95,3±1,37	1,00±0,038
Цикломорфоз	11. Длина антеннулы	F ₁	20,7±0,32	16,6±0,23	0,84±0,056
		F ₂	21,8±0,34	16,5±0,24	0,81±0,070
	12. 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

Так, минимальные показатели общего CV (8–9 %) обнаруживают три признака, связанные с размерами тела (длина тела, длина раковины и высота головы), а также органы движения (длина плавательной антенны и длина постабдоминальной щетинки). Более высокая изменчивость (10–12 %) характерна для двух признаков, связанных с размерами тела (ширина раковины и головы).

Таблица 4.2 – CV (%) количественных морфологических признаков дафнии на общепопуляционном уровне

CV	Признак	Количество корма, тыс. кл/мл	
		100	10
общий	длина тела (без хвостовой иглы)	8,12±0,217	8,46±0,226
	ширина раковины (карапакса)	10,57±0,283	10,84±0,290
	длина раковины (карапакса)	8,83±0,236	8,96±0,239
	высота головы	9,12±0,244	9,62±0,257
	ширина головы	11,47±0,307	12,07±0,323
	длина плавательной антенны	8,55±0,229	8,79±0,235
	длина постабдоминальной щетинки	9,24±0,247	8,83±0,236
	дорсальная ширина	14,39±0,385	16,74±0,447**
	вентральная ширина	12,71±0,340	12,44±0,332
	длина среднего выроста постабдомена	21,76±0,582	28,70±0,767***
	длина антеннулы	29,43±0,787	26,87±0,718*
	длина хвостовой иглы	19,62±0,524	25,37±0,678***
внутри-клональный	длина тела	6,89±0,689	7,08±0,708
	ширина раковины	9,25±0,925	8,85±0,885
	длина раковины	7,62±0,762	7,50±0,750
	высота головы	7,88±0,788	7,74±0,774
	ширина головы	9,66±0,966	9,60±0,960
	длина плавательной антенны	7,07±0,707	6,56±0,656
	длина постабдоминальной щетинки	8,24±0,824	7,82±0,782
	дорсальная ширина	12,43±1,243	13,32±1,332
	вентральная ширина	11,49±1,149	11,13±1,113
	длина среднего выроста постабдомена	20,10±2,010	24,58±2,458*
	длина антеннулы	20,54±2,054	19,09±1,909
	длина хвостовой иглы	13,95±1,395	20,27±2,027***
меж-клональный	длина тела	4,28±0,808	4,53±0,856
	ширина раковины	5,07±0,958	6,37±1,203
	длина раковины	4,49±0,849	4,82±0,910
	высота головы	4,48±0,847	5,67±1,072
	ширина головы	6,37±1,203	7,48±1,414
	длина плавательной антенны	4,70±0,888	5,43±1,026
	длина постабдоминальной щетинки	3,99±0,755	4,10±0,776
	дорсальная ширина	7,37±1,393	10,67±2,016
	вентральная ширина	5,73±1,083	5,57±1,052
	длина среднего выроста постабдомена	8,19±1,548	14,88±2,813**
	длина антеннулы	21,46±4,055	14,59±2,758**
	длина хвостовой иглы	14,25±2,692	15,76±2,977

Ещё более высокой изменчивостью обладают два признака, связанные с созреванием – дорсальная и вентральная ширина (12–16 %). Наконец, максимальной для исследованного комплекса морфологических признаков изменчивостью (19–29 %) обладает признак, связанный с созреванием – длина среднего выроста по-

стабдомена и оба цикломорфных признака – длина антеннулы и длина хвостовой иглы.

Сравнение общего *CV* по исследованному комплексу морфологических признаков у особей при 100 и 10 тыс. кл/мл показало отсутствие однонаправленных тенденций. Достоверные различия (табл. 4.2) наблюдаются у четырёх признаков с максимальными значениями показателя, причём по длине антеннулы изменчивость выше при 100, по длине среднего выроста постабдомена, дорзальной ширине и длине хвостовой иглы – при 10 тыс. кл/мл.

Значения внутриклонального *CV* примерно на $\frac{1}{4}$ меньше значений общего *CV* и повторяет общие тенденции уровня изменчивости, специфичного для отдельных признаков. Сравнение внутриклонального *CV* при 100 и при 10 тыс. кл/мл обнаруживает следующую особенность. Достоверные отличия отмечены лишь для двух признаков: длина среднего выроста постабдомена и длина хвостовой иглы, в обоих случаях изменчивость выше при 10 тыс. кл/мл, такая же тенденция, но на недостоверном уровне характерна ещё для двух признаков – длина тела и дорзальная ширина. По всем остальным 8-ми признакам внутриклональная изменчивость выше при более благоприятных условиях, т.е. при 100 тыс. кл. мл.

Значения межклонального *CV* примерно на $\frac{1}{4}$ меньше значений внутриклонального *CV* и вдвое меньше значений общего *CV*. Также, как и с внутриклональным *CV*, в этом случае интерес представляет сравнение изменчивости при различных грациях количества пищи. В двух случаях, когда эти различия статистически достоверны, межклональный *CV* по длине антеннулы выше при 100 тыс. кл/мл, по длине среднего выроста постабдомена – при 10 тыс. кл/мл. Однако по всем остальным признакам, кроме вентральной ширины, межклональный *CV* выше при 10 тыс. кл/мл.

Таким образом, при относительно неблагоприятных условиях (низкое количество корма) внутриклональная изменчивость уменьшается, а межклональная – увеличивается.

Анализ наличия генетической компоненты в изменчивости признаков начинали с оценки её влияния на детерминацию исследованных показателей. Для этого использовали двухфакторный дисперсионный анализ (схема с взаимодействием), где сравнивали дисперсию между клонами и между поколениями по каждому количеству корма отдельно (табл. 4.3). Оказалось, что межклональная дисперсия статистически достоверна во всех случаях и её вклад в общую дисперсию варьирует от 10 до 44 % по разным признакам. Это означает, что генетическая гетерогенность исследованной выборки клонов достаточно велика. Дисперсия между поколениями статистически недостоверна во всех случаях, что свидетельствует о высокой наследуемости клональных средних по исследованным морфологическим признакам. Взаимодействие клон-поколение статистически значимо во всех случаях, при этом доля его влияния в общей изменчивости по большинству признаков составляет от 9 до 38 %, Только по вентральной ширине и длине антеннулы при 10 тыс. кл./мл доля влияния взаимодействия оставило 6,18 и 6,72 соответственно. Таким образом, доля влияния взаимодействия клон-поколение примерно соответствует этому показателю по фактору «клон». В целом эти результаты показывают достоверное влияние генетической компоненты на фенотипическую экспрессию признаков как при 100, так и при 10 тыс. кл/мл.

Для анализа влияния генетических факторов на фенотипическую пластичность особей по исследованным морфологическим признакам использовали двухфакторную схему с иным сочетанием анализируемых факторов (табл. 4.4). Поскольку предыдущий анализ не выявил влияния фактора «поколение», в этой схеме оба поколения объединили в одну ячейку.

Общую фенотипическую дисперсию разлагали на дисперсию между клонами («клон»), дисперсию между количеством корма («корм»), дисперсию взаимодействия «клон-корм» и внутриклональную (случайную) дисперсию. Как и в предыдущей схеме, дисперсия по фактору «клон» достоверна во всех случаях, доля влияния по нему колебалась от 15,63 до 35,29 % по разным признакам (Табл. 4.4).

Таблица 4.3 – Дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) количественных морфологических признаков по факторам клон и поколение по каждому количеству корма отдельно в природной популяции дафнии

Специализация признака	Признак	Кол-во корма	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доля влияния, %
Размеры тела	Длина тела	100	Клон	13	308181,6	27,35 ^{***}	21,18
			Поколение	1	279440,3	0,99	0
			Взаимодействие	13	282098,0	25,03 ^{***}	38,63
			Случайная	672	11269,1		40,19
		10	Клон	13	337328,4	25,68 ^{***}	23,22
			Поколение	1	385260,1	1,75	0
			Взаимодействие	13	220719,0	16,80 ^{***}	29,74
			Случайная	672	13136,9		47,05
	Ширина раковины	100	Клон	13	62453,1	21,22 ^{***}	21,14
			Поколение	1	14301,3	0,35	0
			Взаимодействие	13	40321,6	13,70 ^{***}	26,56
			Случайная	672	2943,5		52,29
		10	Клон	13	120690,6	36,97 ^{***}	35,19
			Поколение	1	1837,1	0,06	0
			Взаимодействие	13	29798,1	9,13 ^{***}	15,90
			Случайная	672	3264,3		48,91
	Длина раковины	100	Клон	13	227525,6	24,87 ^{***}	19,44
			Поколение	1	163007,3	0,70	0
			Взаимодействие	13	232913,0	25,46 ^{***}	39,84
			Случайная	672	9147,2		40,72
		10	Клон	13	254035,2	26,49 ^{***}	23,60
			Поколение	1	392519,7	2,37	0
			Взаимодействие	13	165466,6	17,26 ^{***}	30,10
			Случайная	672	9589,3		46,30
	Высота головы	100	Клон	13	11275,4	18,96 ^{***}	20,17
			Поколение	1	17221,1	2,51	0
			Взаимодействие	13	6866,9	11,55 ^{***}	23,69
			Случайная	672	594,7		56,15
10		Клон	13	18160,9	28,95 ^{***}	29,89	
		Поколение	1	219,5	0,04	0	
		Взаимодействие	13	5504,9	8,77 ^{***}	16,63	
		Случайная	672	627,4		53,48	

Продолжение таблицы 4.3

Специализация признака	Признак	Кол-во корма	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доля влияния, %
Размеры тела	Ширина головы	100	Клон	13	180033,8	28,98***	24,72
			Поколение	1	160453,7	1,39	0
			Взаимодействие	13	115493,7	18,59***	31,09
			Случайная	672	6213,3		44,19
		10	Клон	13	241539,5	37,91***	31,40
			Поколение	1	13799,5	0,13	0
			Взаимодействие	13	103969,2	16,32***	26,06
			Случайная	672	6371,5		42,54
Органы движения	Длина плавающей антенны	100	Клон	13	152510,8	31,61***	22,28
			Поколение	1	343,0	0,01	0
			Взаимодействие	13	141710,9	29,37***	41,31
			Случайная	672	4825,5		36,41
		10	Клон	13	204493,0	40,42***	31,23
			Поколение	1	159184,5	1,62	0
			Взаимодействие	13	98147,7	19,40***	29,15
			Случайная	672	5059,4		39,61
	Длина постабдоминальной щетинки	100	Клон	13	6500,1	14,14***	14,23
			Поколение	1	101,1	0,01	0
			Взаимодействие	13	7165,5	15,58***	31,60
			Случайная	672	459,8		54,17
		10	Клон	13	6698,7	14,18***	18,95
			Поколение	1	2744,3	1,39	0
			Взаимодействие	13	1972,9	4,18***	9,14
			Случайная	672	472,5		71,91
Репродуктивная зрелость	Дорсальная ширина	100	Клон	13	62453,1	21,22***	21,14
			Поколение	1	14301,3	0,35	0
			Взаимодействие	13	40321,6	13,70***	26,56
			Случайная	672	2943,5		52,29
		10	Клон	13	120690,6	36,97***	35,19
			Поколение	1	1837,1	0,06	0
			Взаимодействие	13	29798,1	9,13***	15,90
			Случайная	672	3264,3		48,91

Окончание таблицы 4.3

Специализация признака	Признак	Кол-во корма	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доля влияния, %
Репродуктивная зрелость	Вентральная ширина	100	Клон	13	58324,0	15,62 ^{***}	16,12
			Поклоение	1	67228,0	1,28	0
			Взаимодействие	13	52442,4	14,05 ^{***}	28,76
			Случайная	672	3733,3		55,12
		10	Клон	13	55562,5	12,55 ^{***}	17,61
			Поклоение	1	6727,0	0,50	0
			Взаимодействие	13	13395,2	3,03 ^{***}	6,18
			Случайная	672	4425,7		76,21
	Длина выроста среднего пост-абдомена	100	Клон	13	3245,4	10,13 ^{***}	10,64
			Поклоение	1	2913,1	0,63	0
			Взаимодействие	13	4592,7	14,33 ^{***}	31,08
			Случайная	672	320,5		58,28
		10	Клон	13	9363,1	21,58 ^{***}	22,40
			Поклоение	1	7808,9	1,55	0
			Взаимодействие	13	5052,9	11,64 ^{***}	23,17
			Случайная	672	434,0		54,43
Цикломорфоз	Длина антннулы	100	Клон	13	1039,2	75,71 ^{***}	43,51
			Поклоение	1	229,0	0,68	0
			Взаимодействие	13	336,3	24,50 ^{***}	27,37
			Случайная	672	13,7		29,12
		10	Клон	13	291,6	20,86 ^{***}	26,51
			Поклоение	1	0,8	0,02	0
			Взаимодействие	13	49,2	3,52 ^{***}	6,72
			Случайная	672	14,0		66,76
	Длина хвостовой иглы	100	Клон	13	79031,2	66,05 ^{***}	44,30
			Поклоение	1	1333,1	0,07	0
			Взаимодействие	13	20216,0	16,90 ^{***}	21,65
			Случайная	672	1196,5		34,05
		10	Клон	13	71440,4	39,50 ^{***}	31,02
			Поклоение	1	4032,0	0,12	0
			Взаимодействие	13	34024,8	18,81 ^{***}	28,70
			Случайная	672	1808,7		40,28

Отклик на тестируемые контрастные условия (фактор «корм») по всем изученным признакам, кроме цикломорфных статистически недостоверен. Доля влияния этого фактора у цикломорфных признаков составила 21,15 и 26,36 % (табл. 4.4). Низкая доля влияния на изменчивость фактора «корм» подтверждает результаты анализа \bar{x} и ИР.

Таблица 4.4 – Дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) мерных морфологических признаков дафнии из природной популяции по факторам «клон» и «корм» за оба поколения

Специализация признака	Признак	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доли влияния, %
Размеры тела	Длина тела	Клон	13	391885,9	22,78***	21,94
		Корм	1	157304,0	0,62	0,00
		Взаимодействие	13	253624,1	14,74***	27,69
		Случайная	1372	17202,7		50,37
	Ширина раковины	Клон	13	246589,9	25,19***	24,44
		Корм	1	103784,9	0,79	0,00
		Взаимодействие	13	131186,1	13,40***	25,06
		Случайная	1372	9788,9		50,51
	Длина раковины	Клон	13	300576,0	22,50***	22,26
		Корм	1	169092,1	0,93	0,00
		Взаимодействие	13	180984,8	13,55***	25,98
		Случайная	1372	13356,7		51,76
	Высота головы	Клон	13	24104,8	33,09***	33,87
		Корм	1	271,0	0,05	0,00
		Взаимодействие	13	5331,5	7,32***	13,34
		Случайная	1372	728,5		52,79
	Ширина головы	Клон	13	273234,7	32,64***	27,49
		Корм	1	65308,5	0,44	0,00
		Взаимодействие	13	148338,6	17,72***	29,06
		Случайная	1372	8370,4		43,45
Органы движения	Длина плавающей антенны	Клон	13	226690,1	31,35***	26,53
		Корм	1	964,5	0,01	0,00
		Взаимодействие	13	130313,6	18,02***	29,76
		Случайная	1372	7230,6		43,71
	Длина постабдоминальной щетинки	Клон	13	7503,1	13,76***	15,63
		Корм	1	4435,8	0,78	0,00
		Взаимодействие	13	5695,6	10,45***	23,14
		Случайная	1372	545,3		61,24
Репродуктивная зрелость	Дорсальная ширина	Клон	13	126084,1		
		Корм	1	39942,1	3,16	0,00
		Взаимодействие	13	3716,7	10,75***	18,21
		Случайная	1372	81427,0		46,72

Окончание таблицы 4.4

Специализация признака	Признак	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доли влияния, %
Репродуктивная зрелость	Вентральная ширина	Клон	13	2258,1	17,42 ^{***}	20,97
		Корм	1	32459,5	0,07	0,00
		Взаимодействие	13	4674,0	6,94 ^{***}	15,18
		Случайная	1372	23130,5		63,85
	Длина среднего выроста постабдомена	Клон	13	38440,6	18,43 ^{***}	20,69
		Корм	1	11797,6	3,26	0,00
		Взаимодействие	13	1255,3	9,40 ^{***}	19,94
		Случайная	1372			59,37
Цикломорфоз	Длина антеннулы	Клон	13	663,2	38,13 ^{***}	16,89
		Корм	1	7724,9	11,57 ^{**}	26,36
		Взаимодействие	13	667,6	38,39 ^{***}	34,01
		Случайная	1372	17,4		22,74
	Длина хвостовой иглы	Клон	13	123322,8	61,98 ^{***}	35,29
		Корм	1	536178,9	19,75 ^{***}	21,15
		Взаимодействие	13	27148,8	13,64 ^{***}	14,63
		Случайная	1372	1989,8		28,93

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 на высоком уровне значимости ($P < 0,001$). Доля влияния взаимодействия на изменчивость колеблется от 13,34 до 34,01 %, т.е. примерно соответствует доли влияния клональной дисперсии.

Недостоверность фактора «корм» (кроме цикломорфных признаков) и статистическая значимость взаимодействия «клон-корм» по исследованным признакам означают, что количество корма не оказывает влияния на общепопуляционные средние, но определённая часть выборки клонов неоднозначно реагирует на созданные условия. Кроме того, как было показано выше, в детерминацию средних арифметических признаков и их фенотипической реакции существенный вклад вносят генотипические факторы, поэтому неоднозначность реакции отдельных клонов на созданные условия в значительной степени определяется генетическими различиями.

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.

4.2. Генетическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма

Итак, для ответа на поставленные выше вопросы был предпринят анализ генетической структуры популяции по фенотипической реакции количественных морфологических признаков. С этой целью использовали результаты дисперсионного анализа, которые показали достоверное влияние взаимодействия «клон-корм». Для выделения генетически различных групп особей по реакции на изменение количества корма проводили процедуру исключения из выборки клонов, вносящих наибольший вклад в долю влияния взаимодействия «клон-корм» до тех пор, пока оно в оставшейся части выборочной совокупности станет недостоверным. После этого осуществляли анализ взаимодействия в группах с высоким и низким ИР. При отсутствии статистически достоверного влияния взаимодействия в этих группах можно заключить, что генетическая структура представлена тремя классами клонов, особи которых различаются по степени фенотипической реакции на изменение количества корма.

Использование этой методики позволило выделить по всем признакам, кроме длины хвостовой иглы, три класса клонов, особи которых различались по степени реакции признаков на изменение количества корма (табл. 4.5). 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 $ИР < 1$ (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 генетическую структуру природной популяции по степени фенотипической реакции особей на изменение количества корма.

Важным представляется вопрос: насколько характеристика выборки клонов по степени реакции на изменение количества корма повторяется по разным признакам? Использование критерия хи-квадрат показало, что соотношение клонов, принадлежащих к трём выделенным типам реакции у всех признаков, кроме цикломорфных, статистически не различается ($df = 18$, $\chi^2 = 24,14$; $P > 0,05$). Количество клонов колеблется в пределах: $R_1 - 3-5$; St - 5-8; $R_2 - 2-4$.

Особняком стоят цикломорфные признаки, структура по которым высоко достоверно отличается от структуры по остальным признакам ($df = 22$, $\chi^2 = 119,45$; $P < 0,001$). С другой стороны, достоверных различий между структурой по длине антеннулы и структурой по длине хвостовой иглы не обнаружено ($df = 2$, $\chi^2 = 3,01$; $P > 0,05$). Количественное соотношение клонов для цикломорфных признаков составило: $R_1 - 9-11$; St - 3-4; $R_2 - 0-1$. Это свидетельствует о сопоставимости результатов оценки фенотипической реакции по разным морфологическим признакам.

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

Для решения поставленного вопроса использовали два подхода. Первый заключался в том, что были вычислены ИР по всем признакам у конкретных клонов из разных классов и прослежено, как меняются эти показатели у них по разным признакам. Во втором – рассчитали ИР выделенных классов по всем признакам у клонов, относящихся к этим классам при группировке по одному из признаков.

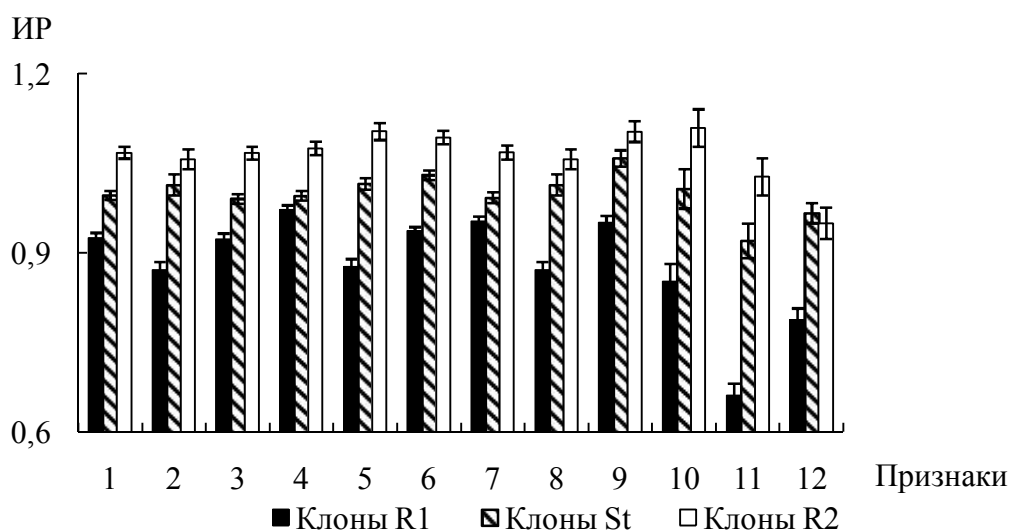


Рис. 4.1. Значения индексов реакции (ИР) по количественным морфологическим признакам у особей трёх типов клонов, выделенных из природной популяции дафнии. Здесь и на рис. 4.2. нумерация признаков соответствует табл 4.1.

Поскольку число клонов в классах по разным признакам несколько варьирует, для реализации первого подхода было отобрано по три клон из каждого класса, чаще других попадающих при группировке в данный класс. Таким образом, по каждому признаку каждый класс был представлен одними и теми же клонами. Полученные результаты представлены на рис. 4.1. Из него следует, что ИР у клонов, принадлежащих к классу R_1 всегда < 1 . Лишь в одном случае (высота головы) этот показатель ≈ 1 , статистически не отличаясь от значения ИР по высоте головы, которым характеризуются клоны класса St. Клоны класса St имеют ИР ≈ 1 . По клонам класса R_2 всегда, за исключением длины хвостовой иглы, ИР > 1 . Как было показано выше, по длине хвостовой иглы не выявлено клонов класса R_2 (см. табл. 4.5), поэтому клоны из классов St и R_2 , по этому признаку имеют одинаковые ИР.

Таблица 4.5 – Генетическая структура по фенотипической пластичности морфологических признаков в дафнии

Специализация признака	Признак	Тип клонов	Кол-во клонов	\bar{x} при количестве корма, тыс. кл/мл:		ИР
				100	10	
Размеры тела	Длина тела	R ₁	3	1841,3±11,71	1730,1±12,34	0,95±0,009
		St	8	1867,7±8,05	1858,3±7,76	1,00±0,006
		R ₂	3	1767,8±11,12	1813,1±12,65	1,03±0,009
	Ширина раковины	R ₁	5	1107,0±7,17	1009,5±7,45	0,92±0,007
		St	5	1100,0±5,13	1098,6±6,18	1,00±0,007
		R ₂	4	1017,5±8,88	1079,8±7,66	1,08±0,013
	Длина раковины	R ₁	3	1539,2±11,52	1409,6±10,95	0,92±0,010
		St	8	1503,5±6,22	1476,1±5,81	0,99±0,005
		R ₂	3	1460,1±10,98	1560,0±10,62	1,08±0,010
	Высота головы	R ₁	4	337,5±1,72	324,0±1,83	0,96±0,007
		St	8	335,2±1,65	337,1±1,73	1,01±0,006
		R ₂	2	328,7±3,12	354,6±2,35	1,09±0,010
Ширина головы	R ₁	4	963,1±8,51	853,6±7,71	0,90±0,011	
	St	6	965,1±5,17	959,8±5,59	1,00±0,007	
	R ₂	4	888,9±7,24	958,6±7,13	1,09±0,012	
Органы движения	Длина плавательной антенны	R ₁	5	1201,5±6,08	1124,8±6,14	0,94±0,006
		St	5	1179,5±5,68	1196,1±5,60	1,02±0,006
		R ₂	4	1139,2±7,63	1220,2±7,17	1,08±0,009
	Длина постабдоминальной щетинки	R ₁	3	291,0±1,66	270,1±2,18	0,93±0,009
		R ₂	3	274,9±2,63	293,5±1,64	1,08±0,012
Репродуктивная зрелость	Дорсальная ширина	R ₁	4	606,8±5,27	566,7±5,60	0,86±0,012
		St	7	596,1±3,94	615,5±3,58	1,00±0,010
		R ₂	3	582,5±6,56	602,6±5,82	1,08±0,018
	Вентральная ширина	R ₁	4	52,0±0,33	50,2±0,31	0,94±0,011
		St	6	54,8±0,29	53,5±0,25	1,02±0,009
		R ₂	4	51,9±0,31	53,7±0,34	1,10±0,014
	Длина среднего выроста постабдомена	R ₁	4	99,5±1,62	75,3±1,83	0,80±0,024
St		8	99,3±1,02	96,6±1,17	1,01±0,016	
R ₂		2	92,1±2,15	106,8±2,20	1,24±0,044	
Цикломорфоз	Длина антеннулы	R ₁	9	23,6±0,27	16,1±0,19	0,73±0,014
		St	4	16,9±0,34	16,8±0,34	1,03±0,021
		R ₂	1	17,2±0,57	19,8±0,77	1,19±0,055
	Длина хвостовой иглы	R ₁	11	484,81±2,99	459,9±3,47	0,85±0,012
		St	3	459,8±5,01	462,6±4,8	1,04±0,025

Для осуществления второго подхода использовали группировку клонов по четырём признакам с различной специализацией, структура по которым представлена в табл. 4.5. Это признаки: 1 – длина тела (рис. 4.2, А), 6 – длина плавательной антенны (рис 4.2, Б), 8 – дорсальная ширина (рис 4.2, В) и 11 – длина ан-

теннулы (рис. 4.2, Г). По каждому из этих четырёх вариантов на рис. 4.2 приведены результаты расчёта ИР выделенных классов по остальным признакам. Как видно из рисунка, по признакам 1, 6, 8 картина идентичная.

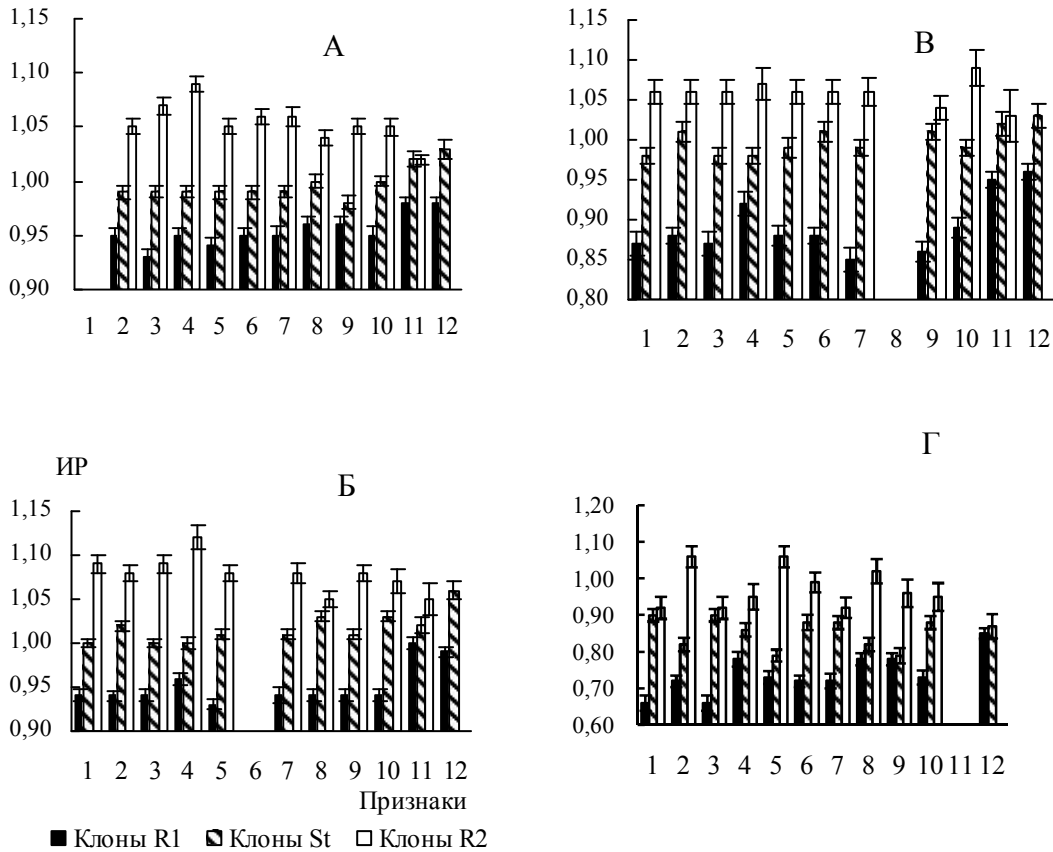


Рис. 4.2. Значения индексов реакции (ИР) по количественным морфологическим признакам у особей трёх типов клонов, при группировке клонов по: длине тела (А); длине плавательной антенны (Б); дорзальной ширине (В) и длине антеннулы (Г).

Клоны, представляющие класс R_1 , обладают $ИР < 1$; $St - ИР \approx 1$; $R_2 - ИР > 1$. Эта тенденция нарушается по цикломорфному признаку «длина антеннулы». Так, при группировке по этому признаку отсутствуют различия между St и R_2 , которые представлены малым количеством клонов (4 и 1 соответственно).

Проведённый анализ показал достаточно высокое сходство в степени реакции особей по большинству изученных признаков на изменение количества корма. По признакам, характеризующим размеры тела, органы движения, репродуктивную зрелость отдельные клоны обладают схожей фенотипической реакцией в

ответ на изменение экологических условий. В меньшей степени эта закономерность прослеживается для цикломорфных признаков.

Определённый интерес представляет анализ изменчивости, внутри выделенных генетических классов по фенотипической пластичности. Очевидно, что в данном случае мы имеем дело со случайной изменчивостью, компонентами которой в настоящем случае являются, во-первых, внутриклональная изменчивость и, во-вторых, межклональная изменчивость внутри генетически гомогенных групп клонов. Показатели изменчивости выражены в *CV* и представлены в табл. 4.6.

Из таблицы видно, что достоверные отличия по уровню *CV* между особями, содержащимися при 100 и 10 тыс. кл/мл обнаружены в пределах каждого выделенного генотипического класса только по признаку ширина раковины. Признак длина среднего выроста постабдомена показал наличие достоверных различий по R_1 и St-классам, а признак длина тела и вентральная ширина – только по St-классу.

Во всех остальных случаях достоверные различия по уровню изменчивости встречались только по одному из двух реагирующих классов. Так, по длине постабдоминальной щетинки, дорзальной ширине и длине хвостовой иглы различия касались R_1 -класса, а по высоте головы – R_2 . Для всех выше перечисленных случаев характерна одна и та же тенденция – по R_1 и St-классам *CV* выше при 10 тыс. кл/мл, а по R_2 -классу – при 100 тыс. кл/мл.

Это значит, что при снижении средних арифметических от 100 к 10 тыс. кл/мл *CV* в том же направлении увеличивается, такая ситуация характерна для клонов R_1 и, отчасти St-типа.

При увеличении средних показателей признаков в том же направлении, что характерно для клонов R_2 -типа, *CV* уменьшается. В общем, обнаруженная закономерность подтверждает известный факт обратной связи средних арифметических и коэффициентов вариации.

Таблица 4.6 – CV (%) в генетически различных типов клонов по фенотипической пластичности мерных морфологических признаков дафнии

Специализация признака	Признак	Тип клонов	Число клонов	CV при количестве корма, тыс. кл/мл:	
				100	10
Размеры тела	Длина тела	R ₁	3	8,39±0,419	8,19±0,425
		St	8	7,07±0,250	8,04±0,284*
		R ₂	3	8,39±0,593	7,90±0,559
	Ширина раковины	R ₁	5	10,24±0,458	11,67±0,522*
		St	5	7,40±0,331	9,56±0,427***
		R ₂	4	12,35±0,617	10,04±0,502**
	Длина раковины	R ₁	3	9,17±0,529	9,51±0,549
		St	8	8,27±0,292	7,87±0,278
		R ₂	3	9,21±0,532	8,34±0,481
	Высота головы	R ₁	4	7,20±0,360	8,00±0,400
		St	8	9,83±0,348	10,26±0,363
		R ₂	2	9,48±0,348	6,62±0,468***
Ширина головы	R ₁	4	12,49±0,625	12,77±0,638	
	St	6	9,28±0,379	10,09±0,412	
	R ₂	4	11,52±0,576	10,52±0,526	
Органы движения	Длина плавательной антенны	R ₁	5	8,00±0,358	8,64±0,386
		St	5	7,62±0,341	7,40±0,331
		R ₂	4	9,48±0,474	8,31±0,415
	Длина постабдоминальной щетинки	R ₁	3	6,97±0,403	9,88±0,570***
		St	8	8,67±0,306	8,43±0,298
		R ₂	3	11,72±0,677	6,84±0,395
Репродуктивная зрелость	Дорсальная ширина	R ₁	4	11,74±0,587	16,71±0,835***
		St	7	15,68±0,593	14,29±0,540
		R ₂	3	13,11±0,757	12,86±0,743
	Вентральная ширина	R ₁	4	12,28±0,614	13,97±0,698
		St	6	12,08±0,493	10,70±0,437*
		R ₂	4	12,91±0,646	11,94±0,597
	Длина среднего выроста постабдомена	R ₁	4	23,03±1,152	34,31±1,715***
		St	8	20,48±0,724	24,30±0,859***
		R ₂	2	23,38±1,653	20,63±1,459
Цикломорфоз	Длина антеннулы	R ₁	9	24,44±0,815	24,81±0,827
		St	4	28,21±1,410	28,64±1,432
		R ₂	1	23,53±2,353	27,47±2,747
	Длина хвостовой иглы	R ₁	11	18,97±0,572	26,23±0,791***
		St	3	21,69±1,252	20,87±1,205

Анализ различий уровня изменчивости между генотипическими классами клонов, различающихся фенотипической пластичностью исследованных морфологических признаков показал следующую картину. Оказалось, что по признакам, связанным с размерами тела, кроме высоты головы, а также по длине плавательной антенны и вентральной ширине изменчивость класса St меньше соответ-

вующего показателя классов R_1 и R_2 , как при 100 тыс. кл/мл, так и при 10 тыс. кл/мл. Такая же тенденция проявляется для дорзальной ширины и длины хвостовой иглы при 10 тыс. кл/мл и длины среднего выроста постабдомена при 100 тыс. кл/мл. Эти закономерности показывают, что случайная изменчивость ниже в классах с низким уровнем фенотипической пластичности и выше – с высоким.

Противоположная закономерность, т.е. изменчивость стабильного класса клонов выше, чем обоих реагируемых, характерна для высоты головы и длины антеннулы при обеих градациях экологического фактора, а также дорзальная ширина и длина хвостовой иглы при 100 тыс. кл/мл. Высокую изменчивость стабильного типа клонов в этих случаях можно объяснить высоким уровнем CV соответствующих признаков, либо большим количеством клонов, вошедших в состав стабильного класса.

Достоверные различия по изменчивости между реагируемыми типами клонов при обеих градациях количества пищи были обнаружены только по одному признаку – длина постабдоминальной щетинки, причём в этом случае при 100 тыс. кл/мл CV был выше у R_2 , а при 10 тыс. кл/мл, при – R_1 . В остальных случаях при наличии достоверных различий между уровнем изменчивости R_2 и R_1 обнаруживалась такая же тенденция. Единственным исключением из этого правила стал цикломорфный признак длина антеннулы, но в этом случае R_1 тип был представлен девятью клонами, а R_2 – только одним. Таким образом, в этом случае эти различия объясняются высокой межклональной изменчивостью клонов R_1 -типа, обусловленной их большим количеством и полным отсутствием данного компонента изменчивости в группе R_1 -типа. В целом, обнаруженные закономерности подтверждают наличие обратной связи между показателями средних арифметических и CV – чем выше средние, тем ниже CV , и наоборот.

4.3. Структура корреляций комплекса количественных морфологических признаков в природной популяции дафнии

В предшествующем разделе основное внимание было уделено анализу влияния генетических факторов на фенотипическую пластичность исследованных количественных морфологических признаков. Между тем фенотипическая пластичность, хотя и является важнейшим компонентом изменчивости, всё же не исчерпывает все её формы.

Для того, чтобы представить полную картину структуры изменчивости по исследованным количественным морфологическим признакам, был предпринят анализ корреляций, результаты которого представлены в настоящем разделе.

При предварительном анализе было установлено, что коэффициенты корреляции (r) клональных значений ($df = 12$) между двумя исследованными поколениями (F_1 и F_2) как по средним при 100 и 10 тыс. кл/мл, так и по ИР существенно не различались. Поэтому коэффициенты корреляции оценивали за оба поколения. При сравнении коэффициентов корреляции клональных средних между признаками при различном количестве корма связь была, как правило, выше при 10 тыс. кл/мл (табл. 4.7).

Важно отметить, что по ИР статистически достоверная связь встречается чаще, чем по средним, что говорит об универсальности показателя ИР для оценки влияния генетических факторов на фенотипическую пластичность количественных признаков. Поэтому далее в основном использованы результаты оценки r анализа по ИР и лишь в некоторых случаях – по средним.

Выявленная картина корреляций в целом подтверждает физиологическую специализацию исследованных признаков с некоторыми особенностями. Так, r между длиной тела и длиной раковины почти равен 1, что говорит о полной связи этих признаков. Коэффициент корреляции между длиной тела, высотой и шириной головы приближается к 0,9, r между шириной тела, длиной и шириной головы значительно меньше – 0,8.

Таблица 4.7 – Матрица коэффициентов корреляции
морфологических признаков по средним арифметическим
при 100 и 10 тыс. кл/мл и индексами реакции (ИР)

Показатели	№ признака	№ признака										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
x при 100	2	0,89										
	3	0,97	0,80									
	4	0,64	0,79	0,44								
	5	0,73	0,86	0,60	0,85							
	6	0,86	0,72	0,82	0,53	0,59						
	7	0,79	0,55	0,85	0,22	0,26	0,84					
	8	0,58	0,77	0,46	0,73	0,75	0,26	0,01				
	9	0,75	0,74	0,74	0,45	0,55	0,81	0,81	0,15			
	10	0,55	0,48	0,60	0,23	0,48	0,55	0,56	0,09	0,68		
	11	0,73	0,51	0,70	0,48	0,52	0,59	0,52	0,36	0,42	0,42	
	12	0,26	0,25	0,20	0,28	0,01	0,13	0,25	0,16	0,21	0,14	0,17
	x при 10	2	0,82									
3		0,97	0,75									
4		0,64	0,65	0,46								
5		0,90	0,86	0,86	0,59							
6		0,90	0,77	0,93	0,42	0,82						
7		0,78	0,66	0,83	0,35	0,69	0,85					
8		0,67	0,93	0,57	0,71	0,75	0,60	0,49				
9		0,80	0,80	0,79	0,41	0,74	0,79	0,71	0,54			
10		0,66	0,60	0,74	0,13	0,69	0,79	0,70	0,38	0,68		
11		0,05	0,07	0,11	-0,29	0,21	0,21	-0,09	0,14	-0,11	0,21	
12		0,38	0,21	0,46	-0,04	0,24	0,47	0,30	-0,01	0,46	0,42	0,11
ИР		2	0,81									
	3	0,99	0,80									
	4	0,89	0,71	0,84								
	5	0,88	0,90	0,87	0,74							
	6	0,89	0,91	0,88	0,82	0,86						
	7	0,79	0,69	0,80	0,75	0,58	0,80					
	8	0,68	0,94	0,69	0,61	0,83	0,83	0,56				
	9	0,82	0,92	0,77	0,78	0,79	0,91	0,77	0,77			
	10	0,64	0,75	0,68	0,52	0,69	0,73	0,47	0,82	0,59		
	11	0,50	0,58	0,47	0,32	0,61	0,38	0,23	0,47	0,48	0,53	
	12	0,51	0,46	0,48	0,31	0,54	0,58	0,32	0,35	0,44	0,36	0,27

Примечание: жирным шрифтом обозначены статистически достоверные значения, нумерация признаков приведена в табл. 4.1.

С большинством признаков движения и созревания, у длины тела корреляция хотя и достоверная и положительная, но обнаруживает сравнительно меньший уровень: r от 0,64 до 0,82. В эту же группу попадает, как было выше сказано, и ширина тела. Исключение оставляет признак длина плавательной антенны, у

которого r с длиной тела приближается к 0,9. С цикломорфными признаками у длины тела корреляция отсутствует, хотя r и очень близок к пределам достоверности по ИП (0,50-0,51), за исключением достоверной связи средних при 100 тыс кл/мл, что может свидетельствовать о возможности возникновения физиологической корреляции в относительно благоприятных условиях, когда цикломорфные признаки не выражены.

Ширина раковины, в свою очередь, обнаруживает значительно меньшую, по сравнению с длиной тела, корреляцию с большинством признаков, связанных с размерами тела – r составляет от 0,8 до 0,6. Только с признаком ширина головы ширина тела имеет $r = 0,9$. Другими словами, среди признаков, связанных с размерами тела можно выделить два субкомплекса: длина тела (длина тела, длина раковины и высота головы) и ширина тела (ширина раковины и ширина головы).

С другой стороны, ширина раковины имеет высокую корреляцию ($r = 0,9$ и выше) с признаками длина плавательной антенны (признак движения), вентральная и дорзальная ширина (признаки, связанные с созреванием). Следует обратить внимание на то, что этот признак обнаруживает достоверную положительную корреляцию по ИП с одним из цикломорфных признаков (длина антеннулы), которая, впрочем, значительно ниже коэффициентов корреляции с вышеописанными признаками ($r = 0,58$).

Особенности корреляций между остальными признаками, связанными с размерами тела, аналогичны тенденциям, выявленным для длины тела (длина раковины и высота головы) и для ширины раковины (ширина головы). Следует лишь добавить, что корреляция ширины головы с обоими цикломорфными признаками достоверна и положительна.

Признак длина плавательной антенны обнаруживает высокую положительную корреляцию со всеми признаками, связанными с размерами тела. Из остальных признаков высокую корреляцию ($r = 0,91$) этот признак показывает с вентральной шириной. С другим признаком – органом движения – длиной плавательной щетинки связь более слабая ($r = 0,8$). В этих же пределах лежат значения r между длиной плавательной щетинки и двумя другими признаками, связанными

с созреванием (дорзальная ширина и длина среднего постабдомена). Есть по этому признаку достоверная положительная корреляция ($r = 0,58$) с одним из цикломорфных признаков – длиной хвостовой иглы. С другим цикломорфным признаком – длиной антеннулы корреляция по ИР отсутствует, но имеется по средним ($r = 0,59$) при 100 тыс. кл/мл. Другой признак движения – длина плавательной щетинки обнаруживает достоверные, но относительно невысокие показатели коэффициента корреляции по большинству признаков. При этом интересно заметить, что максимальные показатели коэффициента корреляции ($r = 0,8$) этот признак обнаружил с признаками длины тела.

Таким образом, длина плавательной антенны обладает высокой и очень высокой корреляцией со всеми признаками, кроме цикломорфных, причём с одним из последних имеется хотя и невысокая, но достоверная положительная связь. Длина постабдоминальной щетинки имеет более низкий уровень корреляции по всему комплексу признаков. Наиболее высокая связь у этого признака наблюдается с длиной тела, длиной плавательной антенны и одним из признаков созревания (вентральной шириной), более низкая – с шириной тела и другим признаком созревания (дорзальной шириной). Отсутствует корреляция с третьим признаком созревания (длина среднего выроста постабдомена) и обоими цикломорфными признаками.

Признаки, связанные с созреванием, обнаруживают достоверную положительную корреляцию друг с другом, при этом связь между дорзальной и вентральной шириной выше, чем между этими признаками и длиной среднего выроста постабдомена. В свою очередь, этот, последний признак обнаруживает достоверную корреляцию с одним из цикломорфных признаков, а у дорзальной и вентральной ширины такие корреляции на достоверном уровне не выявлены.

Можно заметить, что достоверная корреляция между двумя цикломорфными признаками: длиной антеннулы и длиной хвостовой иглы не выявлена. Этот факт может быть связан с очень высокой изменчивостью цикломорфных признаков и выраженной специфичностью их реакции на созданные в эксперименте градации экологического фактора – количества пищи. В сочетании с небольшим ко-

личеством клонов это и привело к недостоверной корреляции этих признаков друг с другом. С другой стороны, эти признаки обнаруживают непостоянную от признака к признаку достоверную положительную корреляцию в пределах исследованного нами комплекса, но без всякой связи с физиологической спецификой признака. Этот факт также может означать, что цикломорфные признаки объединяют морфологические показатели с различной физиологической специализацией, общим же для них является выраженная реакция на некоторые сезонно меняющиеся экологические факторы, прежде всего пресс хищников (Branstrator, 1998; Riccardi et al., 2002; Lass, Spaak, 2003; Корзун, Питулько, 2010).

Выявленная картина корреляций в целом подтверждает физиологическую специализацию исследованных признаков с некоторыми особенностями. Так, среди признаков, связанных с размерами тела можно выделить два субкомплекса: длина тела (длина тела, длина раковины и высота головы) и ширина тела (ширина раковины и ширина головы). Первый комплекс меньше связан с признаками репродуктивной зрелости и цикломорфоза, второй – больше.

Корреляционный анализ двух признаков – органов движения выявил их разнокачественность. Длина плавательной антенны в целом обладает более высоким уровнем корреляции с большинством исследованных признаков, чем длина абдоминальной щетинки. Возможно, это связано с различиями в выполняемых ими функциях. С другой стороны, на это может влиять различие онтогенетических путей формирования щетинок и структурных компонентов антенн. Первые в онтогенезе больше связаны с развитием покровов тела (Aragipe et al., 2008), вторые – с формированием ног, выростов и других двигательных структур (Dworkin et al., 2007). Подтверждением этого вывода является наличие корреляции плавательной антенны с одним из цикломорфных признаков, являющимся выростом тела. Длина абдоминальной щетинки при этом не только не имеет достоверной связи ни с одним из цикломорфных признаков, но и обнаруживает её отсутствие и с одним из признаков репродуктивной зрелости, причём именно со средним выростом постабдомена.

Вторая особенность органов движения заключается в том, что, за исключением цикломорфных признаков их корреляции более или менее равномерно распределены с морфологическими параметрами всех остальных групп физиологической специализации. Это, очевидно, свидетельствует о сложности влияния селекционно-генетических факторов на эту категорию признаков.

Действительно, размеры организма, отражают массу, площадь и, собственно, длину и ширину его тела, являясь тем самым очень важным количественным критерием биологического вещества и энергии. С другой стороны, длина признаков органов движения, не является сама по себе двигательной активностью. Последняя, следовательно, складывается из весьма противоречивого и разнокачественного влияния показателей размеров тела (например, масса, площадь, длина и ширина тела) на размеры органов движения. Конечный результат – это сложная нелинейная взаимосвязь между размерами тела и органами движения, с одной стороны, и интенсивностью движения – с другой. Организмы, реагируя на изменения внешней среды, выбирают оптимальную для своего фенотипа интенсивность двигательной активности.

Анализ морфологических признаков, отражающих репродуктивную зрелость, показал, что дорзальная и вентральная ширина связаны с друг другом больше, чем со средним выростом постабдомена, последний же, в свою очередь, проявляет тенденцию к наличию связи с цикломорфными признаками.

Факт отсутствия статистически достоверной связи между цикломорфными признаками можно объяснить их очень высокой изменчивостью и выраженной специфичностью их реакции на созданные в эксперименте градации экологического фактора – количества пищи. В сочетании с небольшим количеством клонов это и привело к недостоверной корреляции этих признаков друг с другом.

На основании полученных результатов количественного анализа морфологических признаков можно сделать следующие выводы. Признаки, связанные с размерами тела разделяются на подгруппы длина тела и ширина тела. Показатели ширины тела обнаруживают тенденцию к корреляции с дорзальной и вентральной шириной (признаки, связанные с репродуктивной зрелостью). Органы движения

характеризуются разным уровнем корреляций с остальными морфологическими показателями, оба хорошо коррелируют с признаками размеров тела (длиной и шириной). Отростки тела: длина плавательной антенны (признак, связанный с движением), длина выроста среднего постабдомена (признак репродуктивной зрелости) и цикломорфные признаки представляют собой коррелированный комплекс. Длина постабдоминальной щетинки не обнаруживает взаимосвязи с признаками, характеризующими выросты тела, но показывает связь с размерами тела.

4.4. Эколого-генетическая структура природной популяции дафнии по количественным физиологическим признакам

Следующим шагом в исследовании структуры популяции дафнии по количественным признакам было изучение физиологических признаков.

Изложение результатов начнём с анализа описательной статистики (табл. 4.8). Для корректной оценки степени влияния генетических факторов на исследованные признаки необходимо вначале определить степень влияния поколения. В нашем случае эта задача решалась путём сопоставления средних значений, полученных в двух последовательных поколениях: первом (F_1) и втором (F_2) от начала закладки клонов. Если статистически достоверные различия отсутствуют, значит, воздействие поколения на фенотип весьма невелико, что предполагает возможность значительного влияния генетической компоненты на изменчивость признаков. Нами установлено (табл. 4.8), что такая ситуация чаще встречается при 100, чем при 10 тыс. кл/мл. При этом по плодовитости достоверные различия отсутствуют в обеих грациях экологического фактора, а по продолжительности созревания и выживаемости эти различия отсутствуют при 100 и высоко достоверны при 10 тыс. кл/мл.

Таблица 4.8 – Средние арифметические (\bar{x}) и индексы реакции (ИР) количественных физиологических признаков у *D. pulex* при большом и малом количестве корма в F₁ и F₂

Признак	Поколение	при количестве корма, тыс. кл/мл		ИР
		100	10	
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 ^{***}

Однако сравнение средних арифметических позволяет оценить только влияние поколения на изменчивость исследуемого показателя при 10 и 100 тыс. кл/мл. В этом случае мы не можем оценить возможность влияния неконтролируемых факторов на фенотипическую реакцию признаков в созданных градациях. При использовании индекса реакции (ИР), было обнаружено (табл. 4.8), что по плодовитости различия по этому показателю между поколениями отсутствуют, а по продолжительности развития и выживаемости – статистически достоверны.

Данные, представленные в табл. 4.8 показывают, что при снижении количества корма плодовитость сокращается, продолжительность созревания увеличивается, по выживаемости чётких тенденций не обнаружено. Хотя все эти особенности на статистически достоверном уровне не подтверждаются, следует подчеркнуть, что по плодовитости и продолжительности созревания, обнаруженные тенденции воспроизводятся в обоих поколениях, что свидетельствует о наследуемости фенотипической реакции этих признаков на изменение исследуемого фактора. Кроме этого, можно заметить, что выбранные градации фактора являются относительно «мягкими» для всего комплекса признаков, связанных с приспособленностью.

Так же, как и по морфологическим признакам, анализ изменчивости, выраженной в *CV*, проводили на общепопуляционном уровне, при этом вычисляли три показателя *CV*: общий, внутриклональный и межклональный. Общий показатель

оценивал размах всей фенотипической изменчивости по признаку, внутиклональный – изменчивость, связанную с различными случайными эффектами, в этот компонент изменчивости включали вариацию, как между поколениями, так и между особями внутри экспериментальной ячейки. Наконец, оценивали межклональный *CV* – размах изменчивости, обусловленный преимущественно генетическими факторами. Результаты приведены в табл. 4.9.

Общий *CV* позволяет сравнить изменчивость между признаками. Так изменчивость плодовитости и выживаемости очень высокая и колеблется от 66,5 до 86,4 %. Изменчивость продолжительности созревания примерно в 3-4 раза меньше чем по плодовитости и выживаемости и близка к уровню изменчивости морфологических признаков категорий репродуктивной зрелости и цикломорфных.

Таблица 4.9 – Структура изменчивости количественных физиологических признаков дафнии на общепопуляционном уровне

<i>CV</i>	Признак	Количество корма, тыс. кл/мл	
		100	10
общий	плодовитость	71,3±6,51	86,5±7,89
	продолжительность созревания	21,2±1,94	27,3±2,50
	выживаемость	72,0±6,57	66,4±6,06
внутри-клональный	плодовитость	57,0±7,72	54,4±11,52
	продолжительность созревания	11,0±2,85	18,4±2,86
	выживаемость	58,6±11,23	61,1±10,73
меж-клональный	плодовитость	38,0±6,94	68,0±12,41*
	продолжительность созревания	15,9±2,90	19,6±3,57
	выживаемость	64,3±11,74	44,8±8,17

Сравнение трёх показателей *CV* между собой позволяет заключить, что общий *CV* значительно выше внутри- и межклонального. Зато, в отличие от морфологических признаков, оба последних показателя изменчивости по физиологическим признакам принимают схожие значения. Это можно объяснить существенными различиями в объёме выборки при учёте морфологическими (измерялись по каждой особи) и физиологическими признаками (оценивались поклонально).

Сопоставление значений внутри- и межклональных *CV* между 100 и 10 тыс. кл/мл в основном не обнаружил достоверных различий, но выявил ряд интересных тенденций. Так, по продолжительности созревания все три показателя *CV*

возрастают от 100 к 10 тыс. кл/мл. Другими словами, изменчивость этого признака и случайная, и генетическая увеличивается в неблагоприятных условиях. Общий *CV* по плодовитости также возрастает при аналогичных условиях, а по выживаемости, напротив, сокращается. Любопытно при этом отметить, что по обоим признакам точно такая же тенденция повторяется при анализе межклонального, но не внутриклонального *CV*. Факт увеличения изменчивости по плодовитости при ухудшении условий жизни, вероятно, означает большую дифференциацию особей по этому показателю. Снижение в таких же условиях изменчивости выживаемости просто свидетельствует о том, что даже при относительно небольшом ухудшении условий жизни выживаемость снижается.

Для оценки влияния генетических факторов на изменчивость исследуемых физиологических показателей использовали двухфакторный дисперсионный анализ (схема с взаимодействием), в которой сравнивали дисперсию между клонами и между поколениями по каждому количеству корма отдельно (табл. 4.10).

Оказалось, что в большинстве случаев межклональная дисперсия статистически достоверна и ее вклад в общую дисперсию варьирует от 28,39 до 65,54 % по разным признакам и градациям экологического фактора. Исключение составляет только плодовитость при 100 тыс. кл/мл, когда межклональная дисперсия не отличается от случайной. Эти результаты означают, что наблюдается генетическая гетерогенность исследованной выборки клонов по физиологическим признакам.

Дисперсия между поколениями статистически недостоверна во всех вариантах при исследовании плодовитости, что в сочетании с достоверностью дисперсии по фактору «клон» при 10 тыс. кл/мл может свидетельствовать о наследуемости клональных средних в этих условиях. По продолжительности развития и выживаемости дисперсия между поколениями статистически значима при 10 тыс. кл/мл. В этих случаях доля влияния по фактору «поколение» составляет 17,9 % (продолжительность развития) и 38,1 % (выживаемость), что либо меньше, либо сопоставимо с долей влияния межклональной дисперсии.

Таблица 4.10 – Дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) по факторам «клон» и «поколение» по количественным признакам дафнии

Признак	Кол-во корма, тыс. кл/мл	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доля влияния, %
Плодовитость	100	Клон	14	7,35	1,69	0
		Поколение	1	1,12	0,26	0
		Клон-поколение	14	7,18	1,65	0
		Случайная	30	4,35		
	10	Клон	14	14,63	6,23***	45,57
		Поколение	1	3,95	1,68	0
		Клон-поколение	14	4,99	2,12*	19,57
		Случайная	30	2,35		34,87
Продолжительность созревания	100	Клон	14	7,64	37,42***	37,60
		Поколение	1	4,54	0,76	0
		Клон-поколение	14	5,97	29,22***	58,27
		Случайная	30	0,20		4,13
	10	Клон	14	15,21	25,35***	33,66
		Поколение	1	68,27	6,89***	17,92
		Клон-поколение	14	9,91	16,52***	42,89
		Случайная	30	0,60		5,53
Выживаемость	100	Клон	14	0,38	15,77***	65,54
		Поколение	1	0,00	0,06	0
		Клон-поколение	14	0,07	2,88**	16,71
		Случайная	30	0,02		17,75
	10	Клон	14	0,17	8,40***	28,39
		Поколение	1	1,58	23,13***	38,10
		Клон-поколение	14	0,07	3,37**	18,15
		Случайная	30	0,02		15,35

Взаимодействие клон-поколение в данном случае означает, что определённая часть клонов по-разному реагирует на созданные в эксперименте условия. Оно достоверно в тех же случаях, что и межклональная дисперсия, являясь, таким образом, ещё одним подтверждением генетической гетерогенности исследованной популяции по физиологическим признакам. Максимальные доли влияния по этому показателю (42,9–58,3 %) обнаружены по продолжительности созревания, минимальные – по выживаемости и плодовитости (0–19,6 %).

Для оценки влияния генетических факторов на фенотипическую пластичность особей по исследованным количественным признакам использовали двух-

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

Итак, общую фенотипическую дисперсию разлагали на дисперсию между клонами (“клон”), дисперсию между количеством корма (“корм”), дисперсию взаимодействия “клон–корм” и внутриклональную (случайную) дисперсию (табл. 4.11).

Как и в предыдущей схеме, дисперсия по фактору «клон» достоверна во всех случаях, доля влияния по нему колебалась от 18,3 до 46,8 % по разным признакам (табл. 4.11). Отклик на тестируемые контрастные условия (фактор “корм”) статистически недостоверен по плодовитости и выживаемости. Доля влияния этого фактора по продолжительности созревания составила 8,98 % (табл. 4.11). Низкая доля влияния фактора «корм» на оцениваемые признаки подтверждает результаты анализа ИР.

Наиболее интересно рассмотрение взаимодействия “клон–корм”, которое показывает влияние генетических факторов на степень фенотипической реакции особей по количественным признакам при изменении количества корма. 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» и статистическая значимость взаимодействия “клон–корм” по исследованным признакам (кроме продолжительности созревания) означает, что количество корма не оказывает влияния на общепопуляционные средние, но определенная часть выборки клонов неоднозначно реагирует на созданные условия.

Таблица 4.11 – Дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) физиологических признаков дафнии по факторам «клон» и «корм»

Признак	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доли влияния, %
Плодовитость	Клон	14	13,56	3,24 ^{***}	18,29
	Корм	1	25,80	3,07	0
	Клон-корм	14	8,42	2,01 [*]	16,51
	Случайная	90	4,18		65,20
Продолжительность созревания	Клон	14	18,53	5,22 ^{***}	46,75
	Корм	1	47,50	13,39 ^{***}	8,98
	Клон-корм	14	4,32	1,22	0
	Случайная	90	3,55		44,27
Выживаемость	Клон	14	0,40	7,38 ^{***}	45,15
	Корм	1	0,01	0,22	0
	Клон-корм	14	0,16	2,87 ^{**}	26,53
	Случайная	90	0,05		28,32

Кроме того, как было показано выше, в детерминацию средних арифметических признаков и их фенотипической реакции существенный вклад вносит генотипический компонент, поэтому неоднозначность реакции отдельных клонов на созданные условия в значительной степени определяется генетическими различиями.

Продолжительность созревания, наоборот, отличается противоположными характеристиками уровня значимости фактора «корм» и взаимодействия «клон–корм». Так, наличие статистически достоверной дисперсии по фактору «корм», свидетельствует о существенном влиянии этого экологического фактора в избранных грациях на проявление данного признака. С другой стороны, статистическая значимость межклональной дисперсии и отсутствие достоверности по взаимодействию «клон–корм» говорит о том, что по этому признаку в избранных грациях количества пищи генетическая детерминация средних арифметических выражена существенно значительнее, чем генетическая детерминация фенотипической пластичности.

Полученные результаты позволяют ставить вопросы о характере фенотипической реакции рачков конкретных клонов по комплексу исследованных количе-

ственных признаков и выделение клонов, особи которых обладают различными проявлениями морфологических и физиологических признаков в разных условиях. Оценка количественного соотношения клонов с разной фенотипической пластичностью по разным признакам позволит прояснить степень влияния генетического компонента в формировании адаптивной стратегии популяции при действии экологического фактора.

Для ответа на все поставленные вопросы был предпринят анализ генетической структуры популяции по фенотипической реакции количественных признаков с помощью метода редукции выборки. Этот анализ показал, что по плодовитости и выживаемости, обладавшим статистически достоверным взаимодействием «клон-корм» можно выделить по три класса клонов, особи которых различались по степени реакции признаков на изменение количества корма (табл. 4.12). 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. Количественное соотношение между выделенными типами клонов представляет собой генетическую структуру природной популяции по степени фенотипической реакции особей на изменение количества корма.

Таблица 4.12 – Генетическая структура по фенотипической пластичности физиологических признаков дафнии из природной популяции

Признак	Тип клонов	Число клонов	\bar{x} при количестве корма, тыс. кл/мл:		ИР
			100	10	
Плодовитость	R ₁	1	4,90±0,701	1,01±0,098	0,22±0,036
	St	11	3,44±0,368	2,21±0,242	0,87±0,109
	R ₂	3	4,46±0,659	5,61±0,706	1,87±0,520
Выживаемость	R ₁	3	0,62±0,111	0,32±0,087	0,45±0,113
	St	9	0,50±0,057	0,45±0,050	1,24±0,250
	R ₂	3	0,28±0,065	0,63±0,078	3,86±1,135

Важным представляется вопрос: насколько характеристика выборки клонов по степени реакции на изменение количества корма повторяется по разным признакам? Использование критерия хи-квадрат показало, что соотношение клонов, по плодовитости и выживаемости статистически не различается ($df = 2$, $\chi^2 = 1,59$; $P > 0,05$). Количество клонов колеблется в пределах: R₁ – 1–3; St – 9–11; R₂ – 3. Эти результаты позволяют заключить, что одни и те же клоны преимущественно входят в состав одного класса по всем физиологическим признакам.

4.5. Особенности связей между количественными морфологическими и физиологическими признаками в природной популяции дафнии

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 ответа на эти вопросы использовали два подхода – вычисление коэффициентов корреляций клоновых средних при 100 и при 10 тыс. кл/мл, а также

ИР, и использование результатов анализа генетической структуры по признакам с различной физиологической специализацией.

Таблица 4.13 – Коэффициенты корреляции между физиологическими признаками по средним арифметическим при 100 и 10 тыс. кл/мл и ИР

Пары признаков	Показатели		
	\bar{x} при 100 тыс. кл/мл	\bar{x} при 10 тыс. л/мл	ИР
плодовитость × продолжительность созревания	-0,28	0,04	0,41
плодовитость × выживаемость	-0,56**	-0,61**	-0,60**
выживаемость × продолжительность созревания	-0,12	0,16	0,01

Вначале рассмотрим результаты корреляционного анализа. Прежде всего, отметим, что среди признаков, связанных с приспособленностью достоверная отрицательная корреляция по всем трём исследованным показателям обнаружена только между плодовитостью и выживаемостью (табл. 4.13). Признак продолжительность созревания не выявил достоверной связи, как с плодовитостью, так и с выживаемостью, хотя прослеживается тенденция положительной корреляции этого признака с плодовитостью по ИР.

Коэффициенты корреляции между морфологическими признаками и признаками, связанными с приспособленностью представлены в табл. 4.14. Из таблицы видно, что уровень корреляции между этими двумя группами признаков невысок, хотя некоторые закономерности очевидны.

Возможно, что причина заключается в сравнительно небольшой выборке исследованных клонов. Так, по средним арифметическим при 100 тыс. кл/мл плодовитость обнаруживает тенденцию к положительной корреляции с морфологическими признаками при тех же экологических условиях. При концентрации корма 10 кл/мл очевидна тенденция к отрицательной корреляции между плодовитостью и морфологическими признаками. Между морфологическими признаками с одной стороны, продолжительностью созревания и выживаемостью – с другой также обнаружена тенденция к отрицательной связи.

Таблица 4.14 – Коэффициенты корреляции между морфологическими и физиологическими признаками по средним арифметическим при 100 и 10 тыс. кл/мл и ИР

Показатели	№ морфологического признака	Признаки, связанные с приспособленностью		
		плодовитость	продолжительность созревания	выживаемость
\bar{x} при 100	1	0,16	0,05	-0,12
	2	0,06	-0,08	0,12
	3	0,21	0,13	-0,20
	4	-0,03	-0,28	0,21
	5	0,10	-0,12	-0,06
	6	-0,05	0,05	0,03
	7	0,15	0,13	-0,02
	8	-0,06	-0,15	0,07
	9	0,14	0,06	0,13
	10	0,50	-0,20	-0,08
	11	0,33	-0,11	-0,30
	12	0,03	-0,30	0,35
\bar{x} при 10	1	-0,50	-0,20	0,10
	2	-0,17	0,05	-0,07
	3	-0,59*	-0,22	0,13
	4	0,15	-0,10	-0,22
	5	-0,34	-0,35	-0,14
	6	-0,39	-0,01	-0,02
	7	-0,42	-0,12	-0,02
	8	-0,05	0,13	-0,22
	9	-0,27	0,00	0,24
	10	-0,19	-0,19	-0,28
	11	-0,28	0,28	-0,16
	12	-0,10	-0,17	0,01
ИР	1	-0,36	-0,05	-0,17
	2	-0,11	-0,43	0,01
	3	-0,32	-0,55*	-0,22
	4	-0,29	-0,23	-0,04
	5	-0,36	-0,55*	0,06
	6	-0,32	-0,42	0,09
	7	-0,24	-0,41	-0,08
	8	0,00	-0,41	0,07
	9	-0,21	-0,32	0,01
	10	-0,05	-0,56*	-0,10
	11	-0,02	-0,47	-0,22
	12	-0,56*	-0,37	0,35

Примечание: обозначения признаков см. в табл. 4.1.

Корреляция между физиологическими и морфологическими признаками по ИР встречается значительно чаще, чем по средним при обеих градациях экологического фактора. Так, ИР по плодовитости обнаруживает статистически значимую отрицательную связь с длиной хвостовой иглы (№ 12) $r = - 0,59$. Кроме того, довольно высокий r между ИР по признакам связанным с длиной тела, за исключением ширины раковины (№ 2). Особенно выражена отрицательная связь по ИР между морфологическими признаками и продолжительностью созревания (табл. 4.14). Так, с признаками длина раковины (№ 3), ширина головы (№ 5), длина выроста среднего постабдомена (№ 10) корреляция достоверна и отрицательна, а по ширине раковины (№ 2), длине плавательной антенны (№ 6), длине постабдоминальной щетинки (№ 7), дорзальной ширине (№ 8), длине антеннулы (№ 11) близко к критическому значению. ИР по выживаемости характеризуется отсутствием достоверных значений коэффициентов корреляции с морфологическими признаками.

Второй подход к установлению генетически обусловленной связи между физиологическими и морфологическими признаками состоял в расчёте ИР выделенных классов по всем признакам у клонов, относящихся к этим классам при их группировке по длине тела и плодовитости. Эта процедура подробно описана в разделе 4.3. настоящей главы. Эти два признака были выбраны из-за их высокой адаптивной ценности, а также потому, что проведённый анализ изменчивости позволяет считать их характерными представителями морфологических признаков и признаков, связанных с приспособленностью в рамках изученного нами комплекса. Результаты группировки по длине тела и по плодовитости представлены в табл. 4.15 и 4.16, а также на рис. 4.3а, и 4.3б соответственно).

Таблица 4.15 – Генетическая структура по фенотипической пластичности количественных признаков дафний из природной популяции
(группировка по длине тела)

Признак	Тип клонов	\bar{x} при количестве корма, тыс. кл/мл:		ИР
		100	10	
Длина тела	R ₁	1841,3±11,71	1730,1±12,34	0,95±0,009
	St	1867,7±8,05	1858,3±7,76	1,00±0,006
	R ₂	1767,8±11,12	1813,1±12,65	1,03±0,009
Длина хвостовой иглы	R ₁	288,5±3,56	221,9±4,69	0,79±0,020
	St	265,9±2,30	236,9±2,67	0,92±0,014
	R ₂	299,1±6,18	270,0±5,38	0,96±0,027
Плодовитость	R ₁	4,35±0,748	4,64±0,793	1,21±0,231
	St	3,54±0,367	2,34±0,340	0,72±0,100
	R ₂	4,03±0,683	2,07±0,490	0,63±0,176
Продолжительность созревания	R ₁	8,67±0,582	11,83±1,385	1,39±0,081
	St	8,69±0,274	9,55±0,670	1,10±0,031
	R ₂	8,34±0,390	8,75±0,861	1,06±0,026
Выживаемость	R ₁	0,48±0,065	0,35±0,070	0,61±0,082
	St	0,69±0,069	0,54±0,120	1,05±0,185
	R ₂	0,16±0,047	0,48±0,313	2,44±0,417

Из этих таблиц и рисунка видно, что результаты использования группировки по обоим подходам сходны, с учётом того, что длина тела и плодовитость обнаруживают отрицательную клональную связь. То есть особи из клонов, снижающих длину тела (R₁ при группировке по длине тела) при уменьшении количества корма, характеризуются увеличением плодовитости (R₂ при группировке по плодовитости). Соответственно, особи из клонов, увеличивающих длину тела при уменьшении количества корма (R₂ по длине тела), характеризуются снижением плодовитости (R₁ по плодовитости). В St-класс попадают примерно одни и те же клоны (с учётом количественных различий в их соотношении) при использовании группировки по длине тела или по плодовитости.

Таблица 4.16 – Генетическая структура фенотипической пластичности количественных признаков дафний из природной популяции (группировка по плодовитости)

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

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

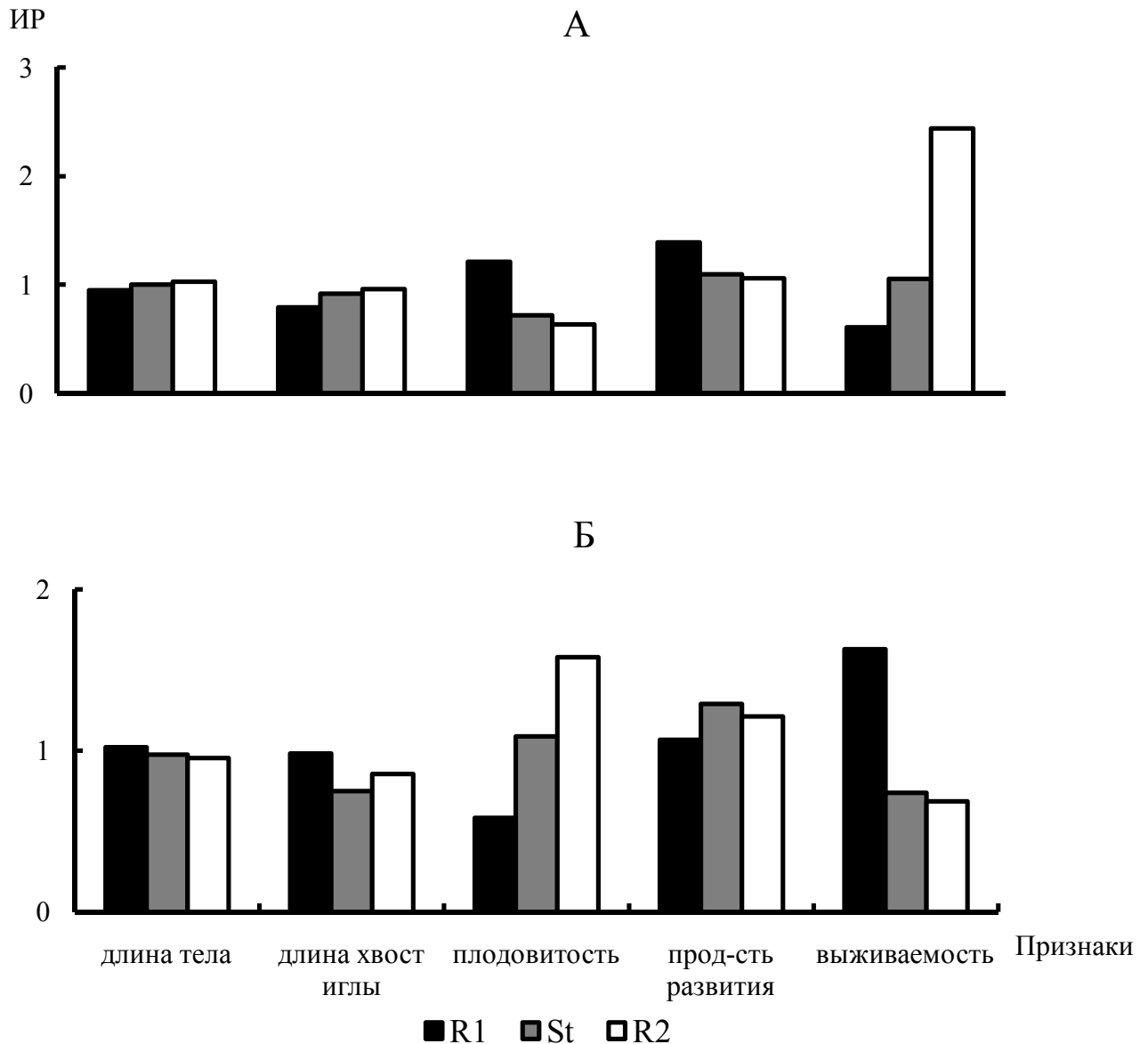


Рис. 4.3. Значения индексов реакции (ИР) по количественным морфологическим признакам у особей трёх типов клонов, при группировке клонов по: длине тела (А); плодовитости (Б).

Подчеркнём, что все обнаруженные связи 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 показателям. Это заключение предполагает возможность селекционной перегруппировки количественного соотноше-

ния выделенных групп клонов при изменении количества пищи в течение сезонного изменения условий жизни.

4.6. Структурно-функциональная организация природной популяции дафнии по изменчивости количественных признаков и эколого-генетические механизмы её регуляции

4.6.1. Сравнительный анализ количественных признаков по уровню изменчивости и функциональным особенностям

В нашем исследовании на дафнии показано, что максимальной изменчивостью обладают физиологические признаки. При этом плодовитость и выживаемость обладают очень высокой изменчивостью $CV = 66-86 \%$, а продолжительность созревания имеет несравненно меньшую изменчивость – $21-27 \%$. Это значит, что этот признак значительно более консервативен, чем плодовитость и выживаемость. Корреляция также обнаруживается между высоко изменчивыми плодовитостью и выживаемостью, по консервативному признаку продолжительности развития она отсутствует. Это наблюдение даёт основание предположить, что выбранные нами экологический фактор или его количественные градации сравнительно слабо влияют на продолжительность развития.

Морфологические признаки, по сравнению с физиологическими, в целом характеризуются значительно меньшим уровнем изменчивости. Вместе с тем интересно отметить, что уровень CV цикломорфных признаков и одного признака, связанного с репродуктивной зрелостью (длина выроста среднего постабдомена), такой же, как и CV продолжительности развития. Тем не менее, так же как и по физиологическим признакам, максимальной изменчивостью среди морфологических признаков обладают динамичные показатели, обнаруживающие высокую вариацию в различных условиях. Это, прежде всего, цикломорфные признаки, а также признаки, связанные с репродуктивной зрелостью. Консервативные признаки, например, такие как длина и ширина тела, а также органы движения обладают несравненно меньшей изменчивостью. Интересно заметить, то если сравни-

вать длину тела с его шириной, то изменчивость выше у последней. Очевидно, этот факт должен быть более характерен для зрелых особей, но не для рачков ювенильных стадий. Не случайно два из трёх морфологических признаков, связанных с созреванием, в нашей работе тоже являются шириной тела.

Известно, что среди мерных морфологических признаков у дафний по уровню изменчивости можно выделить размеры собственно тела (длина, ширина, высота и т.п.) и размеры, преимущественно длина и высота, отростков тела (Jacobs, 1961; 1987; Dodson, 1981; 1988; Корзун, Питулько, 2010). Такое разделение справедливо лишь в том случае, когда мы рассматриваем эти категории признаков, принадлежащие к одной и той же физиологической специализации. Так, в нашем случае, в рамках размерных подгрупп признаков «длина тела» и «ширина тела» более высоким уровнем изменчивости обладали соответствующие признаки головы, но не всего тела или раковины. Форма головы у некоторых особей так называемых «шлемовых» видов *D. galeata* и *D. hyalina* действительно трансформирована в структуру, которая больше напоминает шип или иглу, т.е. вырост, или «шлем». К этому можно добавить, что такие особи у этих видов дафний обычно относят к «шиповому», т.е. цикломорфному морфотипу, а размеры и форма головы у этих видов дафний является цикломорфными признаками (Корзун, Питулько, 2010). Хотя у исследованного нами вида *D. pulex* эти признаки не являются цикломорфными, всё же их уровень изменчивости выше, чем у других размерных характеристик и в этом смысле сближает их с цикломорфными. По признакам, связанным с созреванием, это правило также соблюдается. Признаки дорзальная и вентральная ширина обладают меньшей изменчивостью, чем средний вырост постабдомена.

Наоборот, если сравнивать органы движения и цикломорфные признаки (обе физиологические группы состоят из признаков-выростов) то органы движения обладают минимальной среди проанализированной группы морфологических признаков изменчивостью, а цикломорфные – максимальной. Причина этих различий заключается в физиологической специализации признаков, т.к. можно предположить, что физиолого-морфологические системы, обеспечивающие дви-

жение представителей разных таксонов планктонных ракообразных в водной среде в эволюционном плане возникли раньше и потому более консервативны. Цикломорфоз является формой защиты от хищников или адаптацией к сезонному изменению условий жизни в водной среде, характерной для ветвистоусых рачков. Поэтому, учитывая разнообразие экологических условий, существующих в водоёмах, населённых дафнией, высокая изменчивость цикломорфных признаков вполне логична и оправданна.

При анализе корреляций заметно, что случаи отклонения коррелятивных взаимосвязей от физиологической специализации относятся к тем случаям, когда в одну и ту же группу попадают признаки размеров тела и размеров выростов. Наиболее хороший пример – три признака, связанных с созреванием. Дорзальная и вентральная ширина коррелируют друг с другом и с шириной тела, вырост среднего постабдомена слабо коррелирован с дорзальной и вентральной шириной, но обнаруживает корреляцию с цикломорфными признаками.

По-видимому, есть основания считать, что признаки длины тела самые консервативные, как и органы движения, и в большей степени отражают размеры тела как таковые. Признаки ширина тела на репродуктивной стадии отражают в большей степени не динамику размеров тела как таковых, а ту её часть, которая, связана с репродуктивным созреванием.

4.6.2. Влияние фактора различной природы (модификационные, случайные, генетические), на взаимодействие генотип-среда у дафний

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

Использованные нами градации количества корма взяты как контрастные из работы Л.Ю. Ямпольского (1992). Однако, результаты, полученные в настоящей работе, свидетельствуют о том, что исследованные нами количественные призна-

ки дафний можно разделить на две группы с высокой и низкой контрастностью. В первую группу вошли продолжительность созревания и цикломорфные признаки: длина хвостовой иглы и длина антеннулы. Вторая группа представлена длиной тела, а также другими морфометрическими признаками, плодовитостью и выживаемостью. Для второй группы влияние выбранных градаций факторов следует рассматривать как сравнительно «мягкое». В этой связи представляет некоторый интерес сравнительный анализ «контрастности» таких экологических факторов как плотность населения и количество/качество пищи в природных популяциях дрозофилы и дафнии по исследованным нами количественным показателям. Так, дрозофилы обнаружили большую отзывчивость на качество среды по количественным морфологическим признакам по сравнению с плотностью населения личинок (Тараканов, 1983; Тараканов и др., 1988). Эти результаты схожи с полученными нами по плодовитости и реакции особей на уменьшение корма в природной популяции дафнии, особенно при сопоставлении реакции плодовитости на плотность, полученными ранее на природных популяциях рачков (Гречаный, 2004а). В последнем случае были выделены группы клонов, у которых плодовитость подавляется плотностью, но в различной степени, т.е. был выделен один качественный тип реакции. Нами же удалось выделить три типа клонов, качественно различающихся реакцией особей по комплексу количественных признаков, в том числе – плодовитости. Кроме генетически детерминированной реакции подавления плодовитости уменьшением количества корма (R_1 -тип клонов) нами были обнаружены и реакции стимуляции плодовитости снижением количества корма (R_2 -тип), а также отсутствие выраженной реакции на созданные градации фактора (St-тип). Таким образом, плотность населения может выступать в качестве более «мягкого» фактора, чем количество и качество пищи.

По влиянию неконтролируемых факторов все исследованные признаки можно также отнести к двум категориям: с высоким и низким влиянием. К первой группе относятся признаки, связанные с приспособленностью, ко второй – морфологические признаки. Полученные результаты отражают различия в структуре материала по этим двум категориям признаков. Так, по морфологическим призна-

кам в каждой экспериментальной ячейке было по 25 вариант, а по физиологическим признакам – только два. Однако при анализе большого количества материала таких недостатков в экспериментальном дизайне избежать практически невозможно.

Влияние генетических факторов на фенотипическую реакцию исследованных количественных признаков оценивали по двум подходам: преемственность от поколения к поколению (критерий Стьюдента) и наличие гетерогенности изученной выборки клонов (дисперсионный анализ, коэффициенты клональной корреляции). Оба подхода подтвердили статистически достоверный эффект генетических факторов на фенотипическую пластичность. Только по продолжительности созревания влияние генетических факторов на фенотипическую реакцию оказалось недостоверным. Последнее свидетельствует о том, что на детерминацию продолжительности созревания генетические факторы, безусловно, влияют, но это никак не сказывается на фенотипической реакции признака в пределах выбранных градаций количества пищи. Другими словами, генетически определяемая и наследуемая фенотипическая реакция по этому признаку в исследованной выборке клонов природной популяции дафнии отсутствует. Подчеркнём, что для всех остальных признаков характерно влияние генетических факторов как на детерминацию признаков как таковых, так и на детерминацию их фенотипической пластичности в рамках выбранных градаций экологического фактора.

С другой стороны, основными показателями оценки генетических факторов на изученные количественные признаки в общепопуляционных масштабах, т.е. на всей выборке клонов, был анализ общепопуляционных средних арифметических и ИР. Сравнительный анализ этих показателей привёл к заключению, что ИР является эффективным критерием оценки фенотипической пластичности исследуемых количественных признаков в выбранных градациях экологического фактора. Таким образом, этот показатель обладает большими возможностями при оценке влияния генетических факторов на фенотипическую реакцию организмов по количественным признакам в ответ на изменение условий жизни.

В связи с вышесказанным представляет определённый интерес оценка влияния генетических факторов на изменчивость признаков без учёта фенотипической пластичности и эпигенетической изменчивости признаков между градациями фактора. Эта задача решалась вычислением внутри- и межклональных коэффициентов вариации (CV) по каждой градации экологического градации фактора отдельно. При этом внутриклональный CV оценивал стохастический компонент изменчивости, а межклональный CV – генетический.

Результаты показали, что фенотипическая изменчивость продолжительности созревания увеличивается в неблагоприятных условиях. Однако неясно, определяется ли эта динамика генетическими факторами. По плодовитости и морфологическим признакам фенотипическая изменчивость также возрастает, а по выживаемости сокращается при аналогичных условиях, что определяется соответствующим изменением генетического компонента изменчивости.

Факт увеличения изменчивости по плодовитости и морфологическим признакам при ухудшении условий жизни, вероятно, означает большую фенотипическую дифференциацию генотипов дафний по этому показателю. Снижение в неблагоприятных условиях изменчивости выживаемости просто свидетельствует о том, что при ухудшении условий жизни выживаемость резко сокращается, вместе с ней сокращаются и возможности селекционной перестройки популяции по этому признаку.

Дифференциация генотипов при ухудшении условий жизни, активизирует селекционные изменения плодовитости и морфологических признаков, в том числе – размеров тела особей, в природной популяции дафнии. Таким образом, при динамике количества пищи в природных условиях генотипическая структура популяции дафнии будет изменяться. Как результат, будут меняться и общепопуляционные показатели количественных признаков, в том числе таких важных в адаптивном отношении, как плодовитость и размеры тела.

Как показано в настоящей работе, на общепопуляционном уровне обнаруживается следующая картина. При снижении количества корма плодовитость и размеры цикломорфных признаков сокращаются, продолжительность созревания

увеличивается, выживаемость, а также большинство морфологических признаков на достоверном уровне не изменяется. Означает ли это, что все клоны подчиняются общепопуляционным тенденциям? Очевидно, что наличие выявленной генетической гетерогенности выборки клонов по фенотипической реакции комплекса количественных признаков противоречит такому предположению.

Влияние генетических факторов на степень фенотипической реакции особей по количественным признакам давно уже не вызывает сомнений и показано для различных таксономических групп организмов (Тараканов, 1982; Гурвичюте, 1982; Глотов, Тараканов, 1983; Jacob, 1987; Тараканов и др., 1988; Гречаный и др., 1989; 1996; 1998; 2004; Burns, 1995; Босенко, Имашева, 1998; Хлебович, 2002; Алтухов, 2003; Bitner-Mathé, David, 2015; Michimae et al., 2015). Однако для нас важно не просто установить наличие генетического вклада в фенотипическую реакцию, но и оценить генетическую структуру природной популяции по фенотипической реакции особей, определяемой количественными признаками на изменение количества корма. Эта же проблема решается в работах ряда исследователей (Гурвичюте, 1982; Животовский, 1984; Глотов, Тараканов, 1985; Тараканов и др., 1988; Ямпольский, 1992; Ямпольский, Калабушкин, 1992; Животовский и др., 1996; Burns, 1995). Действительно, наличие генетической гетерогенности в природных популяциях животных по степени фенотипической реакции особей по отдельным количественным признакам даёт основание говорить о возможном воздействии селекционных факторов на формирование фенотипической реакции всей популяции.

4.6.3. Роль структуры природной популяции дафнии по взаимодействию «генотип-среда» в формировании адаптивных стратегий и поддержании популяционного гомеостаза

Теоретически можно постулировать наличие трёх качественно различных групп фенотипов, обнаруживающих генетически детерминированные положительную, стабильную и отрицательную фенотипические реакции особей по количественным признакам на изменение экологического фактора. Число фенотипов с

количественной градацией фенотипической реакции особей в этом случае может быть ограничено только числом исследованных клонов, линий или семей. При жёстком воздействии экологического фактора на проявление количественного признака фенотипы могут отличаться лишь степенью выраженности генетически детерминируемой фенотипической реакции, но никак не её направлением (Тараканов и др., 1988; Гречаный и др., 1989).

В нашем исследовании обнаружены три генетически детерминированных типа фенотипической реакции комплекса количественных морфологических признаков на изменение количества корма. Оказалось, что отсутствие выраженной фенотипической общепопуляционной реакции особей на действие экологического фактора, вовсе не говорит о генетической гомогенности популяции по этому показателю. Такое противоречие объясняется структурой популяции по фенотипической реакции количественных морфологических признаков на изменение количества корма, которая может скрывать реальную гетерогенность. При исследовании на общепопуляционном уровне фенотипическая реакция отсутствует, тогда как отдельные группы клонов детерминируют чётко выраженный отклик на тестируемые условия. Так, структура природной популяции дафнии по большинству исследованных признаков характеризовалась преобладанием клонов стабильного (St) класса и примерным равновесием количества клонов, представляющих два реагирующих (R_1 и R_2) классов. В итоге суммарная общепопуляционная фенотипическая реакция особей на изменение количества корма была не выражена. Явление, когда генетическая структура способствует «свёртыванию» изменчивости природных популяций, ослабляя воздействие отбора в комфортных условиях, отмечалось и ранее (Алтухов; 2003).

Исследуемая выборка партеногенетических клонов представляет собой «срез» генетической структуры природной популяции дафнии по адаптивно-ценным морфологическим и физиологическим характеристикам. Показанные в настоящей главе перестройки генетической структуры по выборке клонов в зависимости от градаций важного экологического и сезонно-меняющегося фактора – количества фитопланктонных водорослей, дают основание предположить наличие

подобного процесса в природной популяции на фоне сезонного изменения экологических факторов. Наличие определённого типа фенотипической и генетической структуры популяции по исследованным количественным признакам может свидетельствовать о преобладающем влиянии определённого экологического фактора. В свою очередь, изменение генетической структуры популяции при динамике экологических факторов свидетельствуют в пользу наличия циклического отбора в природной популяции по ширине нормы реакции количественных морфологических и физиологических признаков.

Таким образом, можно постулировать наличие двух разновидностей генетической структуры по фенотипической реакции особей. Первая характеризуется доминированием одного из реагирующих типов клонов и невысоким количеством стабильных клонов. Для второй характерно доминирование класса стабильных клонов и примерное равновесие обоих реагирующих типов. Первую разновидность структурно-функциональной организации обнаруживают только цикломорфные морфологические признаки, вторую – все остальные, включая большинство морфометрических признаков, а также плодовитость и выживаемость. Теоретически можно предположить существование и третьей разновидности, когда оба реагирующих типа доминируют и находятся в приблизительном равновесии друг относительно друга. Стабильный тип в этом случае характеризуется невысоким количеством клонов. Подобный тип фенотипической структуры был описан нами в природной популяции *E. baicalensis* (см далее гл. 5).

Сложнее интерпретировать адаптивный смысл наличия в популяции дафнии особей, представляющих две реагирующие группы фенотипов, обладающих диаметрально противоположными фенотипическими реакциями особей на изменение количества корма по количественным морфологическим признакам. Если уменьшение средних арифметических количественных морфологических признаков при уменьшении количества корма вполне логично и объяснимо, то увеличение признаков в ответ на уменьшение количества корма выглядит парадоксальным. При выборе градаций экологического фактора – количества корма – мы использовали результаты работы Л.Ю. Ямпольского (1992), в которой эти концентрации оказа-

лись контрастными для количественных признаков, связанных с адаптивностью. Результаты нашей работы говорят о том, что для количественных морфологических признаков выбранные градации оказались достаточно «мягкими». Этот вывод подтверждается тем, что по цикломорфным признакам, реакция на изменение количества корма по которым была наиболее чёткой, клоны R₂-класса представлены единично или не представлены вообще.

Вместе с тем, общие выводы о наличии в популяции генетической структуры по фенотипической реакции особей на изменение количества корма одинаково справедливы для всех исследованных признаков. Фенотипическая реакция особей в пределах клона по всему комплексу признаков качественно сходна: если у особей уменьшаются средние при снижении количества корма, то происходит это по всему комплексу признаков. Та же самая картина наблюдается и по клонам, особи которых увеличивают средние при снижении количества корма.

Соотношение клонов, представляющих три выделенных фенотипа, может быть специфично, что и подтверждается сравнением большинства исследованных морфологических признаков с цикломорфными.

Наличие генетически детерминированных различий по фенотипической реакции на изменение количества корма, а также специфичность соотношения фенотипов с различной реакцией позволяют заключить, что в исследованной популяции дафнии присутствует интегральный отбор по комплексу количественных морфологических признаков.

Кроме того, анализ изменчивости внутри выделенных генетически гомогенных групп по фенотипической пластичности количественных признаков показал, что, как правило, более высоким уровнем этого компонента изменчивости обладают реагирующие клоны. Другими словами, более высокой стохастической изменчивостью обладают клоны с генетически детерминированной высокой модификационной изменчивостью (фенотипической пластичностью количественных морфологических признаков). Анализ динамики случайного компонента изменчивости при количестве корма от 100 тыс. кл/мл к 10 тыс. кл/мл показал наличие обратной связи с динамикой средних значений признаков. Т.е. у клонов R₁- и, от-

части, St-типов в этом направлении снижаются средние признаков, но увеличивается их случайная изменчивость, а у клонов R₂-типа, наоборот, средние увеличиваются, а изменчивость – сокращается.

Выделение генетически отличных групп клонов позволяет прояснить некоторые спорные вопросы, касающиеся корреляции важных приспособительных признаков и особенности формирования адаптивных стратегий в популяциях дафний. Так, в отдельных работах связь между размерами тела дафний и плодовитостью, а также выживаемостью не обнаруживается (Байчоров, 1992), в других наблюдается положительная корреляция между этими важными признаками (Czeczuga et al., 2003). В обеих процитированных работах исследователи не анализировали межклональные различия. В нашей работе при анализе выборки клонов показана отрицательная корреляция между размерами тела и плодовитостью. К сходным выводам приходят и некоторые другие авторы при анализе межклональных различий (Guissande, 1993; Rossi et al., 1998; Gorbi et al., 2011).

Некоторый интерес представляют два обнаруженных нами класса клонов с зеркально противоположными типами реакции особей на увеличение количества корма. Особи одного из них при уменьшении количества пищи уменьшали размеры тела и выживаемость, но увеличивали плодовитость и продолжительность созревания. Эта реакция на ухудшение условий жизни в целом типична и показана в значительном количестве работ (Ямпольский, 1992; Ebert, 1992; Perrin et al., 1992; Czeczuga et al., 2003; Jeyasingh, Weider, 2005; Li et al., 2014; Ahmad et al., 2015). Особи, принадлежащие к группе клонов с альтернативным типом реакции, при уменьшении количества пищи увеличивали размеры тела и выживаемость, но сокращали плодовитость, продолжительность созревания у них при этом не изменялась. Такая реакция кажется несколько противоречивой, но её можно объяснить тем, что такие клоны имеют более низкий размерный порог при наступлении репродуктивной зрелости и начинают размножаться на более ранних стадиях (Ebert, 1992). Более высокая скорость созревания у особей этого типа подтверждает это предположение. У клонов первого типа этот порог значительно выше и они приступают к размножению позже.

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 устойчивости 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

При исследовании динамики как популяционных параметров (численность, возрастная и половая структура), так и морфологических признаков, а также факторов, их определяющих, в экологии можно выделить два подхода: биоценотический (экосистемный) и популяционный (Бигон и др., 1989; Гиляров, 1990).

В рамках биоценотического подхода исследователи связывают факторы, описывающие состояние среды обитания популяции, с отдельными количественными параметрами, в том числе – численностью и возрастной структурой (Auclair et al., 1993; Cartes, Sorbe, 1998; Valet, Dauvin, 2004; Rowlands et al., 2004; Nishibe, Ikeda, 2007), а также – морфологическими признаками особей в популяции (Ribes et al., 1996; Lopez Greco et al., 2000; Litulo et al., 2005; Siegel et al., 2008). Обособленный анализ важных в адаптивном отношении признаков позволяет получить общую картину реакции популяций на сезонные изменения. Так, в ходе многолетних исследований сезонной динамики численности и возрастной структуры а также размеров тела особей у байкальского эндемика *Epischura baicalensis* были получены сведения о наиболее фундаментальных закономерностях его сезонных адаптаций (Copepoda, Calanoida) (Мельник, 1976, 1995; Афанасьева, 1977, 1995; Кожова, Мельник, 1978; Кожова, Бейм, 1993; Измestьева, 1998; Дзюба и др., 2000; Павлов, Пислегина, 2004; Наумова, 2006; Максименко и др., 2008).

Популяционное направление рассматривает изменение демографических показателей и количественных признаков особей, с точки зрения их функциональной взаимосвязи в общей системе механизмов популяционного гомеостаза (Гиляров, 1990; Bouletreau-Merle, Fouillet, 2002; Maiorano et al., 2002; Chippindale et al., 2003; Гречаный и др., 2004б; Yu, Suh, 2006; Гриценко, 2008; Pavesi, De Matthaeis, 2009). Применение этого подхода позволяет сосредоточить внимание на особен-

ностях сезонной трансформации структуры популяций по демографическим показателям и количественным морфологическим признакам особей, что расширит и углубит наши знания о биологии байкальской эпишуры.

Необходимость использования популяционного подхода в исследованиях *Erischura baicalensis* Sars рассматривалась и ранее для решения практических задач по организации мониторинга озера Байкал (Кожова, Павлов, 1986; 1988; Павлов, Пислегина, 2004). Кроме этого, неоднократно поднимался вопрос о популяционной структуре эпишуры в Байкале (Афанасьева, 1977; 1995). В настоящий период имеются предварительные результаты изучения популяционной структуры по качественным морфологическим признакам и микросателлитной ДНК (Зайдыков и др., 2010; 2011 2012).

Таким образом, несмотря на актуальность, детального изучения сезонного изменения популяционной структуры по демографическим показателям и количественным морфологическим признакам байкальской эпишуры до сих пор никто не проводил. Мы предприняли попытку восполнить эти пробелы, выполнив исследование, результаты которого изложены в настоящей главе.

5.1. Сезонная динамика возрастной структуры природной популяции эпишуры и её связь с биологической сезонностью и популяционным циклом

Биологическая сезонность играет большую роль в жизненных ритмах организмов. Это явление у байкальской эпишуры изучали различные исследователи Байкала (Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993; Пислегина, 2005; Наумова, 2006). Основным критерием биологической сезонности является гидрологические показатели. Очень важное значение при определении сроков биологической сезонности играет особенности вегетации фитопланктона. Именно к ним обычно и «привязывается» сезонность зоопланктонного звена. Поскольку явление это касается многих видов из нескольких трофических звеньев, то уникальность экологического статуса эпишуры позволяет предложить нестандартные методы

для оценки биологической сезонности. Так как эпишура составляет подавляющее большинство численности и биомассы байкальского планктона, для решения поставленной задачи мы можем воспользоваться её популяционными параметрами. Таким образом, выделение сезонных периодов (биологических сезонов) в отношении сообществ, в значительной степени состоящих из популяций одного вида-доминанта может основываться на комплексном анализе нескольких популяционных параметров. Их синхронное изменение, отражающее популяционный цикл представляет собой объективный критерий смены сезонов. Поскольку сезонная динамика численности популяций беспозвоночных в умеренных широтах характеризуется общими закономерностями (Гиляров, 1990; Чернышёв, 1996; Varpe 2012; Seebens et al., 2013), можно выдвинуть предположение, что биологические сезоны *E. baicalensis* соответствуют основным фазам популяционного сезонного цикла этого организма. При этом, естественно, должна учитываться связь сезонного цикла с сезонным изменением гидрологических показателей и параметров, характеризующих фитопланктонное сообщество.

Ключом к успешному решению данной проблемы ввиду её сложности и слабостью изученности становится усовершенствование существующих и разработка новых статистических методов и подходов к оценке популяционных показателей и, в частности, структуры популяции по ним. Поэтому в настоящем разделе изложены результаты оценки сезонной динамики численности и возрастной структуры *E. baicalensis* из Южного Байкала с помощью дисперсионного анализа.

Вначале дадим характеристику сезонной динамике общей численности природной популяции *E. baicalensis* (рис. 5.1). 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 наблюдается 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.



Рис. 5.1. Сезонная динамика общей численности популяции *E. bairdii* в 2001-2004 гг.

В течение 2004 года обнаружено два чётких популяционных цикла. В этом случае активный рост численности отмечен зимой (февраль) и в начале лета (июнь). Максимум численности популяции достигает дважды – весной (март) в подлёдный период, и летом (июль-август). Резкий спад наблюдается 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 науплиусов, копепоидов и взрослых особей; и взаимодействие, отражающее 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 ($P < 0,001$) (табл. 5.1). Другими словами, анализ фактора «проба» показал, что численность популяции весьма существенно изменяется по сезонам, а результаты по фактору «стадия» свидетельствуют о достоверных различиях численности рачков различных возрастных стадий в исследованный 4-летний период.

Таблица 5.1 – Дисперсионный анализ численности и возрастной структуры в природной популяции *E. baicalensis*

Год	Источник изменчивости	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
2001	Общая	40378046	260	155300	-
	Проба	16584753	28	592313	17,14 ^{***}
	Стадия	6403663	2	3201831	15,76 ^{***}
	Взаимодействие	11377280	56	203166	5,88 ^{***}
	Случайная	6012351	174	34554	-
2002	Общая	48187222	242	199121	-
	Проба	11484337	26	441705	6,90 ^{***}
	Стадия	11541348	2	5770674	20,28 ^{***}
	Взаимодействие	14798029	52	284577	4,45 ^{***}
	Случайная	10363508	162	63972	-
2003	Общая	13771714	269	51196	-
	Проба	3889210	29	134111	15,78 ^{***}
	Стадия	2262101	2	1131051	10,95 ^{***}
	Взаимодействие	5989121	58	103261	12,15 ^{***}
	Случайная	1631282	192	8496	-
2004	Общая	21192557	269	78783	-
	Проба	6355634	29	219160	18,35 ^{***}
	Стадия	4420727	2	2210364	15,51 ^{***}
	Взаимодействие	8265885	58	142515	11,93 ^{***}
	Случайная	2293248	192	11944	-

Наиболее интересным результатом было обнаружение статистически значимого взаимодействия факторов «проба-стадия», поскольку оно свидетельствует о зависимости изменения соотношения численности различных возрастных стадий рачка от даты взятия проб (табл. 5.1).

Для выделения качественных различий характера установленной связи использовали метод редукции выборки. Он был разработан для оценки сезонной динамики структуры природной популяции дрозифилы и дафнии по количественным признакам (см. гл 2, 3 и 4). Здесь мы опишем модификацию этого метода для сезонных полевых сборов зоопланктонных проб. Вначале данные за все четыре года объединяли в единый массив и подвергали дисперсионному анализу по опи-

санной выше схеме, чтобы убедиться в достоверности взаимодействия после объединения годовых выборок. Процедура объединения данных различных лет позволяет установить общую шкалу за весь исследуемый отрезок времени, что увеличивает объективность метода. После этого все сезонные пробы ранжировались по определённому показателю, который должен соответствовать двум критериям. Во-первых, он должен отражать дисперсию по исследуемому фактору в рамках выбранной схемы дисперсионного анализа, т.е. по взаимодействию «проба-стадия». Во-вторых, этот показатель должен быть универсальным для решения поставленных в исследовании задач. В данном случае он должен иметь отношение и к общей численности популяции, и к её возрастной структуре. Именно поэтому было выбрано относительное количество (в % от общей численности популяции) особей науплиальных стадий. С одной стороны, количество науплиусов является неотъемлемым элементом возрастной структуры и круглый год составляет значительную часть общей численности популяции (Афанасьева, 1977; Popy et al., 1982), с другой – этот показатель косвенно может отражать темпы репродукции популяции (Афанасьева, 1977; Наумова, 2006).

На следующем этапе из общего массива данных удаляли пробы с высокими и низкими значениями % науплиусов и вновь подвергали редуцированную выборку дисперсионному анализу. Эту операцию повторяли до тех пор, пока в оставшемся после редукции массиве взаимодействие «проба-стадия» станет недостоверным. Затем дисперсионному анализу подвергали отсечённые группы проб с высоким и низким % науплиусов. Если в них взаимодействие факторов окажется недостоверным, то делается вывод о наличии трёх качественно различных групп (классов) сезонных проб, что и получилось в действительности.

После обработки данных выше указанным методом оказалось, что сезонные пробы за исследованный четырёхлетний период по доле науплиусов группируются в три класса: с высоким (В-класс), промежуточным (П-класс) и низким (Н-класс) относительным количеством рачков науплиальных стадий. Затем сезонные пробы, принадлежащие к каждому классу, были распределены по годам, чтобы сравнить показатели возрастной структуры и численности проб из разных классов

по каждому году отдельно. Кроме того, с помощью этой операции предполагалось выяснить, охватывают ли пробы, составляющие определённый выделенный класс один и тот же сезон в течение всех четырёх лет или подобная закономерность отсутствует. Для этого распределённые по каждому году группы проб, входящих в состав В, П и Н-классов были протестированы по следующим показателям: общая численность популяции; соотношение (в %) науплиусы/копеподиты и относительное количество взрослых рачков (в % от общей численности популяции), а также определена принадлежность проб к сезонам года. Результаты сведены в табл. 5.2.

Таблица 5.2 – Сезонная динамика возрастной структуры и численности природной популяции *E. baicalensis* за 2001-2004 гг.

Год	Класс проб	Общая численность популяции, тыс. экз./м ³	Соотношение, %		Относительное кол-во взрослых, % от общей	Сезон года
			науплиусов	копеподитов		
2001	В	2,02±0,121	86,40±1,827	13,60±1,827	22,61±1,599	зима-весна
	П	7,37±0,722	48,91±2,231	51,09±2,231	8,59±1,061	весна-лето
	Н	3,01±0,382	32,73±3,093	67,27±3,093	9,95±0,928	осень-зима
2002	В	2,78±0,486	83,59±6,351	16,41±6,351	13,03±1,599	зима-весна
	П	4,99±0,477	58,13±3,161	41,87±3,161	5,00±0,729	весна-лето
	Н	2,44±0,243	24,83±2,022	75,17±2,022	5,55±0,567	осень-зима
2003	В	0,78±0,055	74,09±2,788	25,91±2,788	37,95±2,867	зима-весна
	П	10,36±1,566	45,79±3,776	54,21±3,776	3,67±0,506	весна-лето
	Н	1,86±0,207	27,90±2,201	72,10±2,201	3,72±0,312	осень-зима
2004	В	2,02±0,207	69,29±2,163	30,71±2,163	28,27±1,779	зима-весна
	П	3,38±0,355	52,42±1,797	47,58±1,797	8,21±0,533	весна-лето
	Н	2,93±0,240	16,98±0,990	83,02±0,990	10,92±0,950	осень-зима

Как видно из таблицы, каждый выделенный класс в пределах соответствующего года характеризуется специфической возрастной структурой и численностью, и приурочен к определённому сезону. Так, пробы В-класса, с высоким относительным количеством науплиусов, обладают также высоким относительным количеством взрослых особей, но небольшим относительным количеством копеподитов и низкой общей численностью популяции. Все они были взяты в зимне-весенний период, с января по апрель.

Пробы с промежуточным относительным количеством науплиусов (П-класс) характеризуются низким относительным количеством взрослых особей, но высокой численностью популяции и промежуточным относительным количеством особей копеподитных стадий. Эти пробы были отобраны в конце весны и летом с мая по сентябрь. Пробы, вошедшие в Н-класс, по всем протестированным показателям имеют низкие значения, только относительное количество копеподитов – высокое. Эти пробы отлавливали в осенне-зимний период с октября по декабрь. Важно подчеркнуть, что специфические особенности возрастной структуры, численности и сезона, свойственные каждому из трёх выделенных классов проб повторяются из года в год на протяжении всего исследованного четырёхлетнего периода.

В качестве основного статистического метода оценки структуры нами был выбран дисперсионный анализ, хорошо зарекомендовавший себя в популяционных исследованиях гидробионтов по количественным признакам (Belmonte, Pati, 2007; Reis-Santos et al., 2008; Ермаков и др., 2010). Поскольку эти исследования являются экспериментальными, то в них можно учесть довольно жёсткие требования, предъявляемые к дисперсионному анализу. Напротив, при натуральных исследованиях эти требования обеспечить значительно труднее, тем не менее, работы такие есть и посвящены они структурному анализу сообществ, в том числе – и зоопланктонных (Ponyi et al., 1982; Matthews, Mazunder, 2003; Bergfur et al., 2007). Как показывают результаты настоящего исследования, применение дисперсионного анализа и МРВ для оценки сезонной динамики численности и возрастной структуры природной популяции эпишуры оказалось достаточно продуктивным. Из исследований байкаловедов (Афанасьева, 1977; 1995; Наумова, 2006) известно, что *E. baicalensis* обладает двумя максимумами численности и размножения: зимне-весенним и летним, а также двумя периодами, в течение которых размножение прекращается: весной, во время весенней гомотермии и поздней осенью и зимой, когда рачок зимует. Следовательно, в этом случае можно говорить о четырёх биологических сезонах, характеризующихся специфическими популяционно-биологическими показателями. С использованием дисперсионного анализа и ме-

тогда редукции выборки было выделено лишь три класса зоопланктонных проб, что свидетельствует в пользу наличия только трёх биологических сезонов. Так, В- и П- классы можно отождествить соответственно с зимне-весенним и летним максимумами численности и репродукции, а Н-класс – с периодом зимовки рачка и депрессией численности. Следует заметить, что характерной особенностью популяционного цикла *E. baicalensis* является резкая и весьма кратковременная депопуляция, затрудняющая выделение фазы спада.

Известно, что у планктонных копепод, живущих при сезонной смене условий жизни, механизмы популяционного гомеостаза функционируют благодаря сезонному изменению популяционной структуры по целому комплексу популяционных и биологических показателей (Varpe, 2012; Seebens et al., 2013; Matsuno et al., 2014). Весной, сразу после диапаузы, структура популяции устроена так, чтобы обеспечить быстрый рост и восстановление численности после неблагоприятного периода. Летом популяция достигает максимума численности и проблемой становится её стабилизация, направленная на снижение риска резкой депопуляции. Наконец, осенью популяция готовится к диапаузе и её численность постепенно снижается. Зимой популяция находится в состоянии депрессии и её численность минимальна. Все эти четыре периода годового популяционного цикла можно обозначить как фазы роста, пика, спада и депрессии соответственно. Свойственны ли эти фазы популяционного цикла для байкальской эпишуры?

Для ответа на этот вопрос целесообразно проанализировать имеющиеся сведения по интенсивности размножения *E. baicalensis*, поскольку это один из ключевых показателей, формирующих стратегию регуляции численности популяции и определяющих последовательную смену фаз популяционного цикла. Для его оценки используют два подхода: прямой – подсчёт индивидуальной плодовитости самок и косвенный – анализ динамики соотношения особей различных возрастных стадий. Поскольку байкальская эпишура весьма требовательна к условиям лабораторного содержания, то возможности использования прямого подхода в отношении данного организма ограничены. Тем не менее, из данных Э.А. Афанасьевой (1977; 1995) следует, что индивидуальная плодовитость самок склады-

вается, как минимум, из трёх показателей: количества яиц в яйцевом мешке (7-60), количества яйцевых мешков, произведённых самкой в течение жизни (от 1-2 до 9-10) и частоты помётов зимой и летом (через 10 и 20 сут. соответственно). Эти данные не дают ясного ответа на поставленный вопрос, но и не содержат неоспоримых доказательств отсутствия сезонной динамики индивидуальной плодовитости самок *E. baicalensis*.

Для косвенной оценки интенсивности размножения удобно использовать динамику соотношения особей разных возрастных стадий, при этом численность одних положительно связывают с искомым показателем, численность других – отрицательно. Так, согласно результатам исследований Э.А. Афанасьевой (1977; 1995) и Е.Ю. Наумовой (2006), возрастание количества науплиусов свидетельствует об увеличении интенсивности размножения. Между численностью особей копеподитных стадий и интенсивностью размножения, должна, вероятно, существовать отрицательная связь, поскольку увеличение численности копеподитов обычно происходит после снижения численности науплий (Афанасьева, 1977; 1995; Наумова, 2006).

Если эти предположения верны, то весной, в фазе роста, возрастная структура популяций *E. baicalensis* должна характеризоваться высокой численностью науплиусов и низкой – копеподитов; в фазе пика (летом) доля науплиусов сокращается, копеподитов, соответственно, возрастает; в фазе депрессии (осенью) количество науплиусов должно быть минимальным, а копеподитов – максимальным в течение года. Именно такими показателями возрастной структуры характеризуются В- П- и Н-классы зоопланктонных проб, выделенные в этом исследовании (табл. 5.3 и рис. 5.2), поэтому они могут быть идентифицированы как фазы роста, пика и депрессии соответственно (табл. 5.3). Итак, популяционные показатели, представленные в таблице 5.3, свидетельствуют, что природная популяция байкальской эпишуры характеризуется наличием трёх последовательных фаз популяционного цикла, обладающих специфической возрастной структурой и сменяющих друг друга при сезонном изменении условий жизни. Следовательно, се-

зонные перестройки возрастной структуры можно рассматривать как один из процессов адаптации *E. baicalensis* при изменении условий жизни.

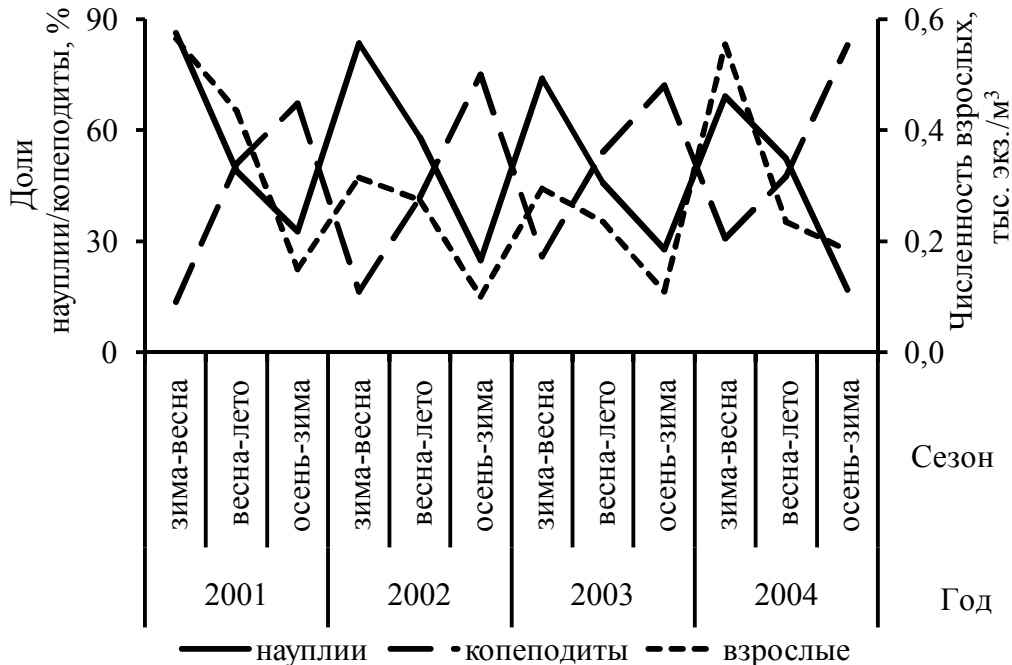


Рис. 5.2. Сезонная динамика соотношения метанауплий и копепоидитов, а также численности взрослых особей *E. baicalensis* в разные сезоны в 2001-2004 гг.

Таким образом, использование модифицированной методики учёта популяционных показателей, а также дисперсионного анализа и метода редукции выборки при оценке сезонной динамики возрастной структуры и численности позволило идентифицировать в природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала три фазы популяционного цикла: рост, пик и депрессию численности, соответствующие трём биологическим сезонам. Наличие этих трёх сезонно меняющихся фаз заставляет ставить вопрос о соотношении влияния внешних факторов и механизмов саморегуляции популяции байкальской эпишуры в определении флуктуаций численности. В следующем разделе мы продолжили исследование данной проблемы на том же самом материале, взяв в качестве цели исследования сравнение половой структуры и численности взрослых особей.

Таблица 5.3 – Показатели, характеризующие три фазы популяционного годового цикла природной популяции *E. baicalensis*

Показатели	Фазы популяционного цикла и соответствующие им сезоны		
	Рост, зима-весна	Пик, весна-лето	Депрессия, осень-зима
1. Общая численность, тыс. экз./м ³	1,9	6,5	2,6
2. Соотношение науплиусы: копеподиты	9:1	3:2	1:2
3. Кол-во взрослых особей, % от общей численности	25,5	6,4	7,5

Примечание: данные усреднены по 4-м годам и для удобства округлены: численность – до десятых, соотношение – до единиц

5.2. Сезонная динамика половой структуры и пространственного распределения взрослых самцов и самок *E. baicalensis*

В литературе имеются некоторые сведения о половой структуре *E. baicalensis* (Павлова, 1995), которые приводятся без комментариев, так как с точки зрения биоценотического подхода этот параметр является второстепенным (Бигон и др., 1989; Кожова, Бейм, 1993). Сторонники популяционного подхода в экологии полагают (Гиляров, 1990; Гречаный, Погодаева, 1996; Гречаный и др., 2004а, б), что соотношение полов в периоды размножения организмов является заметной составляющей репродуктивного потенциала, оказывая влияние на динамику численности популяции. Кроме того, изменение соотношения взрослых самок и самцов может свидетельствовать о наличии адаптаций к сезонному изменению экологических факторов. В этом разделе мы попытались проверить справедливость этих предположений в отношении природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала.

Таблица 5.4 – Годовая динамика численности взрослых особей и соотношения полов *E. baicalensis* на глубинах 0–50 м и 50–250 м

Год	Численность взрослых особей, тыс. экз/м ³ на глубинах:		Соотношение полов, % на глубинах:	
			0–50 м	50–250 м
	0–50 м	50–250 м	♀♀ : ♂♂	♀♀ : ♂♂
2001	0,43±0,051	0,33±0,025	57,5:42,5±3,02***	52,7:47,3±1,24**
2002	0,17±0,025	0,21±0,024	75,7:24,3±3,39***	59,9:40,1±1,93***
2003	0,27±0,032	0,10±0,014***	58,1:41,9±3,19***	57,3:42,7±2,92***
2004	0,43±0,060	0,23±0,023**	63,2:36,8±1,97***	51,1:48,9±1,65

Примечание: звёздочками в данной таблице отмечена достоверность различий численности взрослых особей между глубинами, а также между самками и самцами.

Для достижения поставленной цели необходимо было учесть невысокую численностью взрослых особей эпишуры и их очень высокую мобильность в вертикальном слое воды с суточной и сезонной ритмикой (Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993). Принимая во внимание вышеуказанные обстоятельства, мы провели анализ сезонной динамики численности взрослых рачков и соотношения полов в двух вертикальных слоях воды, характеризующихся различной функциональностью в жизни взрослой эпишуры: поверхностном (0–50 м) и глубинном (50–250 м) (Павлов, Пислегина, 2004; Наумова, 2006). Исследование этих показателей в каждом слое отдельно позволяет интерпретировать их динамику с позиций биологической сезонности основных процессов жизнедеятельности и определить, связана ли она со сменой трёх фаз популяционного цикла *E. baicalensis*.

Вначале дадим общую характеристику средней численности взрослых особей и соотношения полов на глубинах 0–50 м и 50–250 м (табл. 5.4). Во всех случаях, когда имелись достоверные различия, численность взрослых была выше в слое 0–50 м по сравнению с 50–250 м, а самок больше, чем самцов. Из табл. 5.4 также видно, что чем выше численность взрослых особей на глубине 0–50 м, тем меньше соотношение полов смещено в пользу самок на глубине 50–250 м. Этот факт заставляет предположить, что численность взрослых особей в поверхностном слое воды зависит от интенсивности перемещения в этот биотоп самок из глубин 50–250 м. Следует также отметить специфическое соотношение анализи-

руемых показателей в 2004 г.: высокая численность взрослых на глубинах 0–50 м и отсутствие различий в численности самок и самцов на глубинах 50–250 м.

Таким образом, различия численности взрослых особей и соотношения полов в поверхностном и глубинном слоях воды имеют общий характер и устойчиво воспроизводятся в течение четырёх лет. В какой мере обнаруженные закономерности определяются сезонной динамикой исследованных показателей?

Для ответа на этот вопрос вначале необходимо оценить наличие достоверной сезонной динамики численности взрослых особей и соотношения полов на глубинах 0–50 м и 50–250 м. С этой целью использовали двухфакторный дисперсионный анализ, где оценивали различия между сезонными пробами по численности взрослых особей (фактор «сезон»), различия численности взрослых самок и самцов (фактор «пол») и взаимодействие «сезон-пол». Применив эту схему для каждого слоя отдельно, мы обнаружили, что сезонная динамика численности взрослых всегда статистически достоверна (табл. 5,5). Влияние фактора «пол» на численность взрослых особей для глубин 0–50 м оказалось достоверным в 2002–2004 гг. и недостоверным в 2001 г. Для глубин 50–250 м статистически значимых отличий между численностью самцов и самок не выявлено. Взаимодействие «сезон-пол» в поверхностном слое достоверно всегда, в глубинном – в 2003 и 2004 гг.

Результаты дисперсионного анализа вполне определёно указывают на наличие влияния сезонной смены условий жизни на общую численность взрослых особей и соотношение полов, а также на взаимодействие двух последних показателей.

В то же время наличие чётких сезонных различий в численности взрослых особей и соотношении полов позволяет перейти к решению вопроса о характере обнаруженной сезонной динамики. Поскольку в использованном нами материале количество сезонных проб за год колеблется от 28 до 32, возникает необходимость выделения реально существующих биологических сезонов, для последующего сравнения характерных для них значений исследуемых популяционных показателей.

Для выделения качественных различий сезонных проб также использовали МРВ. В этом случае ранжирование осуществлялось по дисперсии взаимодействия «проба-пол» по данным на глубине 0-50 м. Этот компонент изменчивости имеет отношение и к численности взрослых особей, и к соотношению полов. В качестве критерия ранжирования было выбрано относительное количество (в %) взрослых самцов в поверхностном слое.

Таблица 5.5 – Дисперсионный анализ сезонной динамики половой структуры природной популяции *E. baicalensis* в поверхностном (0–50 м) и глубинном (50–250 м) горизонтах

Год	Источник изменчивости	0–50 м				50–250 м			
		<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
2001	Общая	35224,99	173	203,61	–	145655,06	173	841,94	–
	Проба	23598,67	28	842,81	71,27 ***	70864,01	28	2530,86	4,51 ***
	Пол	0,79	1	0,79	0,01	163,96	1	163,96	0,48
	Взаимодействие	10253,74	28	366,20	30,97 ***	9469,59	28	338,20	0,60
	Случайная	1371,80	116	11,83	–	65157,51	116	561,70	–
2002	Общая	9038,02	161	56,14	–	145415,98	161	903,20	–
	Проба	4226,68	26	162,56	8,56 ***	87918,09	26	3381,46	7,76 ***
	Пол	722,62	1	722,62	9,22 **	854,50	1	854,50	2,32
	Взаимодействие	2038,43	26	78,40	4,13 ***	9560,75	26	367,72	0,84
	Случайная	2050,29	108	18,98	–	47082,65	108	435,95	–
2003	Общая	5062,13	119	42,54	–	23516,43	119	197,62	–
	Проба	4233,36	19	222,81	65,20 ***	20993,56	19	1104,92	495,51 ***
	Пол	113,48	1	113,48	4,88 *	315,70	1	315,70	2,96
	Взаимодействие	441,89	19	23,26	6,81 ***	2028,78	19	106,78	47,89 ***
	Случайная	273,40	80	3,42	–	178,39	80	2,23	–
2004	Общая	41589,25	179	232,34	–	233650,66	179	1305,31	–
	Проба	34729,67	29	1197,57	131,33 ***	96259,00	29	3319,28	5,43 ***
	Пол	1198,98	1	1198,98	7,61 ***	1097,72	1	1097,72	0,51
	Взаимодействие	4566,33	29	157,46	17,27 ***	62872,61	29	2168,02	3,54 ***
	Случайная	1094,26	120	9,12	–	73421,33	120	611,84	–

Кроме того, нам важно было выяснить, соответствуют ли выделенные в настоящем исследовании биологические сезоны фазам популяционного цикла эписуры. Для этого мы использовали результаты применения редукции выборки при

ранжировании сезонных проб по относительной численности (в %) науплиусов, изложенные в предыдущем разделе главы.

Далее из общего массива данных удаляли пробы с высокими и низкими значениями % самцов или науплий и вновь подвергали редуцированную выборку дисперсионному анализу. Эту операцию повторяли до тех пор, пока в оставшемся после редукции массиве взаимодействие «проба-стадия» станет недостоверным. Затем подвергали дисперсионному анализу отсечённые группы проб с высоким и низким % науплиусов. Если в них взаимодействие факторов окажется недостоверным, то делается вывод о наличии трёх качественно различных групп (классов) сезонных проб, что и получилось в действительности.

На следующем этапе оценивали половую структуру и численность взрослых на глубинах 0-50 м и 50-250 м в классах сезонных проб, выделенных с использованием метода редукции выборки при ранжировании относительной численности самцов (первый подход), а также относительной численности науплиусов (второй подход). Результаты представлены в табл. 5.6 и 5.7.

Таблица 5.6 – Сезонная динамика половой структуры и численности взрослых особей *E. baicalensis* на глубинах 0–50 м и 50–250 м

Год	Биологический сезон	Плотность взрослых особей, тыс. экз/м ³ на глубинах:		Соотношение полов, % на глубинах:	
		0–50 м	50–250 м	0–50 м	50–250 м
				♀♀ : ♂♂	♀♀ : ♂♂
2001	весна	0,77±0,100	0,36±0,017	47,8:52,2±4,52	53,9:46,1±1,61
	лето	0,35±0,047	0,52±0,059	61,2:38,8±4,19	50,1:49,9±1,50
	осень	0,08±0,014	0,22±0,029	64,4:35,6±6,52	54,1:45,9±3,16
2002	весна	0,35±0,034	0,28±0,048	54,6:45,4±3,61	60,1:39,9±2,29
	лето	0,19±0,052	0,36±0,046	74,6:25,4±5,70	57,2:42,8±3,94
	осень	0,10±0,013	0,10±0,016	92,5:7,5±3,17	63,3:36,7±2,52
2003	весна	0,40±0,050	0,19±0,018	52,4:47,6±1,70	57,5:42,5±1,90
	лето	0,16±0,044	–	75,4:24,6±10,9	–
	осень	0,20±0,034	0,02±0,005	59,2:40,8±5,88	57,0:43,0±5,57
2004	весна	1,55±0,145	0,22±0,024	63,2:36,8±2,06	51,7:48,3±4,04
	лето	0,21±0,021	0,22±0,026	62,8:37,2±2,99	50,9:49,1±1,78
	осень	0,18±0,018	0,27±0,061	63,8:36,2±3,78	51,2:48,8±3,89

Прежде всего, подчеркнём, что результаты обоих подходов качественно не различаются. В обоих случаях чётко выделяются три класса сезонных проб, ранее идентифицированные нами как популяционные фазы роста, пика и депрессии (табл. 5.7), соответствующие трём биологическим сезонам: весне, лету и осени (табл. 5.6, рис. 5.3).

Из таблиц и рисунка видно, что на глубинах до 50 м максимальная численность взрослых особей наблюдается весной, в фазе роста, а в более глубоких слоях (50–250 м) – летом, в фазе пика. Соотношение полов ближе всего к 1:1 в поверхностном слое во время фазы роста (биологическая весна), во время пика и депрессии (биологические лето и осень) это соотношение последовательно смещается в сторону численного преимущества самок.

Таблица 5.7 – Динамика численности взрослых особей и соотношения полов *E. baicalensis* на глубинах 0–50 м и 50–250 м при смене фаз популяционного цикла

Год	Фазы популяционного цикла	Плотность взрослых особей, тыс. экз/м ³ на глубинах:		Соотношение полов, % на глубинах:	
		0-50 м	50-250 м	0–50 м	50–250 м
				♀♀ : ♂♂	♀♀ : ♂♂
2001	рост	0,53±0,049	0,33±0,022	53,5 : 46,5±4,31	53,0 : 47,0±1,58
	пик	0,64±0,147	0,47±0,068	61,0 : 39,0±4,23	54,1 : 45,9±3,62
	депрессия	0,10±0,018	0,21±0,032	59,7 : 40,3±6,93	51,1 : 48,9±1,37
2002	рост	0,41±0,016	0,20±0,034	53,4 : 46,6±4,38	58,6 : 41,4±3,24
	пик	0,15±0,040	0,27±0,039	73,3 : 26,7±5,28	58,2 : 41,8±3,31
	депрессия	0,09±0,013	0,10±0,016	92,5 : 7,5±3,17	63,3 : 36,7±2,52
2003	рост	0,40±0,050	0,19±0,018	52,4 : 47,6±1,70	57,5 : 42,5±1,90
	пик	0,16±0,044	–	74,6 : 25,4±5,70	–
	депрессия	0,18±0,033	0,02±0,005	61,1 : 36,4±5,53	55,1 : 42,0±5,32
2004	рост	0,92±0,160	0,21±0,020	66,4 : 33,6±2,38	51,7 : 48,3±2,74
	пик	0,22±0,027	0,25±0,040	62,4 : 37,6±3,68	46,3 : 53,7±1,86
	депрессия	0,20±0,023	0,22±0,064	61,7 : 38,3±3,49	54,3 : 45,7±3,18

В этом же направлении наблюдается последовательное сокращение численности взрослых особей. На глубинах 50–250 м соотношение полов поддерживается на уровне, близком к 1:1 в течение всего года. Отметим, что в фазе пика количество самок и самцов в этом слое фактически одинаково. Эти тенденции не-

сколько менее чётко проявляются в 2003 и 2004 гг. В 2003 г. летом зоопланктонные пробы по техническим причинам отбирались только в слое 0–50 м. (см. табл. 5.6 и 5.7).

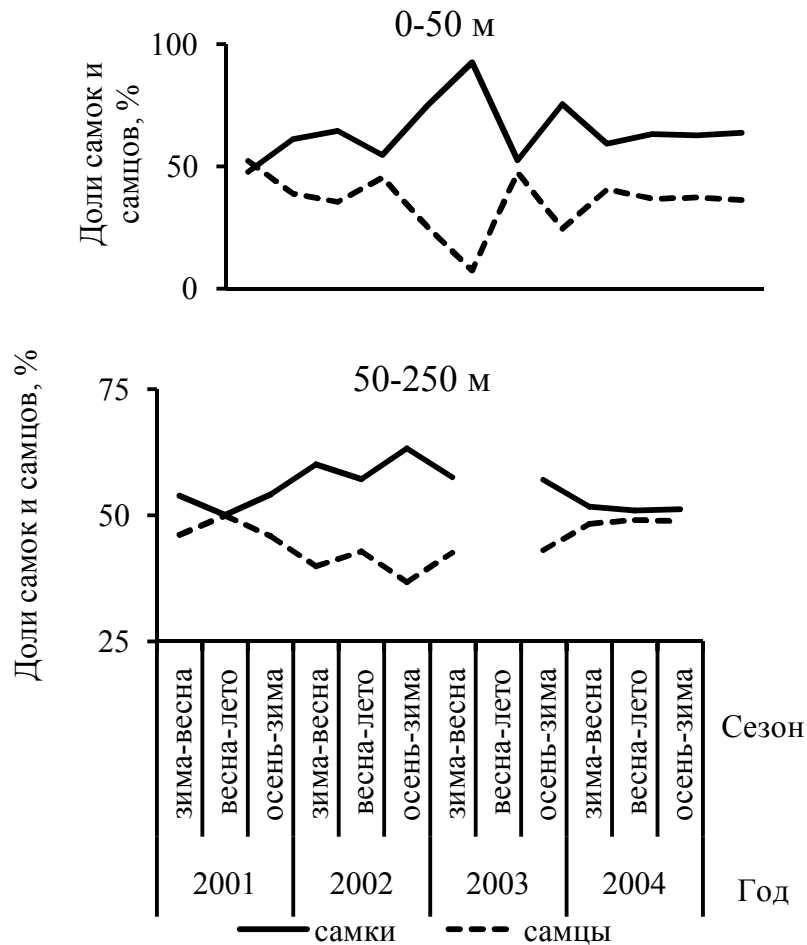


Рис. 5.3. Сезонная динамика распределения взрослых особей *E. baicalensis* в поверхностном (0-50 м) и глубинном (50-250 м) горизонтах и её связь с изменением температуры воды в поверхностном горизонте.

В 2004 г. сезонная динамика характеризуется рядом нетипичных особенностей. Во-первых, в фазе роста в слое 0–50 м отмечалась максимальная за весь четырёхлетний период наблюдений численность взрослых, а 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 фазе пика в глубинном слое в 2004 г. самцов больше самок, что особенно хорошо показывает второй подход (см. табл. 5.7). Наконец, в этом году, в отличие

от 2001 и 2002 гг., отсутствуют достоверные различия между численностью взрослых в фазах пика и депрессии как в слое 0–50 м, так и в слое 50–250 м.

Несмотря на некоторые различия, вышеописанные результаты одинаково справедливы для первого и второго подходов, что говорит, с одной стороны, об универсальности самого метода, а с другой – демонстрирует взаимосвязи внутри комплекса популяционных параметров: возрастной и половой структуры, общей численности популяции и численности взрослых особей.

Предпринятый нами анализ сезонной динамики численности взрослых и половой структуры свидетельствует о том, что высокие значения первого популяционного показателя и соотношение 1:1 второго, характерны для тех биотопов, где в данный биологический сезон происходит размножение (Афанасьева, 1977; 1995). Так, для глубин 0-50 м максимальная численность взрослых и соотношение полов, равное 1:1 характерно для периода биологической весны, в фазе роста популяции. Биологическим летом, в фазе пика численности популяции для глубин 50–250 м характерны максимальные в году для этого слоя плотность взрослых и соотношение полов 1:1. Это наблюдение позволяет предположить, что именно такие значения исследованных популяционных показателей у байкальской эпишуры способствуют активизации репродукции, что отмечено и в отношении других видов ракообразных (Litulo et al., 2005). С другой стороны, если игнорировать сезонные различия половой структуры в поверхностном и глубинном биотопах, можно заключить, что для природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала характерно количественное превосходство самок над самцами (табл. 5.5), что вообще типично как для планктонных, так для бентосных ракообразных (Павлова, 1995; Spaak, 2001; Kevrekidis, 2004; Forbes et al., 2006; Yu, Suh, 2006).

Полученные нами результаты изучения сезонной динамики возрастной и половой структуры природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала и её связи с изменением численности дают возможность представить следующую картину. В подлѐдный период (биологическая весна), когда плотность популяции эпишуры очень низка, количество взрослых особей максимально в году, соотношение полов близко к 1:1 (табл. 5.8). Эта ситуация благоприятствует интенсивно-

му размножению и потому во время роста в популяции доминируют науплии, составляя в разные годы от 75 до 95 % общей численности.

Таблица 5.8 – Показатели, характеризующие три фазы популяционного годового цикла в природной популяции *E. baicalensis*

Показатели	Фазы популяционного цикла		
	Рост	Пик	Депрессия
1. Общая численность, тыс. экз/м ³	1,9	6,5	2,6
2. Соотношение науплиусы:копеподиты	9:1	3:2	1:2
3. Кол-во взрослых особей, % от общей численности	25,5	6,4	7,5
4. Соотношение самки:самцы	1:1	3:2	3:2

Примечания: данные усреднены по 4-м годам и для удобства округлены: численность – до десятых, соотношение – до единиц

Науплии в благоприятных условиях низкой плотности и доступности пищи быстро растут, поэтому к наступлению биологического лета относительное количество особей копеподитных стадий увеличивается, продолжается рост численности науплий в результате активного размножения. Итогом такой популяционной динамики становится достижение популяцией в фазе пика максимума численности и плотности. Высокая плотность благоприятствуют выживанию более крупных и обладающих более широким пищевым спектром копеподитов, 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. На основании этих наблюдений можно го-

ворить о включении в фазе пика плотностно-зависимых механизмов, ограничивающих рост численности природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала.

В конце биологического лета начинается фаза спада численности популяции эпишуры. В этот период происходит 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 заметных изменений не претерпевают. В связи с этим предлагаем периоды спада и депрессии эпишуры считать одной фазой популяционного цикла.

Как следует из результатов настоящей работы, для байкальской эпишуры характерен своеобразный характер динамики половой структуры. У байкальской эпишуры численность и плотность всей популяции гипотетически может подавлять плодовитость и снижать выживаемость самцов. В этом смысле показательно, что динамика численности всей популяции отрицательно связана с динамикой численности взрослых (табл. 5.8). Высокая численность взрослых у эпишуры, по-видимому, увеличивает вероятность встречи репродуктивных партнёров, что для популяций планктонных организмов, характеризующихся сильным рассеиванием в толще воды, весьма актуально (Гиляров, 1990). Таким образом, увеличение численности популяции сопровождается снижением численности взрослых особей, что можно объяснить снижением их выживаемости. Поскольку при снижении численности взрослых в фазе пика соотношение полов смещается в пользу самок, можно сделать вывод, что при увеличении плотности всей популяции эпишуры наиболее существенно сокращается численность и выживаемость взрослых самцов. Как показано в настоящей работе, этот процесс можно объяснить перемещением самцов в глубинные биотопы, что даёт нам возможность по-новому взглянуть на широко известный факт суточных вертикальных миграций байкальской эпишуры (Афанасьева, 1977; 1995; Кожова, Бейм, 1993; Наумова, 2006).

Рассмотрим сведения, касающиеся вертикальных миграций байкальской эпишуры. Как известно (Афанасьева, 1977; 1995; Павлова, 1995; Павлов, Пислегина, 2004; Наумова, 2006) взрослые рачки и особи копеподитных стадий совершают масштабные ежесуточные вертикальные пищевые миграции: в тёмное время суток они перемещаются к поверхности для питания, а в светлое – погружаются на глубину. Летом рачкам приходится совершать более длительные миграции из-за неблагоприятных температурных условий в поверхностном слое воды. Для взрослых рачков это усугубляется необходимостью участвовать в размножении, которое в это время года происходит на значительных глубинах. С другой стороны, известно, что более крупные размеры у копепод способствуют большей миграционной и двигательной активности (Nespolo et al., 2013). На основании этого можно предположить, что чем крупнее особи копеподитных стадий и взрослых, тем успешнее их вертикальные миграции летом. Поскольку взрослые самцы эпишуры обладают значительно меньшими размерами тела, чем самки соответствующих стадий, они проигрывают конкуренцию самкам и либо гибнут, либо перемещаются в глубинные горизонты, где в это время формируются благоприятные для размножения эпишуры условия – комфортная температура, высокая численность взрослых и соотношение полов, близкое к 1:1. При этом следует обратить внимание на то, что факт накопления взрослых самцов на глубинах означает их меньшую двигательную активность и голодание, что, вероятно, также свидетельствует в пользу предположения о снижении их выживаемости в период фазы пика. Это, а также пространственная разрозненность самок и самцов, снижает возможную интенсивность репродукции байкальской эпишуры в фазе пика численности. Интересно в этой связи отметить, что у насекомых при аналогичных условиях большей выживаемостью обладают самцы, которые также меньше самок (Яхонтов 1969; Яковлев, 1974; Чернышёв, 1996). Этот факт можно объяснить тем, что самцы, имея меньшую, по сравнению с самками потребность в пище, не ограничены доступностью пищевых ресурсов, которая у эпишуры связана с необходимостью осуществлять миграции.

Имея более мелкие по сравнению с самками размеры тела, самцы, вероятно, проигрывают в конкуренции за пищу не только самкам, но и особям старших копеподитных стадий (Siegel et al., 2008; Ермаков, Русановская, 2011), которых особенно много в фазе пика и депрессии. Снижение численности взрослых особей и смещение соотношения полов приводит к резкому сокращению интенсивности размножения, что сказывается на численности науплий. Кроме того, выживаемость науплий резко уменьшается в фазе пика, при высокой плотности популяции, что можно объяснить влиянием конкуренции с копеподами.

Интересным исключением из обнаруженной нами картины сезонной динамики численности взрослых и половой структуры *E. baicalensis* является 2004 г., когда численность взрослых биологической весной, в фазе пика, в слое 0-50 м очень высока, а самок значительно больше самцов. Этот факт, скорее всего, вызван влиянием температурных условий, так как 2004 был для Байкала очень тёплым и температура воды в поверхностном слое поднималась до 18° С, что выше, чем в 2001–2003 гг. Зато при переходе от фазы роста к фазе пика численность взрослых особей в этом году падает наиболее существенно, нежели в любой другой год в рамках исследованного временного интервала, а соотношение полов в слое 50–250 м характеризуется численным преимуществом самцов, что для эпишуры вообще аномально. Эти наблюдения, наоборот, позволяют предполагать влияние плотностно-зависимых факторов. В этом случае высокая плотность взрослой эпишуры приводит к обострению конкуренции за пищевые ресурсы в подлёдный период. В этот сезон года размножение и питание эпишуры осуществляется в одном и том же биотопе – глубинах 0–50 м, при этом световой фактор из-за ледового покрытия выражен слабо, поэтому стимулы для длительных вертикальных миграций отсутствуют. Допустимо предположить, что в этих условиях конкурентное преимущество получают взрослые самцы, что и приводит к необычному для эпишуры преимуществу самцов над самками, наблюдаемое во время фазы пика одновременно с резким снижением численности взрослых особей.

Ключевыми популяционными показателями, которые могут запускать регуляцию колебаний численности, является общая численность популяции и числен-

ность взрослых особей. В подлёдный период (биологическая весна для байкальской эпишуры) высокая численность взрослых увеличивает вероятность встречи репродуктивных партнёров, что способствует максимальному использованию возможностей размножения и приводит к быстрому росту популяции. Косвенным свидетельством этому является высокое количество особей науплиальных стадий. Ко времени наступления биологического лета популяция эпишуры достигает пика численности/плотности и в ней возрастает конкуренция. Копеподиты вытесняют науплий из-за большей двигательной активности и обладания более широким пищевым спектром. Влияние конкуренции среди копеподитов и взрослых у эпишуры в этот период специфически трансформируется активизацией вертикальных миграций в связи с неблагоприятными температурными условиями поверхностных горизонтов. В этих условиях конкурентное преимущество получают более крупные особи, способные к более активным перемещениям и потому лучше питающиеся. Взрослые самцы, обладая мелкими размерами, способны к менее активным миграциям и задерживаются на глубинах 50–250 м дольше самок, что приводит к их накоплению в этом биотопе. Отказываясь от интенсивных пищевых миграций, самцы голодают. Эти процессы приводят к резкому снижению численности популяции за счёт науплий и взрослых самцов. Это, а также пространственная изоляция взрослых самцов и самок, возникающая из-за различий в пищевом поведении, резко снижают темпы репродукции, что означает включение плотностно-зависимых процессов, тормозящих дальнейший рост численности. В фазе депрессии численность взрослых и соотношение полов остаются примерно на том же уровне, что и в фазе пика, но очень низкое количество науплий означает, что процесс размножения сведён к минимуму, а снижение численности популяции говорит само за себя.

Таков предполагаемый механизм действия плотностно-зависимых факторов в природной популяции эпишуры. Однако в нашей работе установлено, что возможна модификация этого сценария, вызванная, вероятно, вмешательством внешних экологических факторов, например, температуры и/или питания. Так, если эти факторы благоприятствуют сохранению высокой численности перезимовав-

ших копеподитов и взрослых эпишур, то плотностно-зависимые факторы, ограничивающие рост численности, могут включиться уже биологической весной, в подлёдный период. Как следствие, в фазе пика численность эпишуры сравнительно невелика. Специфическим признаком этого сценария является численное превосходство самцов над самками, особенно хорошо заметное на глубинах 50–250 м.

В заключении этого раздела можно отметить, что результаты исследования сезонной динамики комплекса популяционных параметров *E. baicalensis* свидетельствуют о закономерном изменении популяционной структуры при изменении численности. Изменение экологических факторов существенно влияет на этот процесс.

Результаты, полученные при исследовании сезонной динамики популяционных параметров байкальской эпишуры, позволяют ставить вопрос об универсальности обнаруженных закономерностей в отношении популяционной изменчивости и структуры по количественным морфологическим признакам. Особенно этот вопрос важен в отношении размеров тела особи – адаптивно-ценного количественного признака, являющегося, по мнению некоторых авторов (Пианка, 1981; Одум, 1986; Гиляров, 1990; Leibold, Tessier, 1991; Harini, Ramachandra, 1999; Burns, 2000; Nespolo et al., 2013), показателем конкурентоспособности у животных. Следовательно, обобщение сведений о сезонной трансформации популяционной структуры *E. baicalensis* по демографическим показателям и количественным морфологическим признакам при изменении экологических факторов позволит расширить наши знания о механизмах поддержания популяционного гомеостаза у этого эндемичного байкальского вида. Поэтому мы предприняли исследование комплекса количественных морфологических признаков в тех же сезонных пробах, по которым были изучены популяционные параметры за 2001 и 2004 гг.

5.3. Сезонная динамика фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам у взрослых самок в природной популяции *E. baicalensis*

5.3.1. Сезонная динамика морфологических признаков взрослых самок *E. baicalensis* на общепопуляционном уровне

Вначале рассмотрим динамику общепопуляционных показателей средних арифметических и изменчивости (CV) количественных морфологических признаков у взрослых самок байкальской эпишуры в 2001 и 2004 гг. Это позволит представить общую картину сезонных изменений под влиянием экологических факторов.

Межгодовые различия не выявили каких-либо чётких закономерностей по средним значениям признаков, хотя по ДН, 5ДСА и ЧЩА они были выше в 2004, по 6ДСА – в 2001 г., а по ДЦФ различия отсутствовали (рис. 5.4). CV по ДН выше в 2001 г., а по 6ДСА – в 2004 г., по остальным признакам достоверные различия отсутствуют (рис. 5.4). Максимальные значения изменчивости (CV) характерны для ДЦФ и ДН – мерных признаков, а минимальные для ЧЩА – счётного признака, что, вероятно, объясняется его консервативностью. Изменчивость 5ДСА значительно выше, чем 6ДСА, что даёт основание полагать о существовании метамерной вариации сегментов антенн у взрослых самок *E. baicalensis*.

Однофакторный дисперсионный анализ не выявил достоверную сезонную динамику только по 5ДСА и ЧЩА за 2001 г., во всех остальных случаях она имела место (Прил. В, табл. В.1). Оценка повторяемости сезонной динамики по результатам сопоставления данных весенне-летних месяцев показала схожесть общей картины изменения средних и CV в 2001 и 2004 гг. с некоторыми нюансами (рис. 5.5, 5.6). В частности, обнаружено два периода возрастания средних арифметических признаков (весенний и раннелетний или летний). В сезонной динамике изменчивости по признакам антенны (ЧЩ, 5ДСА и 6ДСА) кроме этих двух периодов иногда добавляется ещё и третий (летний).

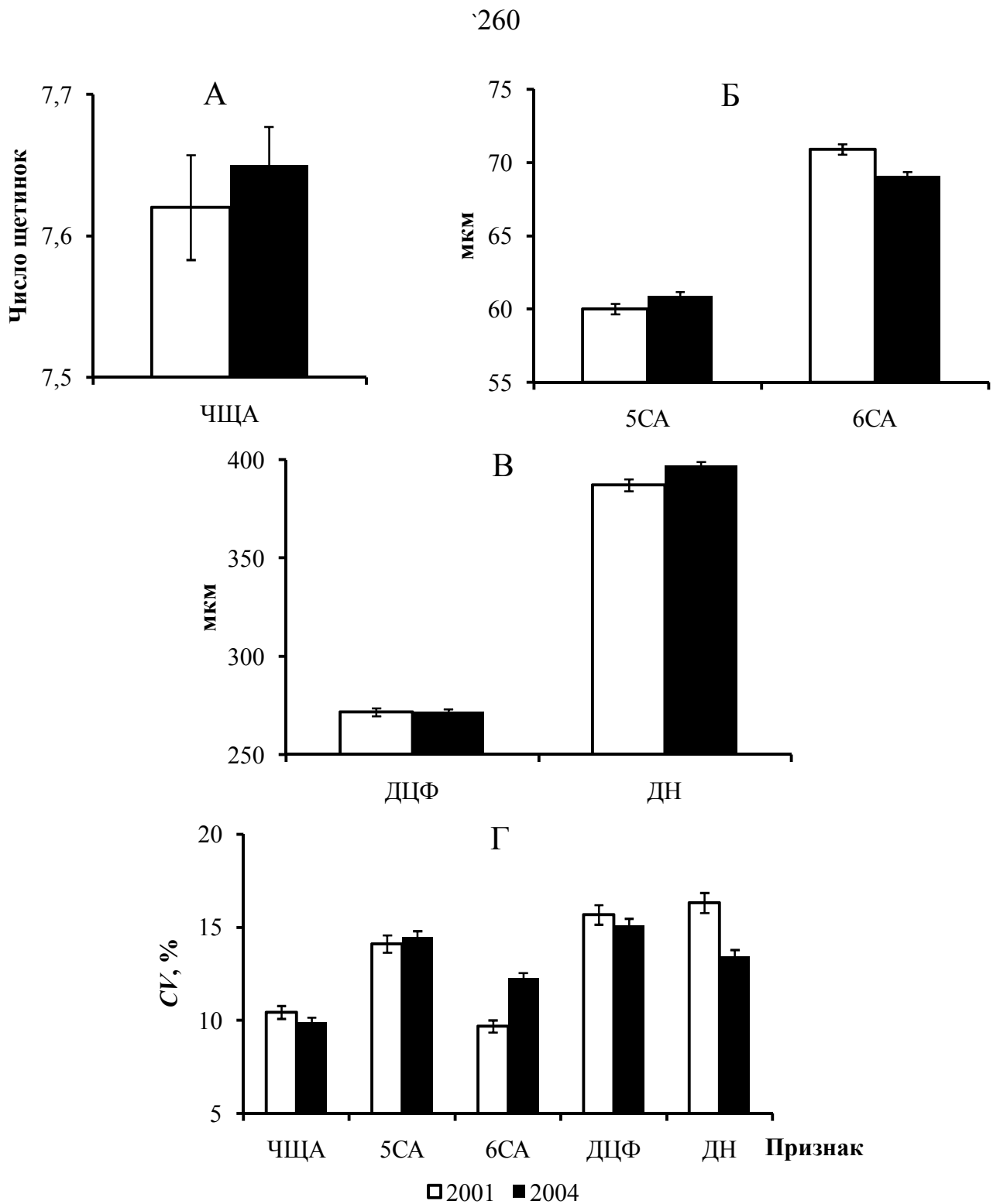


Рис. 5.4. Средние арифметические и коэффициенты вариации (CV) количественных морфологических признаков взрослых самок *E. baicalensis* из природной популяции Южного Байкала в 2001 и 2004 гг. А – средние ЧЩА, Б – средние 5ДСА и 6ДСА, В – средние ДЦФ и ДН, Г – CV количественных морфологических признаков.

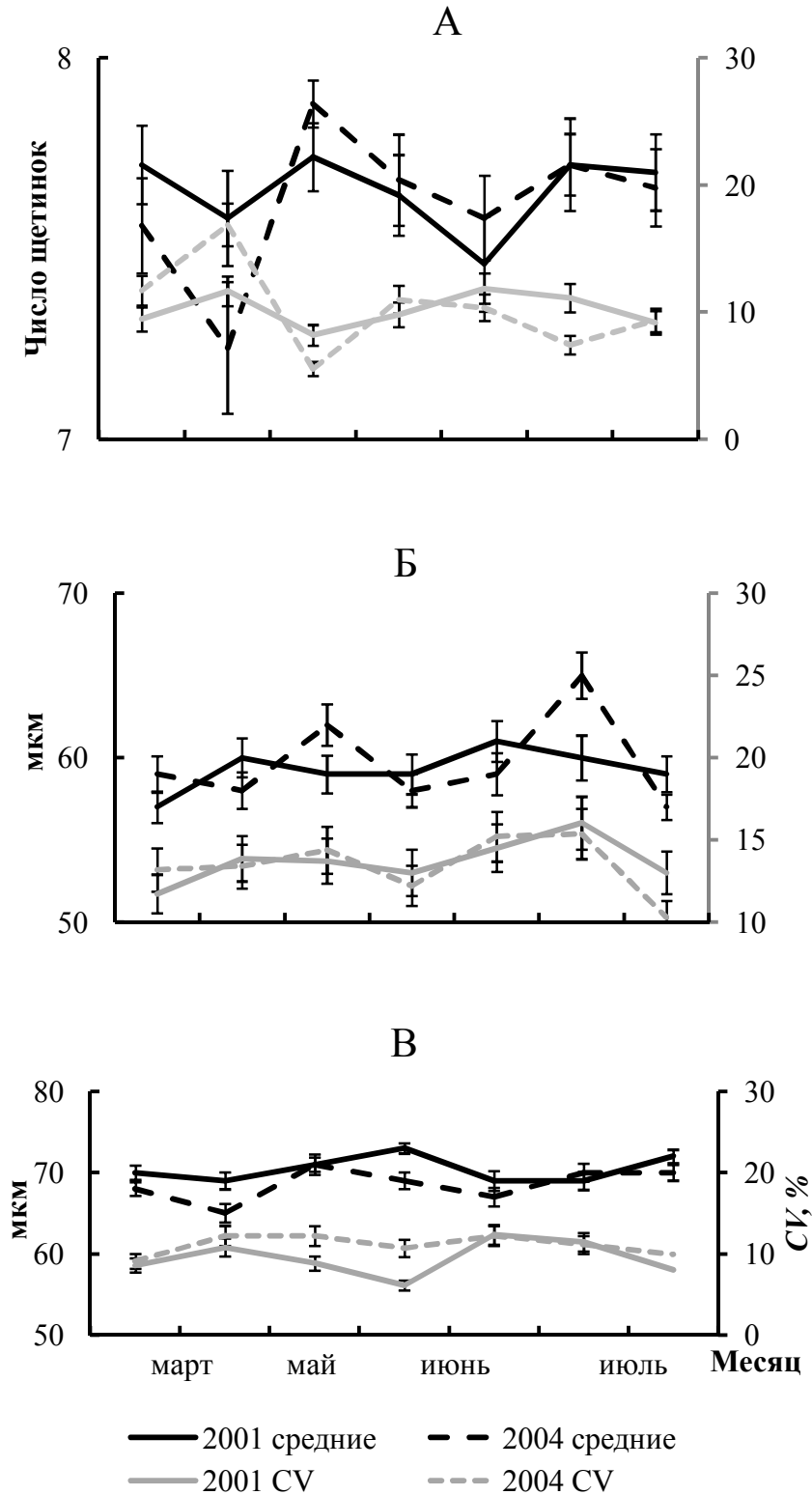


Рис. 5.5. Сравнительный анализ сезонной динамики средних арифметических и коэффициентов вариации количественных морфологических признаков антенны в 2001 и 2004 гг. А – ЧЩА, Б – 5ДСА, В – 6ДСА.

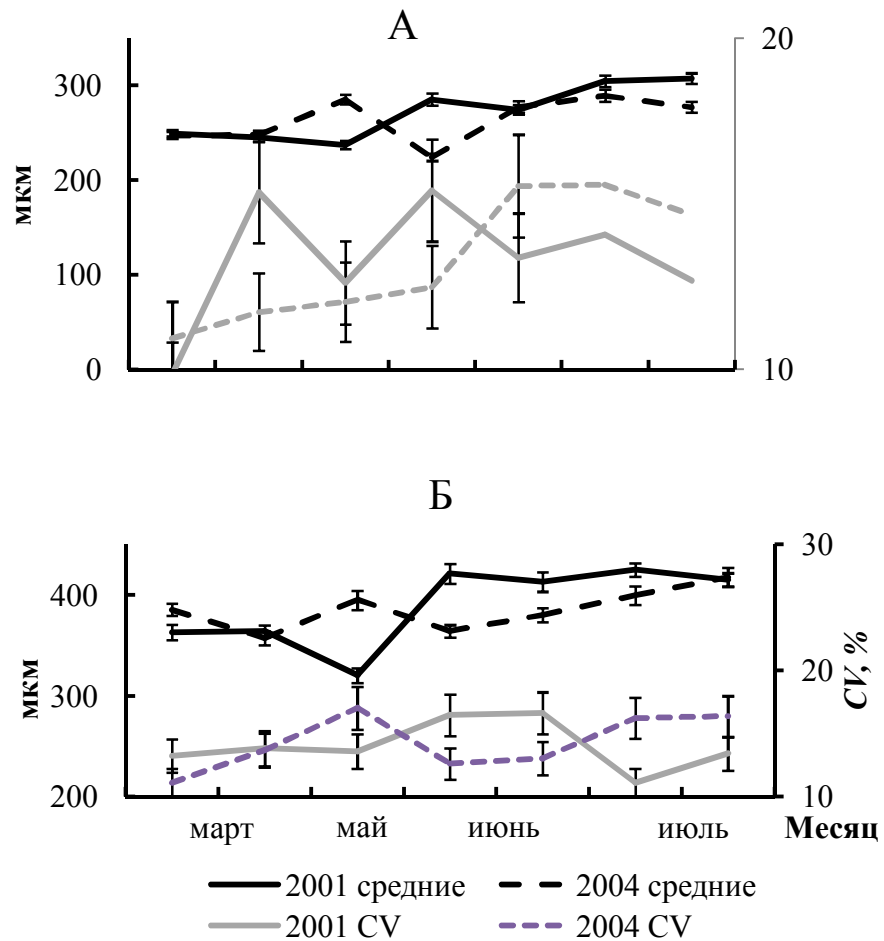


Рис. 5.6. Сравнительный анализ сезонной динамики средних арифметических и коэффициентов вариации количественных морфологических признаков, связанных с размерами тела в 2001 и 2004 гг. А – ДЦФ, Б – ДН.

Периоды увеличения/снижения средних и изменчивости по одному и тому же признаку в 2001 и 2004 гг. могут и не совпадать. Например, по средним ЧЩА и 6ДСА эти периоды совпадают (рис. 5.5А, В), по остальным признакам наблюдаются смещения, особенно характерные для весеннего периода (рис. 5.5Б, рис. 5.6). Эти смещения объясняются, на наш взгляд, различиями средних температур в 2001 и 2004 гг. По коэффициентам вариации ЧЩА периоды возрастания за оба года совпадают, а по 5ДСА и 6ДСА два-три наблюдавшихся периода возрастания

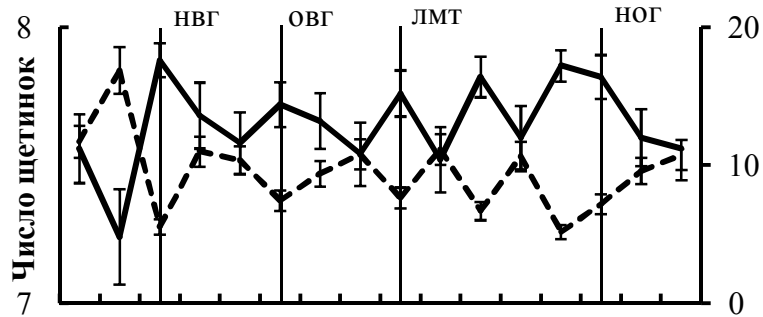
обнаруживают некоторые смещения друг относительно друга. Таким образом, по средним всех признаков и по изменчивости признаков антенны, за незначительными исключениями, обнаружилось практически полное соответствие сезонной динамики в весенне-летний период. Следовательно, несмотря на двухгодичный интервал, картина сезонной динамики в весенне-летний период по отдельным признакам существенно не меняется.

Сравнительный анализ сезонной динамики изменчивости признаков, связанных с размерами тела (ДЦФ и ДН), показал несколько иную картину (рис. 5.6). По ДЦФ весной и летом в 2001 г. обнаружено три периода подъёма, а в 2004 – один. По ДН, наоборот, в 2001 г. выявлен один период возрастания, а в 2004 – два. Таким образом, фенотипическая изменчивость признаков, связанных с размерами тела характеризуется различной динамикой в 2001 и 2004 г.

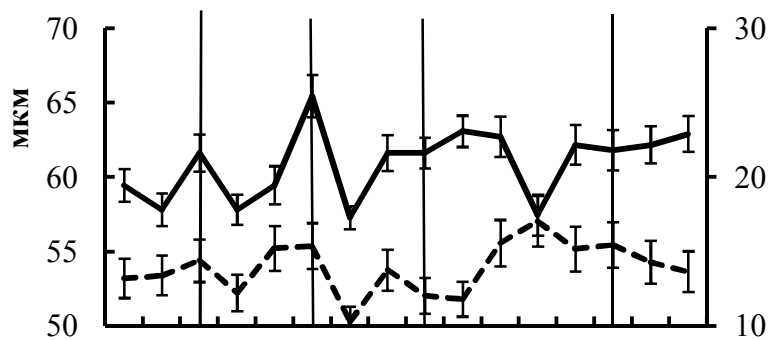
При сравнении сезонной динамики показателей средних и изменчивости за один год в пределах весны и лета видно, что по признакам антенны (за исключением 5ДСА) периоды возрастания средних значений приходятся на периоды снижения CV и наоборот. Для признаков, связанных с размерами тела, характерна обратная картина, т.е. периоды возрастания и снижения средних и CV совпадают.

Данные за 2004 г. более подробны, поэтому имеет смысл их рассмотреть отдельно. Так, можно видеть, что в 2004 г. периоды увеличения средних арифметических приходятся, как правило, на важные гидрологические даты: начало и окончание весенней гомотермии, летний температурный максимум и начало осенней гомотермии (рис. 5.7, 5.8). По признакам антенны, как было показано выше, периоды возрастания средних сопровождаются сокращением изменчивости, особенно это чётко проявляется по ЧЩА. По 5ДСА такая тенденция выражена в осенне-зимний период, а по 6ДСА – в весенне-летний. Эти факты можно рассматривать как аргумент в пользу наличия отбора особей с большими размерами этих органов. По признакам, связанным с размерами тела (ДЦФ и ДН), выражена тенденция к последовательному повышению средних от весны к осени.

А



Б



В

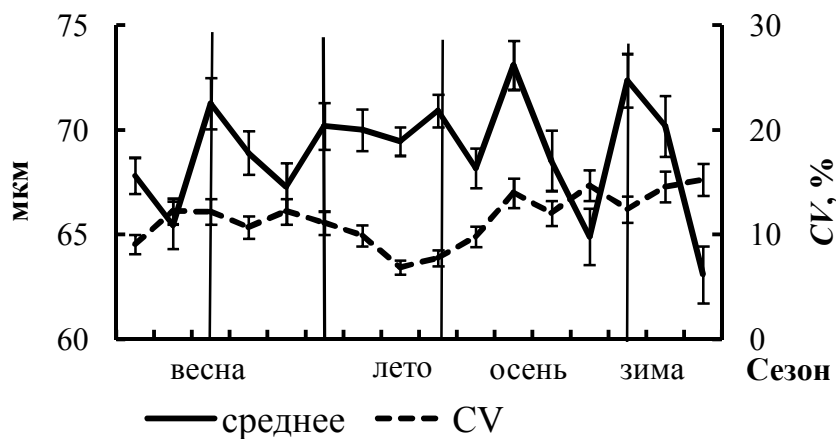


Рис. 5.7. Сезонная динамика средних арифметических и изменчивости (CV) количественных морфологических признаков антенны в 2004 г. А – ЧЩА, Б – 5ДСА, В – 6ДСА; нвг – начало весенней гомотермии, овг – окончание весенней гомотермии, лмт – летний максимум температур, иог – начало осенней гомотермии.

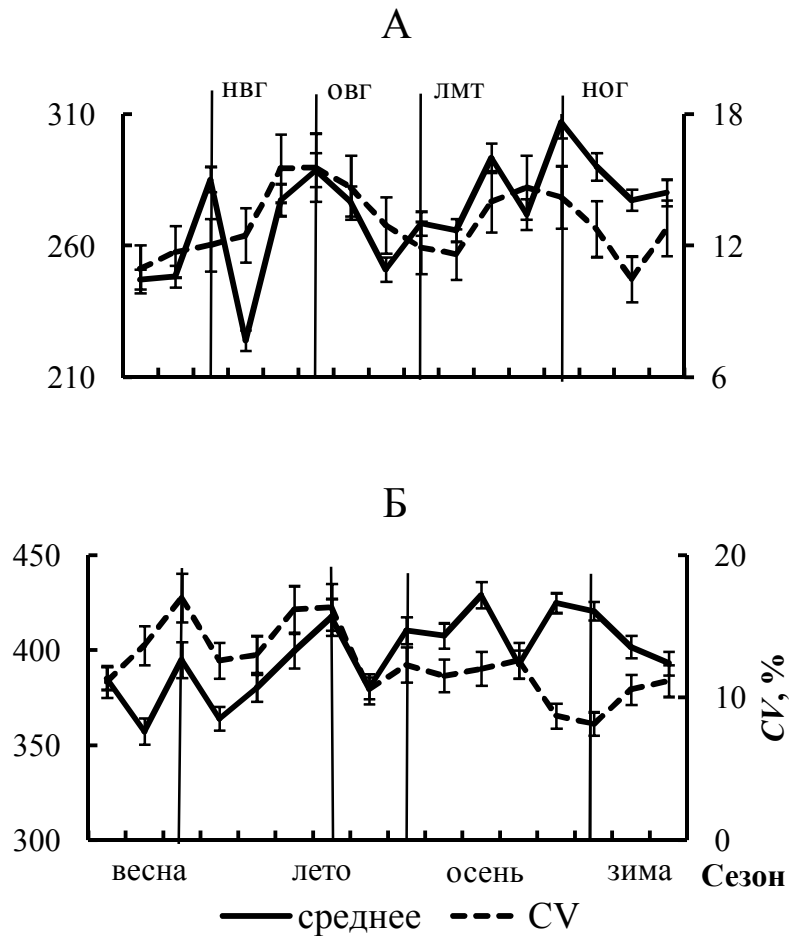


Рис. 5.8. Сезонная динамика средних арифметических и изменчивости (CV) количественных морфологических признаков, связанных с размерами тела в 2004 г. А – ДЦФ, Б – ДН; нвг – начало весенней гомотермии, овг – окончание весенней гомотермии, лмт – летний максимум температур, ног – начало осенней гомотермии.

Кроме этого, по ДЦФ заметно два плавных повышения/снижения значений коэффициента вариации – весенний и летний, соответствующих ранее выявленным двум пикам численности. Эффект увеличения общей фенотипической изменчивости популяции как результат вспышки численности в рамках настоящей диссертационной работы был показан также и на дрозофиле (см. гл. 3). По изменчивости ДН весной выявлено два периода повышения, а летом – один плавный. Кроме того, по ДЦФ и ДН можно отметить некоторую тенденцию прямой связи динамики средних и изменчивости, т.е. при повышении средних повышается и

изменчивость и наоборот. Таким образом, за 2004 г. по динамике средних и *CV* признаков, связанных с размерами тела, наблюдаются общие закономерности.

Анализ парной корреляции между количественными морфологическими признаками представляет некоторый интерес с точки зрения исследования интегрального изменения комплекса признаков при изменении условий жизни. Для этого использовали коэффициент парной корреляции Пирсона (r) (Рокицкий, 1978), оценивая суммарную связь по всем сезонным выборкам за 2001 г. ($df = 448$) и отдельно – за 2004 г. ($df = 798$). Статистически существенная связь наблюдалась между мерными признаками, особенно, связанными с размерами тела. Например, между ДЦФ и ДН статистически достоверная корреляция составила 0,42 и 0,36 в 2001 и 2004 гг., соответственно ($P < 0,001$). С другой стороны, счётный признак (ЧЩА), за исключением 2004 г. с ДЦФ, показал отсутствие достоверной корреляции с признаками, связанными с размерами тела. Так, с ДЦФ в 2001 корреляция на достоверном уровне отсутствовала, в 2004 она была существенной и положительной; с ДН в 2001 г. была достоверная отрицательная, а в 2004 – достоверная положительная связь. Эти факты можно рассматривать как доказательство существенного вклада генетической компоненты в фенотипическую изменчивость ЧЩА (Корзун, 2007). Такие же суждения, на наш взгляд, вполне обоснованы и в отношении 5ДСА и 6ДСА, также являющимися признаками антенны.

Нами также была проведена оценка связи сезонного изменения температуры воды в поверхностном (0–50 м) и глубинном (100–250 м) горизонтах с сезонной динамикой средних значений количественных морфологических признаков. С использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмэна (r_s) было выявлено отсутствие статистически существенной связи между изменением температуры воды в обоих горизонтах и признаками антенны (ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА). Статистически достоверная корреляция температурных параметров с признаками, связанными с размерами тела, замечена в половине случаев. Например, достоверная положительная корреляция средних значений ДЦФ была отмечена в 2001 г в горизонте 0–50 м ($r_s = 0,70$, $df = 7$), а в 2004 г. в горизонте 100–250 м ($r_s = 0,48$, $df = 14$) в обоих случаях $P < 0,05$. Средние ДН показали достоверную корреляцию с

температурой воды в 2004 г. в обоих горизонтах – в 0–50 м ($r_s = 0,43$, $df = 14$, $P < 0,05$), в 100–250 м ($r_s = 0,64$, $df = 14$, $P < 0,01$). Таким образом, и в отношении признаков, связанных с размерами тела, мы не можем однозначно утверждать о наличии чёткой связи с температурой воды. В тех же случаях, когда она отмечена, эта связь положительна.

Методы описательной статистики позволяют охарактеризовать общепопуляционный уровень сезонной динамики природной популяции *E. baicalensis* по комплексу количественных морфологических признаков. На этом этапе мы получили предварительные сведения о том, что генетические механизмы играют заметную роль в сезонной динамике фенотипической изменчивости признаков антенны. Кроме того, особенности сезонной динамики средних значений и коэффициентов вариации по этим признакам подтверждают возможность циклического сезонного отбора по ним. Более подробную картину влияния экологических факторов на изменчивость исследованных морфологических признаков даёт анализ фенотипической структуры и её сезонной динамики.

5.3.2. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам

Качественный характер сезонного изменения изученных морфологических признаков показывает картина динамики фенотипической структуры по ним. Для оценки фенотипической структуры использовали индивидуальные показатели особей, при этом данные по каждому морфологическому признаку за оба года объединяли в единый массив с последующей оценкой количества классов по общей шкале (Гречаный и др., 2004б; Ермаков, 2011; Русановская, 2013; Ермаков, Русановская, 2015).

Рассмотрим особенности оценки фенотипической структуры по счётному признаку ЧЩА с классовым интервалом – 1. Количество дискретных морф по этому признаку равно семи, т.к. морфы с одной и двумя щетинками отсутствова-

ли, а максимальное количество щетинок у одной самки равнялось девяти. Поскольку особи с минимальным (три и четыре щетинки) и максимальным (девять) количеством щетинок встречались единично, их объединили с соседними морфами, получив фенотипические классы с минимальными (3-5 щетинок) и максимальными (8-9 щетинок) значениями. В соответствии с разработанным нами универсальным обозначением фенотипических классов количественных признаков эти классы были обозначены как ОН-класс (очень низкие значения) и В-класс (высокие значения) (Прил. В, табл. В.2). Группы особей с шестью и восемью щетинками обозначили как Н- (низкие значения) и П-классы (промежуточные значения). Остальные признаки являются морфометрическими и имеют непрерывное распределение, поэтому фенотипические классы выделяли, руководствуясь размерами вариационного ряда (Рокицкий, 1973). По 5ДСА и 6ДСА классовый интервал оказался равным 9 мкм, поэтому фенотипическая структура по этим признакам включала пять классов. По ДЦФ также обнаружили пять фенотипических классов, но классовый интервал в этом случае составил 40 мкм. Один признак – ДН обнаружил даже шесть фенотипических классов при классовом интервале 63 мкм. Обозначения классов и их границы указаны в Прил. В, табл. В.2.

Фенотипическая структура по ЧЩА типична также и для признаков 5ДСА и 6ДСА 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) (Прил. В, табл. В.2). Такой характер распределения типичен для признаков с дискретной изменчивостью, слабо связанных с общими размерами тела.

Фенотипическая структура по ДЦФ типична также и для ДН и характеризуется «нормальным» распределением частот классов с выраженной модой, особи в которой имеют промежуточные значения признаков. Это классические мерные признаки с большей адаптивной ценностью.

Межгодовые различия в большинстве случаев были несущественны, что свидетельствует о повторяемости обнаруженных закономерностей, тогда как различия между сезонными пробами были, как правило, статистически достоверны

(Прил. В, табл. В.2). Таким образом, можно заключить, что сезонная динамика фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам в природной популяции *E. baicalensis* весьма существенна, но её характер закономерно повторяется из года в год.

Результаты настоящего диссертационного исследования показывают, что соотношение особей в различных фенотипических классах и по различным признакам существенно отличается. С одной стороны, обнаружено наличие двух основных типов структуры, назовём их бимодальным (ДЦФ, 5ДСА и 6ДСА) и нормальным (ДЦФ и ДН), в основном совпадающими с характером фенотипической экспрессии признаков (дискретный или континуальный). С другой стороны, варианты количественных сочетаний в рамках этих основных типов структуры также весьма разнообразны. Кроме того, как свидетельствует применение дисперсионного анализа и критерия хи-квадрат, эти различия статистически значимы. В этой связи представляет интерес выявление вариантов фенотипической структуры каждого типа, характерных для определённых сезонов или периодов в течение исследованных двух лет.

С этой целью мы использовали МРВ, включающий группировку проб по среднему значению исследуемого признака, а затем обработку массива данных дисперсионным анализом. Далее из массива данных удаляли сезонные пробы, вносящие максимальный вклад в межсезонную дисперсию и вновь подвергали редуцированную выборку проб дисперсионному анализу. Эту операцию продолжали до тех пор, пока в оставшейся совокупности сезонных проб дисперсионный анализ не покажет отсутствие достоверных различий. После этого, аналогичная процедура проводилась с исключённой группой проб. Если и здесь дисперсионный анализ покажет отсутствие достоверных различий, то всю совокупность вариаций соотношения особей в пробах можно свести к двум основным типам. В противном случае отсечённая группа проб также подвергается редукции и в этом случае можно выделить три варианта фенотипической структуры.

При помощи МРВ по признакам ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА было выделено два варианта бимодальной фенотипической структуры. Первый, характеризующийся

значительной численностью особей В-класса и доминирующий в периоды возрастания средних. Второй, в котором высокой численностью характеризуются особи Н-класса и преобладающий во время снижения средних (рис. 5.9, А–В).

По признакам ДЦФ и ДН отличия между двумя выделенными вариантами нормальной фенотипической структуры заключаются в соотношении фенотипов с низкими и высокими значениями признаков, фенотипические классы с промежуточными значениями признаков почти всегда являются модальными (рис. 5.9, Г, Д).

Сравнительный анализ выделенных типов сезонных выборок показывает значительное сходство между годами. Следовательно, и в 2001 и в 2004 гг. по каждому признаку выделяется один и тот же тип фенотипической структуры, независимо от степени и характера межгодовых различий. Для признаков ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА сезонная динамика двух выделенных нами вариантов бимодальной фенотипической структуры не выражена: в 2001 г. сезонные различия чаще всего статистически недостоверны, в 2004 г. не имеют каких-либо чётких сезонных тенденций (Прил. В, табл. В.3). Это значит, что сезонная динамика по этим признакам имеет автономный ритм, не связанный напрямую с календарными сезонами. С другой стороны, периоды возрастания количества особей с высокими значениями приходятся на периоды гомотермии и летнего максимума температур.

Наиболее чётко сезонная динамика выделенных типов фенотипической структуры прослеживается по ДЦФ и ДН (Прил. В, табл. В.3). Так, тип, характеризующийся высокой частотой особей с низкими значениями признака, доминирует весной, а с высокими – летом и осенью. Анализ фенотипической структуры показывает, что переход между различными типами структуры происходит за счёт перегруппировки соотношения особей в классах с низкими и высокими значениями признака. Модальными в этом случае являются классы с промежуточными значениями признака, при этом количество особей в них меняется незначительно.

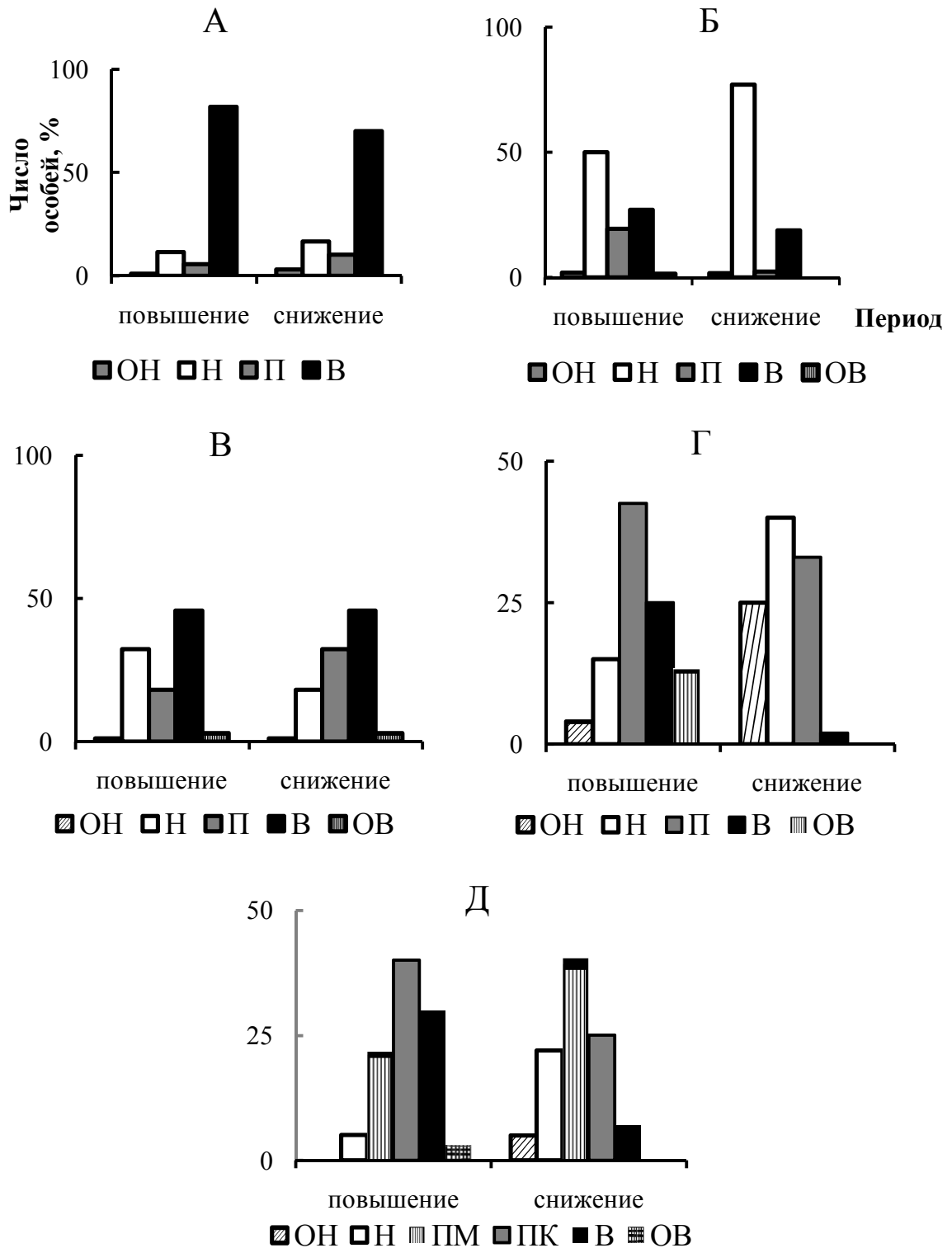


Рис. 5.9 Изменение фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам при снижении и возрастании общепопуляционных средних. А – ЧЩА, Б – 5ДСА, В – 6ДСА, Г – ДЦФ, Д – ДН.

Таким образом, на основании сделанных нами наблюдений, можно сформулировать вывод, что динамика сезонных условий жизни специфически влияет на фенотипическую структуру по исследованным количественным морфологическим признакам. Так, по группе признаков антенны (ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА) увеличение особей с высокими значениями происходит от двух до пяти раз в течение года и связано с сезонными перемешиваниями вод, а также с летним максимумом температур. По признакам, связанным с размерами тела (ДЦФ и ДН) четкой связи с периодами гомотермии и летнего максимума температур не обнаружено, но наблюдается последовательное от весны – к осени возрастание числа особей в классах с высокими значениями признаков и сокращение – в классах с низкими значениями.

Наличие чёткого перерыва в распределении признаков ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА, вызванное очень незначительным количеством особей с промежуточными значениями, в соответствии с фенетическим подходом (Soule, 1967; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980; 1982; Яблоков, Ларина, 1985; Корзун, 2007) даёт основание полагать, что на трансформацию фенотипической структуры по этим признакам влияет естественный отбор.

5.4. Сезонная динамика количественных признаков

***E. baicalensis* и её роль в поддержании популяционного гомеостаза при изменении условий жизни**

Наиболее важными результатами нашего исследования стало обоснование принципиальной возможности процессов регуляции численности байкальской эпишуры за счёт сезонной трансформации возрастной и половой структуры. Благодаря исследованию морфологических признаков можно утверждать, что селекционный процесс влияет на динамику фенотипической структуры количественных морфологических признаков, следовательно, и в целом действует как один из возможных механизмов регуляции изменчивости и поддержания популяционного гомеостаза *E. baicalensis*.

Одним из наиболее дискуссионных вопросов в биологии байкальской эпишуры является сезонное изменение размеров тела и определяющих его экологических факторов, прежде всего температуры. Благодаря исследованию популяционной морфологии и динамики половой структуры в пространственном аспекте нам удалось получить новые сведения, проливающие свет на этот вопрос.

Итак, известно, что высокая температура ускоряет развитие и приводит к формированию мелких особей, низкая температура характеризуется противоположным эффектом. Такая закономерность характерна для большинства беспозвоночных, в том числе – для копепод (Гречаный и др., 1997; 2004а; Belmonte et al., 2006; Kapiris, Kavvadas, 2009). В тоже время, размеры взрослых самок *E. baicalensis* положительно связаны с температурой воды, в которой они живут (Афанасьева, 1995). Для объяснения этого противоречия было выдвинуто предположение, что на размеры тела взрослых самок оказывает влияние температура, при которой развивались науплии (Афанасьева, 1977; 1995). В последние годы выяснилось, что столь необычная зависимость между температурой воды и размерами тела существует и у других видов копепод и объясняется случайными причинами (Scheihing et al., 2011).

В нашей работе факт прямой связи между температурой воды и размерами тела взрослых самок установить не удалось, однако мы обнаружили, что периоды увеличения размеров тела совпадают с важными гидрологическими датами: весенней и осенней гомотермией и летним максимумом температур. Этот факт можно связать с суточными вертикальными миграциями эпишуры. В подлédный период, когда температура поверхностного слоя воды низкая рачки погружаются на сравнительно небольшую глубину. Летом, когда температура воды в поверхностном слое повышается, особи *E. baicalensis* погружаются в более глубокие горизонты. Очевидно, что биологической весной вертикальные миграции требуют значительно меньше энергетических затрат, чем биологическим летом. Возрастают затраты и в периоды гомотермии, поскольку активное перемешивание вод также препятствует нормальному ритму суточных пищевых миграций рачка. В этой ситуации особи с крупными размерами тела будут иметь преимущество, по-

сколькx, чем больше размеры тела, тем выше миграционная и двигательная активность (Nespolo et al., 2013; Wermer and Buchholz, 2013).

Полученные в этой, а также в предшествующих наших работах данные (Ермаков, 2011; Ермаков, Русановская, 2011; Русановская, 2013) интересно интерпретировать в рамках концепции «дешёвого пола» (Jiménez-Melero et al., 2014). Как известно, эта гипотеза предполагает, что в стрессовых условиях популяция производит больше особей «дешёвого пола», т.е. в большинстве случаев, того пола, особи которого отличаются меньшими размерами тела. Так, Хименес-Мелеро с соавт. (Jiménez-Melero et al., 2014) приводит в качестве примера испанские популяции вида *Arctodiaptomus salinus*, отличающегося более крупными самцами и мелкими самками, у которого при повышении температуры (стрессовый фактор) численность самок становится выше, чем самцов, тогда как в нормальных условиях с низкой температурой самцов всегда больше. В отношении *E. baicalensis* в конце лета, действительно, самцов становится примерно столько же, сколько самок, но наиболее ясно проявляется это на больших глубинах. В тоже время самки, которые совершают активные пищевые миграции становятся крупнее, размеры самцов, которые практически не питаются и не совершают миграций, существенных изменений не претерпевают. Характерно, что численное преимущество самцов проявляется не каждый год, а, например, при высокой температуре (2004 г.) или численности населения (2001 г.). Таким образом, концепция «дешёвого пола» хорошо объясняет полученные результаты, особенно с возможной связью размеров тела с повышенной миграционной активностью. Это дополнение существенно, т.к., в отличие от вышеприведённого вида, у байкальской эпишуры самки крупнее самцов и для размножения в течение всей жизни им достаточно одного спаривания.

Тем не менее, нам не удалось доказать селекционный эффект гидрологических событий на признаки, связанные с размерами тела. Гораздо легче интерпретировать полученные в работе сведения о том, что во время важных гидрологических дат у *E. baicalensis* происходит увеличение значений признаков антенн. Поскольку антенны являются важным органом движения у планктонных ракообраз-

ных, то можно предполагать, что удлинение этих органов или увеличение их площади за счёт большего числа щетинок даёт определённые преимущества во время совершения суточных вертикальных миграций рачка в условиях изменения гидрологических параметров. Связь между размерами морфологических структур, отвечающих за локомоцию, и сезонным изменением активности суточных миграций, обнаружена и у средиземноморской креветки *Aristeus antennatus* (Kapiris, Kavvadas, 2009).

Кроме того, снижение изменчивости при увеличении размеров антенны, наличие перерывов в распределении фенотипических классов по этим признакам, а также нестабильная корреляция с признаками, отражающими размеры тела у *E. baicalensis*, свидетельствуют о генетических различиях между особями с высокими и низкими значениями признаков антенн. Эти факты указывают на действие циклического сезонного отбора, что подтверждается очень точным повторением периодов возрастания и снижения значений признаков антенн в 2001 и 2004 гг. Влияние селекционного процесса на динамику количественных, в том числе – морфологических, признаков показано на представителях различных видов ракообразных (Ермаков и др., 2010; Scheihing et al., 2011; Nespolo et al., 2013; Pritchard et al., 2013). В качестве селективных факторов выступают, как правило, температура среды или количество пищевых ресурсов.

В ходе исследований, результаты которых представлены в настоящей диссертации, у байкальской эпишуры выделено две группы признаков отличающихся связью с сезонной динамикой условий жизни. Признаки, связанные с размерами тела, проявляли тенденцию к прямой связи с температурой воды, хотя на достаточно высоком достоверном уровне эта тенденция не подтверждена. Тем не менее, она соответствует классическим представлениям о связи размеров тела взрослых эпишур с температурой воды. У этой группы признаков нами не обнаружено селекционного эффекта температуры, т.е. опять-таки в полном соответствии с классическими представлениями температура влияет на размеры напрямую, демонстрируя модификационный эффект. В тоже время, признаки, связанные с размерами тела обнаружили циклическое изменение средних (но не изменчиво-

сти) примерно того же типа, как и у признаков антенны, т.е. примерно пять-шесть периодов возрастания и снижения в год. У обеих групп признаков эти периоды примерно совпадают с основными гидрологическими датами, но у признаков антенн эти гидрологические события могут выступать в роли селективного фактора, в отношении признаков, связанных с размерами тела мы этого утверждать не можем. Тем не менее, нами установлено, что перемешивание вод и максимум температур способствуют относительно кратковременному увеличению размеров тела. Таким образом, признаки, связанные с размерами тела, обнаружили две тенденции: первая – прямая связь с температурой и, как следствие – последовательное увеличение размеров тела от весны к осени. Вторая - кратковременное увеличение размеров тела во время важных гидрологических дат, что связано с интенсификацией вертикальных миграций. Такие повышения сменяются снижением средних, т.е. имеют выраженную цикличность. С другой стороны, нельзя исключать, что эти ритмы могут обуславливаться и эндогенными причинами, например, сменой поколений байкальской эпишуры. Однако, в этом случае приходится допустить существование не двух поколений в году, как в классической интерпретации (Афанасьева, 1977) и даже не трёх-четырёх, как предполагает Е.Ю. Наумова (2006), а пяти-шести, что чрезвычайно маловероятно. Тем не менее, при исследовании циклического отбора на количественных признаках дрозофилы при циклическом изменении численности выяснилось, что высокочастотные колебания характеризуют именно смену поколений (Гречаный и др. 2002; Гречаный и др., 2004а). Роль динамики морфологических признаков в этом процессе ещё недостаточно ясна.

В заключение ещё раз отметим, что полученные нами данные о существовании механизмов регуляции численности путём трансформации возрастной и половой структуры, а также роли естественного отбора в регуляции динамики количественных морфологических признаков *E. baicalensis* на фоне сезонного изменения гидродинамических параметров существенно расширяют наши знания о биологии этого байкальского эндемика.

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 модифика-

ционным эффектом увеличения количества пищи (сезон созревания винограда и основной массы фруктов). У эпишуры температура развития науплий может оказывать влияние на размеры тела особей копеподитных 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 – R_2 , 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 n-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 r- и n-типов имеют более универсальный характер и охватывают не только плодовитость, а целые комплексы количественных признаков, отвечающих за адаптивность организмов. Особи r-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

эпишуры 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 эпишуры 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 эпишуры была обнаружена прямая 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, отбраковывая 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 эпишуры, можно указать на её повторяемость и цикличность. Причём у эпишуры эта цикличность воспроизводится даже в годы, резко отличающиеся по температуре воды и влиянию фитопланктона. Это, на наш взгляд, свидетельствует о су-

ущественном 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 природной популяции 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 – перегруппи-

ровка 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 морфологических и физиологических признаков на воздействие сезонных экологических факторов. Это реагирующий тип особей, значения количественных признаков у которых существенно варьируют при изменении условий жизни и стабильный, у которых выраженная реакция отсутствует.

7. Использование модифицированной методики учёта популяционных параметров и метода редукции выборки показало, что сезонная динамика численности природной популяции *E. baicalensis* сопровождается существенным изменением возрастной, половой и фенотипической структуры 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 изменение 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адаптация популяций к высокой плотности населения / Г.В. Гречаный [и др.] // Проблемы экологии. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2000. – С. 26–27.
2. Айала, Ф. Современная генетика / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – Т.2. – М.: Мир, 1988. – 368 с.
3. Александрова, А.А. Влияние циклического отбора на изменчивость количественных признаков / А.А. Александрова, А.В. Борисенко, Е.В. Глухова // Бюлл. моск. о-ва испыт. природы отд. биол. – 1994. – Т. 99, № 5 – С. 55–63.
4. Алтухов, Ю.П. Популяционная генетика рыб / Ю.П. Алтухов. – М.: Пищ. пром-сть, 1973. – 245 с.
5. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
6. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. – М.: Академкнига, 2003. – 431 с.
7. Алтухов, Ю.П. Факторы дифференциации и интеграции изолированной популяции моллюска *Chondrus bidens* (Kryn.) / Ю.П. Алтухов, Г.М. Лившиц // Докл. АН СССР. – 1978. – Т. 238, №4. – С. 955.
8. Анализ микробного сообщества желудка байкальского эндемика *Epischura baicalensis* с помощью флуоресцентной *in situ* гибридизации / С.Ю. Максименко [и др.] // Гидробиол. журн. – 2008. – Т. 44. № 5. – С. 78–82.
9. Аномалии глаз рабочих пчел на территории Башкортостана / В.Н. Саттаров [и др.] // Пчеловодство. – 2014а. – №5. – С. 18–19.
10. Антипин, М.И. Генетическая изменчивость и флуктуирующая асимметрия морфологических признаков *Drosophila melanogaster*, выращенной на среде, содержащей инсектицид / М.И. Антипин, А.Г. Имашева // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 3. – С. 325–331.
11. Антипин, М.И. Стабильность развития и изменчивость количественных признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster*: Сезонная динамика в

1999 / М.И. Антипин, Т.А. Ракицкая, А.Г. Имашева // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 1. – С. 66–72.

12. Апробация генетических и морфологических методов для популяционных исследований *Epischura baicalensis* (Copepoda, Calanoida) / И.Ю. Зайдыков [и др.] // V Верещагинская Байкальская конференция, «Экология крупных водоемов и их бассейнов»: Тез. докл. науч. конф. – Иркутск, 2010. – С. 58–60.

13. Асимметрия в проявлении билатеральных морф как индикатор характера взаимоотношений блох с возбудителем чумы / А.Я.Никитин [и др.] // Проблемы особо опасных инфекций – 2008. – Вып. 95. – С. 26–30.

14. Астауров, Б.Л. Наследственность и развитие / Б.Л. Астауров. – М.: Наука, 1974. – 358 с.

15. Афанасьева, Э.Л. Биология байкальской эпишуры / Э.Л. Афанасьева. – Новосибирск: Наука, 1977. – 144 с.

16. Афанасьева, Э.А. Доминирующий планктонный вид Calanoida – *Epischura baicalensis* Sars / Э.А. Афанасьева // В кн.: Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии) под ред. О.А. Тимошкина. – Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 1995. – С. 369–390.

17. Бабков, В.В. Московская школа эволюционной генетики / В.В. Бабков. – М.: Наука, 1985. – 215 с.

18. Байчоров, В.М. Взаимосвязь плодовитости, размера яиц и репродуктивного усилия у *Daphnia magna* в различных режимах плотности и температуры / В.М. Байчоров // Журн. общ. биол. – 1992. – Т. 53, № 6. – С. 830–838.

19. Бей-Биенко, Г.Я. Общая энтомология / Г.Я. Бей-Биенко. – М.: Высш. Школа, 1980. – 416 с.

20. Березина, Е.С. Популяционная структура, особенности поведения и морфологии свободноживущих собак и кошек и современное эпизоотическое и эпидемическое значение этих животных при бешенстве, токсокарозе и токсоплазмозе: автореф. дисс. ... докт. биол. наук / Е.С. Березина. – Новосибирск, 2013. – 40 с.

21. Бигон, М. Экология: особи, популяции, сообщества / М. Бигон, Дж.Л. Харпер, С.Р. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т.1. – 667 с.
22. Биометрия / Н.Н. Глотов [и др.]. – Л.: ЛГУ, 1982. – 264 с.
23. Богачёва, И.А. Воздействие повреждённых растений на состояние листоеда *Gonioctena palidus* L. В ходе вспышки его численности на Полярном Урале / И.А. Богачёва // Экология. – 1996. – № 5. – С. 361–365.
24. Большаков, В.В. Адаптивная роль хромосомных инверсий у личинок рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae): автореф. дисс. ... канд. биол. наук / В.В. Большаков. – Борок, 2013. – 25 с.
25. Босенко, Д.В. Влияние личиночной плотности на фенотипическую и генетическую изменчивость морфологических признаков *D. melanogaster* / Д.В. Босенко, А.Г. Имашева // Генетика. – 1998. – Т.34, №6. – С.757–761.
26. Брюбейкер, Дж.Л. Сельскохозяйственная генетика / Дж.Л. Брюбейкер. – М.: Колос, 1966. – 222 с.
27. Буров, В.Н. Плотность популяции как фактор динамики численности / В.Н. Буров // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47, № 10. – С. 1445–1461.
28. Вернадский, В.И. Биосфера / В.И. Вернадский. – М.: Мысль, 1967. – 376 с.
29. Вернадский, В.И. Живое вещество и биосфера / В.И. Вернадский. – М.: Наука, 1994. – 670 с.
30. Выживаемость и стабильность онтогенеза у особей таёжного клеща с нормальным и аномальным строением экзоскелета // А.Я. Никитин [и др.] / Изв. ИГУ. Сер. «Биология. Экология». – 2013. – Т. 6, № 3. – С. 77–80.
31. Гавриков, Д.Е. Асимметрия билатеральных признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster* и ее сезонная динамика: дисс. ... канд. биол. наук / Д.Е. Гавриков. – Иркутск, 2005. – 140 с.
32. Галл, Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции (историко-критический анализ отечественных ботанических исследований) / Я.М. Галл. – Л.: Наука, 1976. – 155 с.

33. Гарбер, Б.И. Постэмбриональное развитие *Epischura baikalensis* Sars / Б.И. Гарбер // Изв. АН СССР. – 1941. – № 1. – С. 105–115.
34. Генотипическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма / Е.Л. Ермаков [и др.] // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 2. – С. 239–248.
35. Гершензон, С.М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков / С.М. Гершензон // Журн. общ. биол. – 1946. – Т.7, №2. – С. 97–130.
36. Гиляров, А.М. Популяционная экология / А.М. Гиляров. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
37. Гинзбург, З.Х. Описание наследования количественных признаков / З.Х. Гинзбург. – Новосибирск: Наука, 1984. – 247 с.
38. Глас, Д. Статистические методы в педагогике и психологии / Д. Глас, Д. Стэнли. – М.: Прогресс, 1976. – 496 с.
39. Глотов, Н.В. Популяция как естественно-историческая структура / Н.В. Глотов // Генетика и эволюция природных популяций растений: Дагестанский филиал АН СССР. – Махачкала, 1975. – С. 17–25.
40. Глотов, Н.В. О генетической гетерогенности природных популяций растений по количественным признакам / Н.В. Глотов // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез докл. науч. конф. – Иркутск, 1979 – Ч.2. – С. 39–41.
41. Глотов, Н.В. Оценка гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н.В. Глотов // Экология. – 1983. – №1. – С. 3–10.
42. Глотов, Н.В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип-среда в природной популяции / Н.В. Глотов, В.В. Тараканов // Журн. общ. биол. – 1985. – Т. 46, №6. – С. 760–770.
43. Гордеев, М.И. Адаптивные стратегии в популяциях малярийных комаров: автореф. дисс. ... докт. биол. наук / М.И. Гордеев. – Томск, 1997. – 42 с.
44. Гордеева, И.В. Сезонные изменения структуры и регуляция численности природной популяции *Drosophila melanogaster* Mg.: дисс. ... канд. биол. наук / И.В. Гордеева. – Иркутск, 2000. – 143 с.

45. Гречаный, Г.В. Изучение генетической детерминации и характера наследования зависимости яйцевой продукции от плотности у *Drosophila melanogaster* / Г.В. Гречаный // Тез. докл. II съезда ВОГиС. – М., 1972. – С. 90.

46. Гречаный, Г.В. Генетико-экологические факторы, определяющие влияние плотности на плодовитость *Drosophila melanogaster*: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Г.В. Гречаный. – Л.: ЛГУ, 1975. – 27 с.

47. Гречаный, Г.В. Плотность населения как фактор регуляции генетического состава популяций / Г.В. Гречаный // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. науки. – 1989. – Вып. 2. – С. 47.

48. Гречаный, Г.В. Эколого-генетические основы контроля динамики численности животных (на примере дрозофилы и дафнии): автореф. дисс. ... докт. биол. наук / Г.В. Гречаный. – Л., 1990. – 38 с.

49. Гречаный, Г.В. Генетический полиморфизм природных популяций дрозофилы и дафнии по терморезистентности / Г.В. Гречаный, О.В. Засухина, И.А. Сосунова // Токсикологические и экологические аспекты загрязнения окружающей среды. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 1982. – С. 128–138.

50. Гречаный, Г.В. Связь подвижности и приспособленности к низкой и высокой плотности у *Drosophila melanogaster* / Г.В. Гречаный, В.М. Корзун // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 8. – С. 2091–2099.

51. Гречаный, Г.В. Влияние миграционного поведения на преобразование генотипического состава популяций *Drosophila melanogaster* по продуктивности / Г.В. Гречаный, В.М. Корзун, И.Х. Сафина // Генетика. – 1986а. – Т. 22, № 8. – С. 2100–2106.

52. Гречаный, Г.В. Плотность населения и поддержание генетического полиморфизма у дрозофилы / Г.В. Гречаный, А.Я. Никитин, В.М. Корзун // Деп. ВИНТИ № 8297-В86 от 05.12.1986б. – 11 с.

53. Гречаный, Г.В. Динамика численности генетически гомогенных и гетерогенных популяций дафний / Г.В. Гречаный, А.Я. Никитин, И.А. Сосунова // Генетика. – 1986в. – Т. 22, № 6. – С. 989–994.

54. Гречаный, Г.В. Наследственная обусловленность динамики численности моноклональных популяций дафний / Г.В. Гречаный, А.Я. Никитин, И.А. Сосунова // Генетика. – 1986г. – Т. 22, № 6. – С. 983–988.

55. Гречаный, Г.В. Дифференциальная выживаемость дрозофилы при различной преимагинальной плотности и подвижность личинок / Г.В. Гречаный, В.М. Корзун // Генетика. – 1988. – Т. 24, № 11. – С. 1947–1954.

56. Гречаный, Г.В. Плотность населения как фактор регуляции генетической структуры и численности популяций животных. Фенотипическая изменчивость по реакции особей на увеличение плотности в популяциях дрозофилы / Г.В. Гречаный, В.М. Корзун, Е.А. Бабушкина // Генетика. – 1989а. – Т. 25, № 9. – С. 1578–1588.

57. Гречаный, Г.В. Фенотипическая изменчивость в популяциях дафний по характеру изменения плодовитости особей при увеличении плотности / Г.В. Гречаный, И.А. Сосунова, А.Я. Никитин // Генетика. – 1989б. – Т. 25, № 12. – С. 2151–2156.

58. Гречаный, Г.В. Характер генетически обусловленной связи реакции дафний на увеличение плотности с особенностями динамики численности их моно- и поликлональных популяций / Г.В. Гречаный, И.А. Сосунова, А.Я. Никитин // Генетика. – 1991. – Т. 27, № 7. – С. 1180–1186.

59. Гречаный, Г.В. Направление отбора в экспериментальных популяциях дрозофилы при циклическом изменении их плотности / Г.В. Гречаный, В.М. Корзун // Генетика. – 1994. – Т. 30, № 3. – С. 349–355.

60. Гречаный, Г.В. Генотипическая структура популяции дрозофилы по двигательной активности имаго / Г.В. Гречаный, В.М. Корзун // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 1. – С. 35–42.

61. Гречаный, Г.В. Изменение полового состава популяции дрозофилы при динамике численности / Г.В. Гречаный, М.В. Погодаева // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1349–1353.

62. Гречаный, Г.В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по счетным морфологическим признакам и ее сезонное из-

менение / Г.В. Гречаный, Е.Л. Ермаков, И.А. Сосунова // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 12. – С. 1619–1629.

63. Гречаный, Г.В. Колебания численности ящичных популяций дрозофилы и селекционно-генетический механизм их регуляции / Г.В. Гречаный, В.М. Корзун, К.Л. Кравченко // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63, № 5. – С. 382–392.

64. Гречаный, Г.В. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и ее сезонное изменение / Г.В. Гречаный, Е.Л. Ермаков, И.А. Сосунова // Журнал общей биологии. – 2004б. – Т. 65, № 1. – С. 39–51.

65. Гриценко, В.В. Эколого-генетическая организация изменчивости популяций некоторых видов растений и насекомых: автореф. дисс. ... докт. биол. наук / В.В. Гриценко. – Казань, 2008. – 45 с.

66. Гурявичюте, Г.Ю. Влияние сезонной изменчивости температуры среды на разнообразие клонов в популяции *Daphnia pulex* De Geer: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Г.Ю. Гурявичюте. – Вильнюс, 1982. – 24 с.

67. Дарвин, Ч. Происхождение видов путём естественного отбора / Ч. Дарвин. – Л.: Наука, 1991. – 539 с.

68. Дзюба, Е.В. Спектры питания молоди длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Cottidae) в озере Байкал / Е.В. Дзюба, Н.Г. Мельник, Е.Ю. Наумова // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 3. – С. 21–24.

69. Драгавцев, В.А. Пути «гены-признаки» неисповедимы / В.А. Драгавцев, С.И. Малецкий // Биосфера. – 2016. – Т. 8, № 2. – С. 143–150.

70. Дружков, Н.В. Сезонная сукцессия зоопланктона в прибрежной зоне Восточного Мурманска / Н.В. Дружков, О.К. Фомин // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали побережья Баренцева моря: АН СССР. Кол. науч. центр. – Апатиты, 1991. – С. 62–72.

71. Дубинин, Н.П. Цикл плодовитости в популяции и отбор / Н.П. Дубинин // Докл. АН СССР. – 1946. – Т.51, № 4. – С. 309.

72. Дубинин, Н.П. Сезонный цикл и концентрация инверсий в популяциях / Н.П. Дубинин, Г.Г. Тиняков // Докл. АН СССР. – 1946. – Т.2, № 1. – С. 309.

73. Дубинин, Н.П. Эволюция популяций и радиация / Н.П. Дубинин. – М.: Атомиздат, 1966. – 743 с.
74. Евсиков, В.И. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции / В.И. Евсиков, Г.Г. Назарова, В.Г. Рогов // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 1. – С. 59–68.
75. Евстафьев, В.К. Природа явления "мелозирных лет" в оз. Байкал / В.К. Евстафьев, Н.А. Бондаренко // Гидробиол. журн. – 2002. – Т. 38, № 1. – С. 3–12.
76. Ерёмина, И.В. Некоторые аспекты изучения структуры популяций колорадского жука / И.В. Ерёмина, И.А. Денисова // Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье: структура и организация популяций и экосистем. – Саратов, 1988. – С. 53–58.
77. Ермаков, Е.Л. Сезонная динамика структуры природной популяции *Drosophila melanogaster* Mg. по количественным морфологическим признакам: дисс. ... канд. биол. наук / Е.Л. Ермаков. – Иркутск, 2000. – 236 с.
78. Ермаков, Е.Л. Сезонная динамика случайной изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы / Е.Л. Ермаков // Изв. ИГУ, Сер. «Биология. Экология». – 2010. – Т. 3, № 1. – С. 76–85.
79. 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.
80. 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.
81. Животовский, Л.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков / Л.А. Животовский // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41, №2. – С. 177–191.

82. Животовский, Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1984. – 182 с.
83. Животовский, Л.А. Проблемы анализа комплекса признаков / Л.А. Животовский // Экологическая генетика и эволюция. – Кишинёв, 1987. – С. 117–134.
84. Животовский, Л.А. Метод выделения морфологически «средних» и «крайних» типов по совокупности количественных признаков / Л.А. Животовский, Ю.П. Алтухов // Докл. АН СССР. – 1980. – Т.251, №2. – С. 473–476.
85. Жукова, Н.А. Цикломорфоз у дафний / Н.А. Жукова // Учёные записки пед. ин-та. – 1953. – Т. 7. – С. 86–148.
86. Закс, Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. – М.: Статистика, 1976. – 600 с.
87. Захаров, В.М. Феногенетический аспект исследования природных популяций / В.М. Захаров // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 45–55.
88. Захаров, И.А. Изучение генетической дифференциации и стабильности состава популяции / И.А. Захаров // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 5. – С. 179–181.
89. Захаров, И.А. Изучение генетического полиморфизма популяций двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L) Ленинградской области. 1. Сезонная динамика полиморфизма / И.А. Захаров, С.О. Сергиевский // Генетика. – 1980. – Т. 16, № 2. – С. 270–275.
90. Захаров, И.А. Изучение генетической дифференциации и стабильности популяции *Adalia bipunctata* (L) Москвы / И.А. Захаров // В сб.: Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 179–181.
91. Земскова, Н.Е. Морфометрический анализ пчел буферной зоны Самарской области / Н.Е. Земскова, В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров // Пчеловодство. – 2015а. – № 8. – С. 29–31.
92. Земскова, Н.Е. Морфотипы рабочих пчел и трутней Самарской области / Н.Е. Земскова, В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров // Пчеловодство. – 2015б. – № 10. – С. 22–24.
93. Земскова, Н.Е. Перспективная стратегия или логико-смысловая модель сохранения самарской популяции среднерусского подвида медоносной пчелы /

Н.Е. Земскова, В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров // Современные проблемы науки и образования. – 2015в. – № 1. – С. 1675.

94. Земскова, Н.Е. Морфометрический анализ пчел сухостепной зоны Самарской области / Н.Е. Земскова, В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров // Пчеловодство. – 2016а. – № 5. – С. 23–24.

95. Земскова, Н.Е. Морфологические признаки медоносных пчел степной зоны Самарской области / Н.Е. Земскова, В.Н. Саттаров, В.Р. Туктаров // Морфология. – 2016в. – Т. 149, № 3. – С. 88.

96. Земскова, Н.Е. Морфологическая оценка медоносной пчелы Самарской области в интрогрессивном и антропогенном аспектах: автореф. дисс. ... докт. биол. наук / Н.Е. Земскова. – Уфа, 2017. – 39 с.

97. Зимнее вертикальное распределение и суточные миграции зоопланктона и ихтиопланктона в Южном Байкале / Е.П. Тереза [и др.] // «Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами»: Тез. докл. междунар. конф. – Улан-Удэ – Улан-Батор, 2004. – Т. 1. – С. 187–188.

98. Зюганов, В.В. Полиморфизм по числу костных щитков и межпопуляционная изоляция трёхиглой колюшки Белого моря / В.В. Зюганов // В сб.: Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 133–139.

99. Иванцов, Е.М. Оценка биологических и хозяйственно полезных признаков медоносных пчёл *Apis mellifera* при использовании комплексных добавок: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Е.М. Иванцов – Уфа, 2016. – 24 с.

100. Измestьева, Л.Р. Зоопланктон пелагиали Южного Байкала в районе антропогенного воздействия / Л.Р. Измestьева // “Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова»: Мат-лы науч. конф. – Новосибирск, 1998. – С. 58–60.

101. Имашева, А.Г. Изменчивость природных популяций Евразии по признакам поведения / А.Г. Имашева, О.Е. Лазебный // Генетика. – 1993. – Т. 29, № 10. – С. 1646–1655.

102. Имашева, А.Г. Стрессовые условия среды и генетическая изменчивость в популяциях животных / А.Г. Имашева // Генетика. – 1999а. – Т. 35, № 4. – С. 402–420.
103. Имашева, А.Г. Закономерности генетической изменчивости в популяциях дрозофилы: автореф. дисс. ... докт. биол. наук / А.Г. Имашева. – М.: 1999б. – 49 с.
104. Инге-Вечтомов, С.Г. Матричный принцип в биологии (прошлое, настоящее, будущее) / С.Г. Инге-Вечтомов // Экологическая генетика. – 2003. – Т.1, № 0. – С. 6– 15.
105. Инге-Вечтомов, С. Г. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции / С.Г. Инге-Вечтомов // Чарльз Дарвин и современная биология. – СПб: Изд-во Нестор-История, 2010. – С. 49–60.
106. Исследование популяционной структуры трех видов пелагических ракообразных оз. Байкал // И.Ю. Зайдыков [и др.] // Мат-лы V Всероссийского международного конгресса молодых ученых. – Тверь, 2012. – С. 96–97.
107. Ищенко, В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР / В.Г. Ищенко. – М.: Наука, 1978. – 148 с.
108. Кайданов, Л.З. Генетика поведения дрозофилы / Л.З. Кайданов // В сб.: Дрозофила в экспериментальной генетике. – М.: Наука, 1978. – С. 224–243.
109. Калабухов, Н.И. Физиологическая неоднородность популяций животных как один из факторов динамики их численности / Н.И. Калабухов // Вопросы экологии. – Киев, 1962. – Т. 4. – С. 30–32.
110. Качественная неоднородность блохи *Citellophilus tesquorum* по способности к блокообразованию / В.М. Корзун [и др.] // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2004. – № 1, Т. 2. – С. 89–94.
111. Кендалл, М. Многомерный статистический анализ и временные ряды / М. Кендалл, А. Стьюарт. – М.: Наука, 1976. – 736 с.
112. Кобанова, Г.И. Список видов водорослей Байкала из летне-осенних проб планктона. / Г.И. Кобанова, Л.Р. Измestьева, Л.С. Кращук // Междунар. симп. «Глобальные изменения климата и эволюция экосистем Байкала и приле-

жащих территорий: прошлое, настоящее и будущее»: Тез. докл. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2007. – С. 40–45.

113. Кожов, М.М. Биология озера Байкал / М.М. Кожов. – М.: АН СССР, 1962. – 315 с.

114. Кожова, О.М. Питание *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) в оз. Байкал / О.М. Кожова // Докл. АН СССР. – 1953. – Т. 90, № 2. – С. 299–301.

115. Кожова, О.М. Экологический мониторинг озера Байкал / О.М. Кожова, А.М. Бейм. – Новосибирск: Наука, 1993. – 350 с.

116. Кожова, О.М. Инструкция по обработке проб планктона счётным методом / О.М. Кожова, Н.Г. Мельник. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 1978. – 51 с.

117. Кожова, О.М. Популяционные аспекты исследования зоопланктона оз. Байкал / О.М. Кожова, Б.К. Павлов // Прогнозирование экологических процессов. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986. – Гл. 3, разд. 8. – С. 132–138.

118. Кожова, О.М. Популяционный подход к оценке устойчивости гидробионтов / О.М. Кожова, Б.К. Павлов // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. – Гл. 2, разд. 4. – С. 63–69.

119. Козлов, М.В. Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными / М.В. Козлов // Журн. общ. биол. – 2003. – Т. 64, № 4. – С. 292–307.

120. Козлов, М.П. Пространственная организация блохи *Citellophylus tesquorum*, паразитирующих на горном суслике / М.П. Козлов, И.В. Чумакова // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. – Ставрополь, 1985. – С. 147–149.

121. Концепция вида и симпатрическое видообразование / В.В. Гриценко [и др.] – М.: МГУ, 1983. – 192 с.

122. Корзун, В.М. Плотностно-зависимая трансформация структуры популяций и сообществ насекомых (на примере дрозофилы и блох): дисс. ... докт. биол. наук – Иркутск, 2007. – 359 с.

123. Корзун, В.М. Использование фенетического анализа для изучения пространственной организации населения блох (Siphonaptera) – переносчиков чумы /

В.М. Корзун, А.Я. Никитин, Е.Г. Токмакова // Зоол. журн. – 1998а. – Т.77, № 2. – С. 209–215.

124. Корзун, В.М. Популяционная структура населения блохи *Amphalius runatus* (Siphonaptera) в Горном Алтае / В.М. Корзун, Е.Г. Токмакова // Байкальский зоологический журнал. – 2011. – Т. 6, № 1. – С. 83–91.

125. Корзун, В.М. Пространственно-временные изменения длины головы блохи *Amphalius runatus* (Siphonaptera) в юго-восточном Алтае / В.М. Корзун, Е.Г. Токмакова // Байкальский зоологический журнал. – 2012. – № 2, Т. 10. – С. 103–110.

126. Корытин, Н.С. Структурно-функциональный анализ популяций промысловых млекопитающих при антропогенном воздействии: автореф. дисс. ... докт. биол. наук / Н.С. Корытин. – Екатеринбург, 2013. – 40 с.

127. Косинская, С.И. Изменение генетической структуры экспериментальных популяций дрозофилы по электрофоретическим локусам под влиянием экологических условий / С.И. Косинская, М.Е. Михайлова, В.К. Савченко // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 10. – С.58–66.

128. Кохманюк, Ф.С. Изменчивость фенетической структуры колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) в пределах ареала / Ф.С. Кохманюк // В сб.: Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 233–243.

129. Кочерина, Н.В. Введение в эколого-генетическую организацию полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов / Н.В. Кочерина, В.А. Драгавцев. – СПб: АФИ, 2008. – 87 с.

130. Красилов, В.А. Нерешённые проблемы теории эволюции / В.А. Красилов. – Владивосток: ДВНЧ СССР, 1986. – 138 с.

131. Креславский, А.Г. Экологические основы поддержания изменчивости по числу стерноплевральных щетинок в популяциях *Drosophila melanogaster* / А.Г. Креславский, Н.В. Дервиз // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66. – С. 54–56.

132. Лазебный, О.Е. Личиночная плотность и изменчивость размера в лабораторных культурах *Drosophila melanogaster* / О.Е. Лазебный, Е.Б. Захарчук, А.Г. Имашева // Генетика. – 1996. – Т. 32, №7. – С. 1010–1012.

133. Лакин, Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. школа, 1990. – 352 с.
134. Левонтин, Р.С. Генетические основы эволюции / Р.С. Левонтин. – М.: Мир, 1978. – 351 с.
135. Лившиц, Г.М. Адаптивное поведение как фактор поддержания генетической стабильности изолированной популяции моллюска *Chondrus bidens* (Kryn.) / Г.М. Лившиц // Генетика. – 1978. – Т. 14, №3. – С. 449–455.
136. Лидикер, В. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда / В. Лидикер // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 1. – С. 5–13.
137. Лукьянов, О.А. Демография и морфофизиология мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки / О.А. Лукьянов, Л.Е. Лукьянова // Экология. – 1997. – № 2. – С. 131–138.
138. Лусис, Я.Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. / Я.Я. Лусис // Latvijas Entomologs. – Riga: LZAI, 1961. – Т. 1. – С. 3–29.
139. Лучникова, Е.М. Регуляция численности и структура популяции дрозофилы. / Е.М. Лучникова // В сб.: Дрозофила в экспериментальной генетике. – М.: Наука, 1978. – С. 171–196.
140. Магомедмирзаев, М.М. Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений / М.М. Магомедмирзаев // Генетика. – 1974. – Т. 10, № 10. – С. 144–151.
141. Мазепова, Г.Ф. Фауна, ее особенности, происхождение и эволюция / Г.Ф. Мазепова // Проблемы Байкала. – Новосибирск, 1978. – С. 181–193.
142. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М.: 1974. – 460 с.
143. Мамаев, С.А. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров / С.А. Мамаев, А.К. Махнев // В сб.: Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 140–150.
144. Мануйлова, Е.Ф. Цикломорфоз *Cladocera* как видовой признак / Е.Ф. Мануйлова // Бюлл. МОИП. – 1963. – Т. 68, Вып. 1. – С. 52–62.

145. Мануйлова, Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР / Е.Ф. Мануйлова // Определитель по фауне СССР. – М.–Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1964. – 327 с.
146. Маркевич, Г.И. Минеральные коронки мандибулярных зубцов пресноводных Calanoida (Crustacea, Copepoda) / Г.И. Маркевич, В.А. Цельмович // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, Вып. 3. – С.461–464.
147. Медведев, С.И. Вид и популяция / С.И. Медведев // В сб.: Вопросы генетики и зоологии. – Харьков, Изд-во ХГУ, 1964. – С. 27–35.
148. Мельник, Н.Г. Многолетняя динамика ортонауплиусов эпишуры в озере Байкал / Н.Г. Мельник // III Всесоюз. совещ.: «Ритмика природных явлений»: Тез докл. – Л., 1976. – С. 155–156.
149. Мельник, Н.Г. Закономерности изменения численности эпишуры в озере Байкал, выявленные методом главных компонент / Н.Г. Мельник // Проблемы прогностических исследований природных явлений. – Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1979. – С. 118–123.
150. Мельник, Н.Г. Итоги исследования зоопланктона Байкала / Н.Г. Мельник // В кн.: Атлас и определитель пелагобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии) под ред. О.А. Тимошкина. – Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 1995. – С. 73–104.
151. Меттлер, Л. Генетика популяций и эволюция / Л. Меттлер, Т. Грегг. – М.: Мир, 1972. – 323 с.
152. Мониторинг аномалий цвета глаз медоносных пчел / В.Н. Саттаров [и др.] // Морфология. – 2016а. – Т. 149, № 3. – С. 181–182.
153. Мониторинг морфометрических признаков *Apis mellifera* южной лесостепной субпопуляции среднерусского подвида на территории Республики Башкортостан / Е.М. Иванцов [и др.] // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 11 (9). – С. 1944–1948.
154. Морфологическая изменчивость самок таежного клеща с географически удаленных территорий Иркутской области // А.Я. Никитин [и др.] / Изв. ИГУ. Сер. «Биология. Экология. – 2009. – Т. 2, № 1. – С. 113–117

155. Морфологические особенности сочетаемости ширины волосяной каймы и морфотипов медоносных пчел / В.Н. Саттаров [и др.], // Морфология. – 2016б – Т. 149, № 3. – С. 181–181а.

156. Морфометрический анализ пчел *Apis mellifera* лесостепной зоны Самарской области / Н.Е. Земскова [и др.] // Пчеловодство. – 2016б. – № 7. – С. 15–17.

157. Морфотипная структура популяции медоносных пчел (*Apis mellifera*) на территории Республики Башкортостан / В.Н. Саттаров [и др.] // Фундаментальные исследования. – 2014б. – № 5 (Ч. 3). – С. 515–518.

158. Мошкин, М.П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов): автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Свердловск, 1989. – 32 с.

159. Мошкин, М.П. Разнокачественность особей как механизм поддержания стабильности популяционных структур / М.П. Мошкин, С.А. Шилова // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 3. – С. 307–320.

160. Наследование окраски меха у водяной полевки *Arvicola terrestris* / Н.И. Наследова [и др.] // Генетика. – 1980. – Т. 16, № 2. – С. 347–349.

161. Наумова, Е.Ю. Жизненные циклы и морфология представителей рода *Epischura* Forbes, 1882 (Copepoda: Calanoida): автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Е.Ю. Наумова – Иркутск, 2006. – 23 с.

162. Некрасова, Л.С. Морфологическая изменчивость имаго кровососущих комаров на техногенных территориях Южного Урала / Л.С. Некрасова // Экология. – 1997. – № 2. – С. 121–125.

163. Немченко, Л.С. Динамика фенотипического состава и изменения численности белки в кедровых лесах Восточного Саяна / Л.С. Немченко // Численность животных и эколого-генетические механизмы ее регуляции. – Иркутск, 1981. – С. 30–33.

164. Никитин, А.Я. Целесообразно ли использовать в борьбе с тараканами инсектициды с двойным механизмом биологического действия? / А.Я. Никитин // Сибирь – Восток. – 2000. – № 1. – С.14–15.

165. Никитин, А.Я. Динамика численности популяций членистоногих и совершенствование приёмов борьбы с видами-переносчиками болезней человека: дисс. ... докт. биол. наук / А.Я. Никитин. – Иркутск, 2006. – 379 с.

166. Никитин, А.Я. Фенотипический полиморфизм в проявлении билатеральных признаков у таёжного клеща в контрастных условиях обитания // А.Я. Никитин, А.С. Новицкая / Байкальский экологический журнал. – 2014. – Т. 14, № 1. – С. 26–30.

167. Никитин, А.Я. Анализ и прогноз временных рядов в экологических наблюдениях и экспериментах / А.Я. Никитин, И.А. Сосунова. – Иркутск: Изд-во ИГПУ, 2003. – 81 с.

168. Новицкая, А.С. Фенотипическая изменчивость билатеральных счётных признаков в популяциях членистоногих: дисс. ... канд. биол. наук / А.С. Новицкая. – Иркутск, 2016. – 145 с.

169. Новожёнов, Ю.Н. Географическая изменчивость и популяционная структура вида / Ю.Н. Новожёнов. // В сб.: Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 78–90.

170. Овчинникова, Н.А. Динамика генетической структуры популяции колорадского жука на территории Липецкой области / Н.А. Овчинникова, Е.П. Климец, Г.В. Маркелов // Генетика. – 1984. – Т. 20, № 1. – С. 140–143.

171. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

172. Орбович, В. Генетические различия между экотипами *Arabidopsis thaliana* по пластическому ответу на плотность / В. Орбович, А. Тарасьев // Генетика. – 1999. – Т. 35, № 5. – С. 631–640.

173. Особенности в проявлении признаков хетотаксии у самок таёжного клеща с географически удаленных территорий Иркутской области / Ю.А. Козлова [и др.] // Бюлл. ВСНЦ СО РАМН. – 2008. – Т. 69, № 2. – С. 90–92.

174. Павлов, Б.К. Оценка состояния популяций *Epischura baicalensis* Sard в озере Байкал при осуществлении экологического мониторинга / Б.К. Павлов, Е.В. Пислегина // “Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидро-

сферы горных стран”: Мат-лы 1-го Междунар. симп. – Новосибирск, 2004. – С. 120–123.

175. Павлова, Г.Д. Закономерности горизонтального распределения зоопланктона Байкала: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Г.Д. Павлова. – Иркутск, 1995. – 23 с.

176. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 399 с.

177. Пислегина, Е.В. Мониторинг зоопланктона пелагиали Южного Байкала: дисс. ... канд. биол. наук / Е.В. Пислегина. – Иркутск, 2005. – 165 с.

178. Питулько, С.И. Изменчивость клональных культур дафний по комплексу количественных признаков в контрастных кормовых условиях / С.И. Питулько, Е.Л. Ермаков, В.М. Корзун // Изв. ИГУ, Сер. «Биология. Экология». – 2009. – Т. 2, № 2. – С. 83–86.

179. Питулько, С.И. Цикломорфоз у ветвистоусых ракообразных / С.И. Питулько, В.М. Корзун // Байкальский зоологический журнал. – 2010. – Т.5, № 2. – С.10–19.

180. Погодаева, М.В. Изменение половой структуры популяции и регуляция численности (на примере дрозофилы): дисс. ... канд. биол. наук / М.В. Погодаева. – Иркутск, 1999. – 142 с.

181. Полиморфизм мтДНК эпишуры озера Байкал – ключевого эндемичного вида планктонного сообщества / И.Ю. Зайдыков [и др.] // Генетика. – 2015. – Т. 51, № 9. – С. 1087–1090.

182. Полиморфизм фенотипической структуры популяций таёжного клеща и его эпидемиологическое значение // И.М. Морозов [и др.] / [Медицинская паразитология и паразитарные болезни](#). – 2015. – № 3. – С. 42–45.

183. Поллард, Дж. Справочник по вычислительным методам статистики / Дж. Поллард. – М.: Финансы и статистика, 1982. – 344 с.

184. Помазкова, Г.И. Зоопланктон / Г.И. Помазкова, Г.Д. Коноплева, О.М. Кожова // Состояние сообществ Южного Байкала. – Иркутск, 1982. – С. 28–39.

185. Популяционная организация населения специфичных видов блох монгольской пищухи в Горном Алтае / В.М. Корзун [и др.] // Изв. ИГУ. Сер. «Биология. Экология». – 2009а. – Т. 2, № 1. – С. 108–112.

186. Предварительные результаты анализа морфологического и генетического полиморфизма *Epischura baicalensis* (Copepoda, Calanoida) / И.Ю. Зайдыков [и др.] // Междунар. раб. совещ. и науч. конф.: «Исследование биоразнообразия и критического видообразования у организмов водных экосистем России и Украины с применением баркодинга»: Тез. докл.– С-Петербург, 2011. – С. 25–28.

187. Проявление изменчивости билатеральных признаков таёжного клеща в контрастных условиях обитания / А.Я. Никитин [и др.] // Бюлл. ВСНЦ СО РАМН. – 2015. – Т. 101, № 1. – С. 67–71.

188. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйш. школа, 1973. – 320 с.

189. Рокицкий, П.Ф. Введение в биологическую статистику / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйшая школа, 1978. – 448 с.

190. Роль особей таёжного клеща с аномалиями экзоскелета в поддержании циркуляции боррелий / А.Я. Никитин [и др.] // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2016. – № 3. – С. 55–56.

191. Рувинский, А.О. Сцепленное наследование эстеразных генов и особенности их распространения в природных популяциях дафний / А.О. Рувинский, Ю.И. Лобков // Генетика. – 1981. – Т. 26, № 8. – С. 1444–1453.

192. Русановская, О.О. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *Epischura baicalensis* Sars по количественным признакам: дисс. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 2013. – 173 с.

193. Рябова, Г.Д. К вопросу о факторах стационарного распределения аллельных частот лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в популяции нерки озера Азабачьего (Камчатка) / Г.Д. Рябова, А.А. Гончарова, А.Ю. Титова // Междунар. совещ. по биологии тихоокеан. лососей: Тез. докл. – Южно-Сахалинск, 1978. – С. 88–90.

194. Связь уровня флуктуирующей асимметрии блохи *Amphalius runatus* и проявлений эпизоотий чумы в Горно-Алтайском природном очаге / В.М. Корзун [и др.] // Журн. инфекц. патологии. – 2009б. – Т. 16, № 3. – С. 27–33.
195. Северцов, А.С. Направленность эволюции / А.С. Северцов. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 272 с.
196. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и её связь с плодовитостью / Г.В. Гречаный [и др.] // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 4. – С. 464–470.
197. Семенова, Л.А. Остаточная изменчивость гибридных томатов и ее анализ: дисс. ... канд. биол. наук / Л.А. Семенова. – Иркутск, 2002. – 147 с.
198. Сергиевский, С.О. Полифункциональность и пластичность генетического полимаорфизма (на примере популяционного меланизма двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L.) / С.О. Сергиевский // Журн. общ. биол. – 1985. – Т. 46, № 4. – С. 491–502.
199. Сергиевский, С.О. Клинальная изменчивость генетической структуры популяций полиморфного наземного моллюска *Chondrus bidens* Кгун. / С.О. Сергиевский // Генетика. – 1987а. – Т. 23, № 8. – С. 1441–1447.
200. Сергиевский, С.О. Полиморфизм как уникальная адаптивная стратегия популяций / С.О. Сергиевский // Вопросы теории адаптации: Тр. ЗИН АН СССР. – 1987б. – Т. 160. – С. 41.
201. Сергиевский, С.О. Экологическая генетика популяций *Adalia bipunctata* (L.): концепция «жесткого» и «гибкого» полиморфизма / С.О. Сергиевский, И.А. Захаров // Исследования по генетике. – 1981. – Вып. 9 – С. 112–129.
202. Симпсон, Д.Г. Темпы и формы эволюции / Д.Г. Симпсон. – М.: Изд-во иностр. лит., 1948. – 358 с.
203. Смышляев, М.И. Динамика полиморфизма по окрасу и движение численности в популяциях белки обыкновенной в Прибайкалье / М.И. Смышляев // Экология. – 1972. – № 5. – С. 18–22.
204. Смышляев, М.И. Динамика генетической структуры популяций белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* в Восточной Сибири / М.И. Смышляев, Г.М. Ага-

фонов // Фенетика популяций: Мат-лы III Всесоюз. совещ. – М., 1985. – С. 238–239.

205. Содержание дафнии в лабораторных условиях и её использование для оценки действия сточных вод целлюлозно-бумажной промышленности / Г.В. Гречаный [и др.] // Исследование биологического действия антропогенных факторов. – Иркутск, 1979. – С. 38–51.

206. Солбриг, О. Популяционная экология / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982. – 488 с.

207. Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутаза в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.) 1. / Ю.П. Алтухов [и др.] // Генетика. – 1975а. – Т. 11, № 4. – С. 44–53.

208. Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутаза в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.) 2. / Ю.П. Алтухов [и др.] // Генетика, 1975б. – Т. 11, № 4. – С. 54–62.

209. Стегний, В.Н. Эволюционные потенции хромосомно мономорфных и полиморфных видов / В.Н. Стегний // В сб.: Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 112–118.

210. Стегний, В.Н. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messae*. IV. Стационарность частного распределения инверсий по ареалу вида / В.Н. Стегний // Генетика. – 1983. – Т. 19, № 9. – С. 466–473.

211. Стегний, В.Н. Эволюционное значение архитектуры хромосом как формы эпигенетического контроля онто- и филогенеза эукариот / В.Н. Стегний // Генетика. – 2006. – Т. 42, № 9. – С. 1215–1224.

212. Стом, Д.И. Комбинированное действие нефтепродуктов и «гумата» на дафний / Д.И. Стом, А.В. Дагуров // Сиб. экол. журн. – 2004. – № 1. – С. 35.

213. Стратегия сохранения самарской популяции медоносной пчелы / Н.Е. Земскова [и др.] // Пчеловодство. – 2015г. – № 5. – С. 22.

214. Сукачѳв, В.Н. Введение в учение о растительных сообществах / В.Н. Сукачѳв. – СПб., 1915. Избр. тр. – Т. 3 – Л.: Наука, 1975. – 371 с.
215. Тараканов, В.В. Эколого-генетическая изменчивость количественных признаков *Drosophila melanogaster*: дисс. ... канд. биол. наук / В.В. Тараканов. – Л., 1982. – 135 с.
216. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Краткий очерк теории эволюции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1969. – 407 с.
217. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения по популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Готов. – М.: Наука, 1973. – 278 с.
218. Тимофеев-Ресовский, Н.В., Яблоков А.В. Фены, фенетика и популяционная биология / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков. // Природа. – 1973. – № 5. – С. 40–51.
219. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Об адаптивном полиморфизме *Adalia bipunctata* L. / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ю.М. Свирежев // Проблемы кибернетики. – 1965. – № 16. – С. 137–146.
220. Токмакова, Е.Г. Динамика фенетической структуры населения блохи *Amphalus runatus* (J. et R., 1923) в Горно-Алтайском природном очаге чумы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Е.Г. Токмакова. – Иркутск, 1998. – 21 с.
221. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
222. Урбах, В.Ю. Биометрические методы / В.Ю. Урбах. – М.: Наука, 1964. – 416 с.
223. Уровень флуктуирующей асимметрии у заблокированных и неблокированных блох *Xenopsylla cheopsis* (Roth, 1903) / Корзун [и др.] // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 2000. – Вып. 2. – С. 122–127.
224. Фасулати, С.Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* в европейской части СССР / С.Р. Фасулати // Экология. – 1985. – № 6. – С. 50–56.

225. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и её сезонное изменение / Г.В. Гречаный [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1341–1348.

226. Фенотипическая пластичность размеров и формы крыла у *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans* / Л.А. Животовский [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 4. – С. 66–71.

227. Филиппченко, Ю.А. Изменчивость количественных признаков у мягких пшениц / Ю.А. Филиппченко // Изв. бюро ген. и евг. – 1926. – № 4. – С. 5–58.

228. Флуктуирующая асимметрия хетотаксии блох *Amphalius runatus* (J. et R., 1923) на эпизоотологически и не эпизоотологических участках Горно-Алтайского природного очага чумы / Корзун [и др.] // Журн. инфекц. патологии. – 1998б. – Т. 5, № 4. – С. 35–37.

229. Фолконер, Д.Г. Введение в генетику количественных признаков / Д.Г. Фолконер. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.

230. Хлебович, В.В. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции / В.В. Хлебович // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, № 1. – С. 16–25.

231. Холин, С.К. Стабильность генетического полиморфизма по окраске надкрылий *Harmonia axyridis* Pall. (Coccinellidae, Coleoptera) в Приморском крае / С.К. Холин // Генетика. – 1990. – Т. 25, №12. – С. 2207–2214.

232. Частота аномалий экзоскелета у самок таёжного клеща в популяциях из пригородов Иркутска и Братска // А.Я. Никитин [и др.] / Изв. ИГУ. Сер. «Биология. Экология» – 2011. – Т. 4, № 1. – С. 95–98.

233. Чернышёв, В.Б. Экология насекомых / В.Б. Чернышёв. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.

234. Чернявский, Ф.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике / Ф.В. Чернявский, А.Б. Ткаченко. – М.: Наука, 1982. – 162 с.

235. Четвериков, С.С. Проблемы общей биологии и генетики (воспоминания, статьи, лекции) / С.С. Четвериков. – Новосибирск: Наука, 1983. – 373 с.

236. Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
237. Шебанова, М.А. Распределение и возрастной состав *Neocalanus plumchrus* и *Neocalanus flemingeri* в весенне-летний период в Охотском море / М.А. Шебанова // Изв. ТИНРО – 2003. – Т. 135. – С. 178–189.
238. Шеппард, Ф.М. Естественный отбор и наследственность / Ф.М. Шеппард. – М.: Просвещение, 1970. – 216 с.
239. Шилов, И.А. Экология / И.А. Шилов. – М.: Высш. шк., 2003. – 512 с.
240. Шмальгаузен, И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса / И.И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1983. – 360 с.
241. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций / Г.В. Гречаный [и др.] – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2004а. – 302 с.
242. Эколого-генетическая структура популяций дрозофилы (*Drosophila melanogaster*): влияние плотности личинок / В.В. Тараканов [и др.] // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 4. – С. 493–500.
243. Яблоков, А.В. Фенетика / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1980. – 136 с.
244. Яблоков, А.В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций / А.В. Яблоков // В сб. Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 3–14.
245. Яблоков, А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высш. шк., 1987. – 304 с.
246. Яблоков, А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М.: Высш. шк. 1981. – 343 с.
247. Яблоков, А.В. Введение в фенетику популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М.: Высш. шк. 1985. – 159 с.
248. Яковлев, В.В. Общая энтомология / В.В. Яковлев. – М.: Высш. шк., 1974. – 259 с.
249. Ямпольский, Л.Ю. Нормы реакции количественных признаков и взаимодействия генотип-среда у дафний / Л.Ю. Ямпольский // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 8. – С. 85–92.

250. Ямпольский, Л.Ю. Компоненты изменчивости количественных признаков, связанных с приспособленностью у *D.magna* / Л.Ю. Ямпольский, Б.А. Калабушкин // Генетика. 1992а. – Т.28, № 4. – С. 108–116.
251. Ямпольский, Л.Ю. Генетическая изменчивость прерывистой популяции *Daphnia magna* / Л.Ю. Ямпольский, Б.А. Калабушкин // Генетика. – 1992б. – Т.28, № 6. – С. 41–50.
252. Яхонтов, В.В. Экология насекомых / В.В. Яхонтов. – М.: Высш. шк. – 1969. – 488 с.
253. A morphological and life history comparison between desert populations of a sit-and-pursue antlion, in reference to a co-occurring pit-building antlion / I. Scharf [et al.] // Naturwissenschaften. – 2009. – V. 96. – P. 1147–1156.
254. Abundance *Metridia lucens* in the western Irish Sea / W.L. Rowlands [et al.] // J. Mar. Biol. Assoc. UK. – 2004. – V. 84, № 3. – P. 617–618.
255. Adaptation to the laboratory environment in *Drosophila subobscura* / M. Matos [et al.] // J. Evol. Biol. – 2000. – V. 13. – P. 9–19.
256. Ahmad, O.A. Dietary supplementation of *Dunaliella salina* on growth performance and body composition of Indian white shrimp, *Fenneropenaeus indicus* (H. Milne Edwards) / O.A. Ahmad, A.J. Salama, S. Chithambaran // Journal of Marine Biology and Aquaculture. – 2015. – V. 1, № 1. – P. 1–5.
257. Amlou, M. Larval tolerance in the *Drosophila melanogaster* species complex toward the two toxic acids of the *D. sechellia* host plant / M. Amlou, B. Moreteau, J.R. David // Hereditas. – 1998. – V. 129. – P. 7–14.
258. Anticipatory maternal effects in two different clones of *Daphnia magna* in response to food shortage / G. Gorbi [et al.] // J. Limnol. – 2011. – V. 70, № 2. – P. 1–9.
259. Altitudinal patterns for longevity, fecundity and senescence in *Drosophila buzzatii* / F.M. Norry [et al.] // Genetica. – 2006. – V. 128. – P. 81–93.
260. Auclair, J.C. Zooplankton community structure in southwestern Québec lakes: the roles of acidity and predation / J.C. Auclair, J.J. Frenette, S.I. Dodson // J. Plankton Res. – 1993. – V. 15, № 10. – P. 1103–1128.

261. B-chromosomes and male-biased sex ratio with paternal inheritance in the fairy shrimp *Branchipus schaefferi* (Crustacea, Anostraca) / L. Beladjal [et al.] // *Heredity*. – 2002. – V. 88. – P. 356–360.
262. Baranovská, E. Small-scale spatiotemporal variability in body size of two common carabid beetles / E. Baranovská, M. Knapp // *Central European Journal of Biology*. – 2014. – V. 9, № 5. – P. 476-494.
264. Becker, C. Resource quality effects on life histories of *Daphnia* / C. Becker, M. Boersma // *Limnology and Oceanography*. – 2003. – V. 48, № 2. – P. 700–706.
265. Belmonte, G. Copepod fauna (Calanoida and Cyclopoida) in small ponds of the Pollino National Park (South Italy), with notes on seasonality and biometry of species / G. Belmonte, G. Alfonso, S. Moscatello // *J. Limnol.* – 2006. – V. 65, № 2. – P. 107–113.
266. Belmonte, G. Hatching rate and diapause duration in eggs of *Paracartia latisetosa* (Copepoda: Calanoida) / G. Belmonte, A.C. Pati // *J. Plankton Res.* – 2007. – V. 29, № 1. – P.139–147.
267. Bentvelzen, P. Some interrelation between density and genetic structure of *Drosophila* population / P. Bentvelzen // *Genetica*. – 1963. – V. 34, № 3. – P. 229–241.
268. Bitner-Mathe, B.C. Plasticity of *Drosophila melanogaster* wing morphology: effects of sex, temperature and density / B.C. Bitner-Mathe, L.B. Klaczko // *Genetica*. – 1999. – V. 105. – P. 203–210.
269. Bitner-Mathé, B.C. Genetic variability and phenotypic plasticity of metric thoracic traits in an invasive drosophilid in America / B.C. Bitner-Mathé, J.R. David // *Genetica*. – 2015. – V. 143, № 4. – P 441–451.
270. Black, R.W. What is Cyclomorphosis / R.W. Black, L.B. Slobodkin // *Freshwater Biology*. – 1987. – V.18, № 2. – P 373–378.
271. Black, A.R. Demographic costs of *Chaoborus* induced phenotypical plasticity in *Daphnia pulex* / A.R. Black, S.I. Dodson // *Oecologia*. – 1990. – V. 83, № 1. – P. 117–122.

272. Boriss, H. Vertical migration in *Daphnia*: the role of phenotypic plasticity in the migration pattern for competing clones or species / H. Boriss, W. Gabriel // *Oikos*. – 1998. – V. 83, № 1. – P. 129–130.

273. Bouletreau-Merle, J. How to overwinter and be a founder: egg-retention phenotypes and mating status in *Drosophila melanogaster* / J. Bouletreau-Merle, P. Fouillet // *Evol. Ecol.* – 2002. – V. 16. – P. 309–332.

274. Bouletreau-Merle, J. Seasonal variations and balanced polymorphisms in the reproductive potential of temperate *D. melanogaster* populations / J. Bouletreau-Merle, P. Fouillet, O. Terrier // *Entomol. Exp. Appl.* – 1987. – V. 43. – P. 39–48.

275. Bouletreau-Merle, J. Clinal and seasonal variations in initial retention capacity of virgin *Drosophila melanogaster* females as a strategy for fitness / J. Bouletreau-Merle, P. Fouillet, O. Terrier // *Evol. Ecol.* – 1992. – V. 6. – P. 223–242.

276. Branstrator, D.H. Predict diet composition from body length the zooplankton predator *Leptodora kindti* / Branstrator D.H. // *Limnol. Oceanogr.* – 1998. – V. 43, № 3. – P. 530–535.

277. Brazner, J.C. Premating isolation in determined by larval rearing substrates cactophilic *Drosophila mojavensis*. II. Effects of larval substrates on time to copulation, mate choice and mating propensity / J.C. Brazner, W.J. Etges // *Evol. Ecol.* – 1993. – V. 7. – P. 605–624.

278. Breakdown in correlations during laboratory evolution. I. Comparative analyses of *Drosophila* populations / J.P. Phelan [et al.] // *Evolution*. – 2003. – V. 57. – P. 527–535.

279. Breakdown in correlations during laboratory evolution. II. Comparative analyses of *Drosophila* populations / M.A. Archer [et al.] // *Evolution*. – 2003. – V. 57. – P. 536–543.

280. Broughton, E. A. A direct comparison of MOCNESS and Video Plankton Recorder zooplankton abundance estimates: Possible application for augenmenting net sampling with video system / E.A. Broughton, R.G. Lough // *Deep-Sea Res.* – 2006. – Pt 2, V. 53, № 23–24. – P. 2789–2807.

281. Bublik, O.A. High stressful temperature and genetic variation of five quantitative traits in *Drosophila melanogaster* / O.A. Bublik, V. Loeschcke // *Genetica*. – 2001. – V. 110. – P. 79–85.

282. Bublik, O.A. Effect of stressful and nonstressful growth temperatures on variation of sternopleural bristle number in *Drosophila melanogaster* / O.A. Bublik, V. Loeschcke, A.G. Imasheva // *Evolution*. – 2000. – V. 54. – P. 1444–1449.

283. Budnik, M. Quantitative analyses of genetic differentiation among European and Chilean strains of *Drosophila pseudoobscura* / M. Budnik, L. Cifuentes, D. Brncic // *Heredity*. – 1991. – V. 67, № 1. – P. 29–33.

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

285. Burns, C.W. Crowding-induced changes in growth, reproduction on morphology of *Daphnia* / C.W. Burns // *Freshwater Biology*. – 2000. – V.43, № 1. – P. 19–29.

286. Buzzati-Traverso, A.A. Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in *Drosophila melanogaster* / A.A. Buzzati-Traverso // *Heredity*. – 1955. – V. 9. – P. 153–186.

287. Carter, P.A. Maintenance of the Adh polymorphism in tiger salamanders I. Genotypic differences in time to metamorphosis in extreme oxygen environments / P.A. Carter // *Heredity*. – 1997. – V. 78. – P. 101–109.

288. Carter, P.A. Genetic variation in a continuously breeding population of *Danaeus plexippus* L.: An examination of heterozygosity at four loci in relation to activity times / P.A. Carter, M.P. Zalucki, J.M. Hughes // *Heredity*. – 1989. – V. 63. – P. 191–194.

289. Cartes, J.E. Aspects of population structure and feeding ecology of the deep-water mysid *Boreomysis arctica*, a dominant species in western Mediterranean slope assemblages / J.E. Cartes, J.C. Sorbe // *J. Plankton Res.* – 1998. – V. 20, № 12. – P. 2273–2290.

290. Chen, C.P. Increase in cold-shock tolerance by selection of cold resistant lines in *Drosophila melanogaster* / C.P. Chen, V.K. Walker // *Ecol. Entomol.* – 1993. – V. 18. – P. 184–190.
291. Chen, C.P. Cold-shock and chilling tolerance in *Drosophila* / C.P. Chen, V.K. Walker // *J. Insect Physiol.* – 1994. – V. 40. – P. 661–669.
292. Cheverud, J.M. Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection / J.M. Cheverud // *J. Theor. Biol.* – 1984. – V. 110. – P. 155–171.
293. Chippindale, A.K. Experimental evolution of accelerated development in *Drosophila*. 1. Larval development speed and survival / A.K. Chippindale, J.A. Alipaz, H.-W. Chen, M.R. Rose // *Evolution* – 1997. – V. 51. – P. 1536–1551.
294. Chippindale, A.K. Complex tradeoffs and the evolution of starvation resistance in *Drosophila* / A.K. Chippindale, T.J.F. Chu, M.R. Rose // *Evolution*. – 1996. – V. 50. – P. 753–766.
295. Chippindale, A.K. The devil in the details of life-history evolution: instability and reversal of genetic correlations during selection on *Drosophila* development / A.K. Chippindale, A.L. Ngo, M.R. Rose // *J. Genet.* – 2003. – V. 82. – P. 133–145.
296. Chitty, D. Population processes in vole and their relevance to general theory / D. Chitty // *Can. J. Zool.* – 1960. – V. 38, № 1. – P. 99–113.
297. Clark, A.G. Genetic correlations: the quantitative genetics of evolutionary constraints // *Genetic constraints on adaptive evolution* / A.G. Clark / Ed. V. Loeschcke. – Berlin: Springer, 1987. – P. 25–45.
298. Clonal structure and depth selection during a *Caullerya mesnili* epidemic in a hybridizing population of the *Daphnia longispina* complex // N. Tardent [et al.] / *Hydrobiologia*. – 2017. – V. 798, № 1. – P. 33–44.
299. Cold adaptations in *Drosophila*. Qualitative changes of triacylglycerols with relation to overwintering. / T. Ohtsu [et al.] // *J. Biol. Chem.* – 1993. – V. 268. – P. 1830–1834.
300. Cold shock and heat shock // *Insects at Low Temperature* / D.L. Denlinger [et al.] / Eds. R.E. Lee and D.L. Denlinger, Jr. – New York. Chapman and Hall, 1991. – pp. 131–148.

301. Colombo, P.C. Chromosomal polymorphism, morphometric traits and mating success in *Leptysmia argentina* Bruner (Orthoptera) / P.C. Colombo, S. Pensei, R.M. Isabel // *Genetica*. – 2004. – V. 121. – P. 25–31.

302. Combined effects of four *Microcystis aeruginosa* strains and *Scenedesmus obliquus* concentrations on population dynamics and resting egg formation of two *Daphnia* species / F. Li [et al.] // *Limnology*. 2014. – V. 15, № 3. – P. 271–279.

303. Complex genetic interactions govern the temporal effects of *Antennapedia* on antennato-leg transformations in *Drosophila melanogaster* / I. Dworkin [et al.] // *J. Genet.* – 2007. – V. 86. – P. 111–123.

304. Consequences of fragmentation for the ability to adapt to novel environments in experimental *Drosophila* metapopulations / J. Bakker [et al.] // *Conservative Genetics*. – 2010. – V. 11. – P. 435–448.

305. Corbin, D.J. The genetics of adaptation in *Drosophila sechellia* / D.J. Corbin // *Genetica*. – 2005. – V. 123. – P. 137–145.

306. Cordeiro, A.R. Combining ability of certain chromosomes in *Drosophila willistoni* and invalidation of the “wild-type” concept / A.R. Cordeiro, Th. Dobzhansky // *Amer. Natur.* – 1954. – V. 88, № 839. – P. 75–86.

307. Cristensen, B. Differentiation responses to humidity and soil type among clones of parthenogenetic *Trichoniscus pusillus* (Isopoda, Crustacea) / B. Cristensen, H. Noes, B.F. Theisen // *Hereditas*. – 1988. – V. 108, № 2. – P. 213–217.

308. Crumrin, P.W. Body size, temperature, and seasonal differences in size structure influence the occurrence of cannibalism in larvae of the migratory dragonfly, *Anax junius* / P.W. Crumrin // *Aquatic Ecology*. – 2010. – V. 44. – P. 761–770.

309. Czajka, M.C. A rapid cold-hardening response protecting against cold shock injury in *Drosophila melanogaster* / M.C. Czajka, R.E. Lee, Jr. // *J. Exp. Biol.* – 1990. – V. 148. – P. 245–254.

310. Czczuga, B. Effect of various types of phytoplankton on fertility, egg size and duration of postembryonic growth of a few plankton representatives of Cladocera (Crustacea) / B. Czczuga, M. Kozłowska, B. Kiziewicz // *Polish Journal of Environmental Studies*. – 2003. – V. 12, № 5. – P. 545–555.

311. Das, A. Abdominal pigmentation in *Drosophila melanogaster* females from natural Indian populations / A. Das // J. Zool. Syst. Evol. – 1995. – V. 33. – P. 84–87.
312. Das, A. Abdominal pigmentation and growth temperature in Indian *Drosophila melanogaster*: evidence for genotype-environment interaction / A. Das, S. Mohanty, B.B. Parida // J. Biosci. – 1994. – V. 19. – P. 267–275.
313. De Jong, G. Latitudinal clines in *Drosophila melanogaster*: body size, allozyme frequencies, inversion frequencies, and the insulin-signalling pathway / G. De Jong, Z. Bochdanovits // J. Genet. – 2003. – V. 82. – P. 207–223.
314. De Oliveira, D.L. Studies on the genetics and ecology *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae). IV. Effective size and variability of the red raylets in natural populations / D.L. De Oliveira, A.M. De Araujo // Rev. Bras. genet. – 1992. – V. 15, № 4. – P. 789–799.
315. Developmental constraints and evolution / J. Maynard Smith [et al.] // Quart. Rev. Biol. – 1987. – V. 60. – P. 265–287.
316. Distribution of mesozooplankton resting eggs in seabottom sediments of Thermaikos gulf (NW Aegean Sea, Greece) and possible effects of sediment resuspension / I. Siokou-Frangoua [et al.] // Continent. Shelf Res. – 2005. – V. 25. – P. 2597–2608.
317. Divergent abdominal bristle patterns in two distantly related drosophilids: antero-posterior variations and sexual dimorphism in a modular trait / L.O. Araripe [et al.] // Genetica. – 2008. – V. 134. – P. 211–222.
318. Dobzhansky, Th. Genetics of natural populations. XVI. Additional and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* / Th. Dobzhansky // Genetics. – 1948. – V. 33, № 2. – P. 158–176.
319. Dobzhansky, Th. Genetics of evolutionary process / Th. Dobzhansky. – N.Y.; L.: Columb. Univ. press, 1971. – 520 p.
320. Dodson, S.I. Morphological variation of *Daphnia pulex* Leydig (Crustacea, Cladocera) and related species from North America / S.I. Dodson // Hydrobiologia. – 1981. – V. 83. – P. 101–114.

321. Dodson, S.I. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae* Birgre and *D. retrocurva* / S.I. Dodson // *Freshwater Biology*. – 1988. – V. 19, № 1. – P. 109–114.
322. Dodson, S.I. Indirect prey effect: Some morphological and life-histories of *Daphnia pulex* to *Notonecta undulate* / S.I. Dodson, J.E. Havel // *Limnol. Oceanogr.* – 1988. – V. 33, № 1, Part 1. – P. 1274–1285.
323. Dual vertical migration of Baikalian zooplankton in relation with their body size / J. Jung [et al.] // *Мат-лы 1-го междунар. симп.: «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран».* – Новосибирск, 2004. – С. 131–140.
324. Durbin, E.G. Abundance and spatial distribution of Copepods on Georges Bank during the winter/spring period / E.G. Durbin, M.G. Casas // *Deep-Sea Res.* – 2006. – Pt 2, V.53, № 23–24. – P.2537–2569.
325. Dziuba, M.K. Is bigger better? A possibility for adaptation of *Daphnia* to filamentous cyanobacteria in the face of global warming // M.K. Dziuba, S. Cerbin, L. Wejnerowski / *Hydrobiologia*. – 2017. – V. 798, № 1. – P. 105–118.
326. Ebert, D. The effect of size at birth, maturation, threshold and genetic differences on the life-history of *Daphnia magna* / D. Ebert // *Oecologia*. – 1991. – V. 86. – P. 243–250.
327. Ebert, D. A food-independent maturation threshold and size at maturity in *Daphnia magna* / D. Ebert // *Limnol. Oceanogr.* – 1992. – V. 37, № 4. – P. 878–881.
328. Ecological and biological notes on the brine shrimp *Artemia* (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca) from Carmen Island, Baja California Sur, Mexico / G.A. Rodriguez-Almaraz [et al.] // *Hydrobiologia*. – 2006. – V. 560. – P. 417–423.
329. Ecological genetics of cactophilic *Drosophila* // *Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities* / W.J. Etges [et al.] / Ed. R. Robichaux. – Tuscon: University of Arizona Press, 1999. – P. 164–214.
330. Effects of nutrient enrichment on boreal streams: invertebrates, fungi and leaf-litter breakdown / J. Bergfur [et al.] // *Freshwater biology*. – 2007. – V. 52, № 10. – P. 1618–1633.

331. Einarsson, A. Spatial and temporal variation of benthic Cladocera (Crustacea) studied with activity traps in Lake Myvatn, Iceland / A. Einarsson, E.B. Örnólfsdóttir. // *Aquatic Ecology*. – 2004. – V. 38. – P. 239–251.

332. Eisen, E.J. Genotype by environment interactions and genetic correlations involving two environmental factors / E.J. Eisen, A.M. Saxton // *Theor. Appl. Genet.* – 1983. – V. 67. – P. 75–86.

333. Environmental stress increases skeletal fluctuating asymmetry in the moor frog *Rana arvalis* / F. Soderman [et al.] // *Oecologia*. – 2007. – V. 151. – P. 593–604.

334. Environment-dependent trade-offs and phenotypic plasticity in metamorphic timing / H. Michimae [et al.] // *Evol. Ecol. Res.* – 2015. – V. 16. – P. 617–629.

335. Ehippial eggs and dynamics of the clonal structure of *Daphnia longispina* (Crustacea, Cladocera) in a mountain lake (Lago Scuro Parmense, Northern Italy / V. Rossi [et al.] // *Archiv Hydrobiol. spec. Issues Advance Limnol.* – 1998. – V. 32, Pt. 1. – P. 195–206.

336. Epp, G. T. Clonal variation in the survival and reproductive of *Daphnia pulex* under low-food stress / G.T. Epp // *Freshwater Biology*. – 1996. – V. 35, № 1. – P. 1–10.

337. Etges, W.J. Genetics of host-cactus response and life-history evolution among ancestral and derived populations of *Drosophila mojavensis* / W.J. Etges // *Evolution*. – 1993. – V. 47. – P.750–767.

338. Etges, W.J. Premating isolation is determining by larval rearing substrates in cactophilic *Drosophila mojavensis*. V. The evolution of local mate recognition systems / W.J. Etges, M.A. Ahrens // *Evolution in review*. – 1999. – P. 225–231.

339. Evdokimov, N.G. Long-term trend toward increase in the proportion of melanics in the Kurgan population of northern mole voles (*Ellobius talpinus* L.) against the background of climate change in the transural region // N.G. Evdokimov, S.V. Sineva, A.G. Vasil'ev / *Rus. J. Ecology*. – 2017. – V 48, № 4. – P. 392–394

340. Evolution of reduced pre-adult viability and larval growth rate in laboratory populations of *Drosophila melanogaster* selected for shorter development time / N.G. Prasad [et al.] // *Genet. Res.* – 2003. – V. 76. – P. 249–259.

341. Evolutionary ecology of inducible morphological plasticity in predator–prey interaction: toward the practical links with population ecology / O. Kishida [et al.] // *Popul. Ecol.* – 2010. – V. 52 – P. 37–46.

342. Fishbeck, D.W. Distribution of stripe polymorphism in wood frogs, *Rana sylvatica* Le Conte, from Minnesota / D.W. Fishbeck, J.C. Underhill // *Copeia.* – 1971. – № 2. – P. 253–259.

343. Fisher, R.A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance / R.A. Fisher // *Philosophical Transaction of the Royal Society of Edinburgh.* – 1918. – V. 52. – P. 399–433.

344. Fitness and morphological outcomes of many generations of hybridization in the copepod *Tigriopus californicus* / V.L. Pritchard [et al.] // *Journal of Evolutionary Biology.* – 2013. – V. 26, № 2. – P. 416–433.

345. Fluctuating asymmetry in insecticide-resistant and insecticide-susceptible strains of the maize weevil, *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae) / B. Ribeiro [et al.] // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* – 2007. – V. 53. – P. 77–83.

346. Forbes, M.R. Evidence for seasonal mate limitation in populations of an intertidal amphipod, *Corophium volutator* (Pallas) / M.R. Forbes et al. // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 2006. – V. 60. – P. 87–95.

347. Fox, C.W. Determinants of clutch size and seed preference in a seed beetle, *Stator beali* (Coleoptera: Bruchidae) / C.W. Fox, T.A. Mousseau // *Environ. Entomol.* – 1995. – V. 24. – P. 1557–1561.

348. Fox, C.W. The ecology of diet expansion in a seed-feeding beetle – preexisting variation, rapid adaptation, and maternal effect? / C.W. Fox, J.A. Nilsson, T.A. Mousseau // *Evol. Ecol.* – 1997a. – V. 11 – P. 183–194.

349. Fox, C.W. Egg size plasticity in a seed beetle: an adaptive maternal effect / C.W. Fox, M.S. Thakar, T.A. Mousseau // *Amer. Natur.* – 1997b. – V. 149. – P. 149–163.

350. Gabor, C.R. Geographic variation in behaviour: an introduction // C.R. Gabor, A.S. Aspbury, R.L. Rodríguez / *Evolutionary Ecology Research.* – 2013. – V. 15. – P. 601–604.

351. Gad, A.M. Estimates of Egyptian culicine longevity in nature altered by fluctuations in biting population density / A.M. Gad, F.M. Feinsod, S.M. el Said // J. Egypt. Soc. Parasitol. – 1989. – V. 19, № 1. – P. 157–166.

352. Garsia-Vazquez, E. Seleccion estabilizadora atendiendo a la localizacion de las macroquetas en *Drosophila* / E. Garsia-Vazquez, J. Rubio // Rev. Fac. cienc. Univ. Oviedo. – 1979–1980. – V. 20–21. – P. 15–28.

353. Geerts, A.N. Stoks heat tolerance and its evolutionary potential along a latitudinal gradient in *Daphnia magna* / A.N. Geerts, L. De Meester, Robby // Evol. Ecol. Res. – 2014. – V. 16. – P. 517–528.

354. Genotypic variation and structure in Australian population of the aphid *Schoutedenia lutea* / J. Tomiuk [et al.] // Hereditas. – 1991. – V. 115, № 1. – P. 17–23.

355. Geographical and temporal FA variation in threespine stickleback populations from Galicia (NW Spain) / M.H. Prieto [et al.] // Evol. Ecol. – 2005. – V. 19. – P. 517–532.

356. Geographical clines for quantitative traits in natural populations of a tropical drosophilid: *Zaprionus indianus* / D. Karan [et al.] // Genetica. – 2000. – V. 108. – P. 91–100.

357. Görür, G. Relationships between developmental instability in morphological characters and fitness of *Aphis fabae* population reared on two host plants / G. Görür, C. Lomonaco, A. Mackenzie // Rus. J. of Ecology. – 2007. – V. 38, № 2. – P. 119–123.

358. Guissande, C. Reproductive strategy as population density varies in *Daphnia magna* (Cladocera) / C. Guissande // Freshwater Biology. – 1993. – V. 29, №. 3. – P.463–467.

359. Gunnarson, B. Melanism in the spider *Pityohyphantes phrygianus* (C.d. Koch): the genetics and occurrence of different color phenotypes in the nature population / B. Gunnarson // Heredity. – 1987. – V. 59, № 1. – P. 55–61.

360. Halliday, N.C. A comparison of LHPR and OPC data from vertical distribution sampling of zooplankton in a Norwegian fjord / N.C. Halliday, S.H. Coombs, C. Smith // Sarsia. – 2001. – V. 86. – P. 87–99.

361. Harini, B.P Does evolution reduce the body size? A study of the four member of newly evolved nasata-albomicans complex of *Drosophila* / B.P. Harini, N.B. Ramachandra // *Genetica*. – 1999. – V. 105, № 1. – P. 1–6.
362. Havel, J.E. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs / J.E. Havel // *Limnol. Oceanogr.* – 1985. – V. 30, № 4. – P. 853–861.
363. Havel, J.E. Environmental causes for cyclomorphosis in *Daphnia retrocurva* / J.E. Havel, S.I. Dodson // *Freshwater Biol.* – 1985. – V. 15, № 4. – P. 469–478.
364. Hebert, P.D.M. Ecological differences between genotypes in a natural population / P.D.M. Hebert // *Heredity*. – 1974. – V. 33, № 3. – P. 327–337.
365. Hoffmann, A.A. *Drosophila* and selection in nature: from laboratory fitness components to field assessments // *Adaptation and fitness in animal populations* / A.A. Hoffmann / Eds. J. van der Werf et al. – Springer Science + Business Media B.V, 2009. – P. 169–182.
366. Hoffmann, A.A. Climatic selection on genes and traits after a 100 year-old invasion: a critical look at the temperate-tropical clines in *Drosophila melanogaster* from eastern Australia / A.A. Hoffmann, A.R. Weeks // *Genetica*. – 2007. – V. 129. – P. 133–147.
367. How many generations does *Epischura baicalensis* Sars have in Lake Baikal and can diatom algae regulate their number via negative maternal effect? / E.Yu. Naumova [et al.] // *Proceeding of 9th International Conference on Coprponds (ICOC)*. – Hamamet, 2006. – P. 82–87.
368. Imasheva, A.G. Variation in wing length in Eurasian population of *Drosophila melanogaster* / A.G. Imasheva, O.A. Bubli, O.E. Lazebny // *Heredity*. – 1994. – V. 72, № 5. – P. 508–514.
369. Intra-specific variations in reaction norms of predator-induced polyphenism in the water flea *Daphnia pulex* / Miyakawa H. [et al.] // *Ecol. Res.* –2015. – V. 30. – P. 705–713.
370. Interclonal variation, effectiveness and long-term implications of Triops-induced morphological defences in *Daphnia magna* Strauss / Rabusi M. [et al.] // *J. Plankton Res.* – 2012. – V.34, № 2 – P. 152–160.

371. Isaacs, J.S. Temporal stability of vertebral stripe in a cricket frog population / J.S. Isaacs // *Copeia*. – 1971. – № 2. – P. 551–552.
372. Izquierdo, J.I. How does *Drosophila melanogaster* overwinter? / J.I. Izquierdo // *Entomol. Exp. Appl.* – 1991. – V. 59. – P. 51–58.
373. Jacobs, J. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae* Birge, a case of environmentally controlled allometry / J. Jacobs // *Arch. Hydrobiol.* – 1961. – Bd. 58, Hf. 1–2. – P. 7–71.
374. Jacobs, J. Cyclomorphosis in *Daphnia* // "Daphnia" Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia / J. Jacobs / Eds. Peters R.H., de Bernardi R. – Verbania: Palanza, 1987. – V. 45. – P. 325–352.
375. James, A.C. Geographical variation in competition ability in *Drosophila melanogaster* / A.C. James, L. Partridge // *Amer. Natur.* – 1998. – V. 151, № 6. – P. 530–537.
376. Jameson, D.E. Estimation of relative viability and fecundity of color polymorphism in anurans / D.E. Jameson, S. Pequegnait // *Evolution*. – 1971. – V. 25, № 1. – P. 180–194.
377. Jenkins, N.L. Genetic and maternal variation for heat resistance in *Drosophila* from the field / N.L. Jenkins, A.A. Hoffman // *Genetics*. – 1994. – V. 137, № 3. – P. 783–789.
378. Jeschke, M. Density-dependent effect of prey defenses / M. Jeschke, R. Tollrian // *Oecologia*. – 2000. – V. 23, № 2. – P. 291–296.
379. Jeyasingh, P.D. Phosphorus availability mediates plasticity in life-history traits and predator–prey interactions in *Daphnia* / P.D. Jeyasingh, L.J. Weider // *Ecology Letters*. – 2005. – V. 8. – P. 1021–1028.
380. Jiménez-Melero, R. Seasonal variation in the sex ratio of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida): does it agree with the “cheaper-sex” hypothesis? // R. Jiménez-Melero, J.D. Gilbert and F.J. Guerrero / *J. Plankton Res.* – 2014. – V. 36, № 6. – P. 1413–1418.

381. Junge-Berberovid, R. Effect of thermal environment on life histories of free living *Drosophila melanogaster* and *D. subobscura* / R. Junge-Berberovid // *Oecologia*. – 1996. – V. 108. – P. 262–272.
382. Kapiris, K. Morphometric study of the red shrimp *Aristeus antennatus* in the Eastern Mediterranean / K. Kapiris, S. Kavvadas // *Aquatic Ecology*. – 2009. – V. 43, № 4. – P. 1061–1071.
383. Kaartvedt, S. Drifting and resident plankton / S. Kaartvedt // *Bulletin Marine Sciences*. – 1993. – V.53. – P.154–159.
384. Kelty, J.D. Rapid cold-hardening of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) during ecologically based thermoperiodic cycles / J.D. Kelty, R.E. Lee, Jr. // *J. Exp. Biol.* – 2001. – V. 204. – P. 1659–1666.
385. Kevrekidis, T. Population dynamics, growth and reproduction of *Corophium insidiosum* (Crustacea: Amphipoda) at low salinities in Monolimni lagoon (Evros Delta, North Aegean Sea) / T. Kevrekidis // *Hydrobiologia*. – 2004. – V. 522. – P. 117–132.
386. Kimura, M.T. Adaptations to temperate climate and evolution of overwintering strategies in the *Drosophila melanogaster* species group / M.T. Kimura // *Evolution*. – 1988. – V. 42. – P. 1288–1297.
387. Kingsolver, J.G. Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies / J.G. Kingsolver, D.C. Wiemasz // *Amer. Natur.* – 1991. – V. 137. – P. 816–830.
388. Kiørboe, T. Sex, sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations // T. Kiørboe / *Oecologia*. – 2006. – V. 148. – P. 40–50.
389. Krebs, C.J. A review of the Chitty hypothesis of population regulation / C.J. Krebs // *Canad. J. Zool.* – 1978. – V. 56, № 12. – P. 2463–2480.
390. La Berge, S. Acute temperature and oxygen stress among genotypes of *Daphnia pulex* and *Simocephalus vetulus* (Cladocera, Daphniidae) in relation to environmental conditions / S. La Berge, B.L. Hann // *Can. J. Zool.* – 1990. – V. 68, № 11. – P. 2257–2267.

391. Lajus, D. Components of morphological variation in Baikalian endemial cyclopid *Acanthocyclops signifer* complex from different localities / D. Lajus, V. Alekseev // *Hydrobiologia*. – 2000. – V. 417. – P. 25–35.
392. Lamotte, M. Polymorphism of natural population *Cepaea nemoralis* / M. Lamotte // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* – 1960. – V. 24. – P. 65–84.
393. Lande, R. A quantitative genetic theory of life history evolution / R. Lande // *Ecology* – 1982. – V. 63. – P. 607–615.
394. Lancaster, J. Dispersal traits may reflect dispersal distances, but dispersers may not connect populations demographically // J. Lancaster, B.J. Downes / *Oecologia*. – 2017. – V. 184, № 1. – P. 171–182.
395. Lass, S. Temperature effects on chemical signalling in a predator prey system / S. Lass, P. Spaak // *Freshwater Biology*. – 2003. – V. 48, № 3. – P. 669–667.
396. Lee, R.E. Jr. A rapid cold-hardening process in insects / R.E. Lee, Jr., C-P. Chen, D.L. Denlinger // *Science*. – 1987. – V. 238. – P. 1415–1417.
397. Leibold, M. Contrasting patterns of body size for *Daphnia* species that segregate by habitat / M. Leibold, A.J. Tessier // *Oecologia*. – 1991. – V. 86. – P. 342–348.
398. Leroi, A.M. Long-term laboratory evolution of genetics life-history trade-off in *Drosophila melanogaster*. 1. The role of genotype-by-environment interaction / A.M. Leroi, A.K. Chippendale, M.R. Rose // *Evolution*. – 1994a. – V. 46, № 4. – P. 1244–1257.
399. Leroi, A.M. Long-term laboratory evolution of genetics life-history trade-off in *Drosophila melanogaster*. 2. Stability of genetic correlations/ A.M. Leroi, W.R. Chen, M.R. Rose // *Evolution*. – 1994b. – V. 46, № 4. – P. 1258–1268.
400. Light body pigmentation in Indian *Drosophila melanogaster*: a likely adaptation to a hot and arid climate / P. Gibert [et al.] // *J. Genet.* – 1998. – V. 77. – P. 13–20.
401. Life-history traits of *Plesionika martia* (Decapoda: Caridea) from the eastern-central Mediterranean / P. Maiorano [et al.] // *Sea. Mar. Biol.* – 2002. – V 141. – P. 527–539.

402. Litulo, C. Population biology and breeding period of the sand-bubbler crab *Dotilla fenestrata* (Brachyura: Ocypodidae) from Southern Mozambique / C. Litulo, Y. Mahanjane, F L.M. Mantelatto // *Aquatic Ecology*. – 2005. – V. 39. – P. 305–313.
403. Lobeau, M. Determinants of the seasonal pattern in the niche structure of a forest carabid community / M. Lobeau // *Pedobiologia*. – 1988. – V. 31, № 1–2. – P. 75–87.
404. MacArthur, R.H. The theory of island biogeography / R.H. MacArthur, E.O. Wilson. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. – 203 p.
405. *Microcystis* extracts and single cells have differential impacts on the demography of cladocerans: a case study on *Moina* cf. *micrura* isolated from the Mediterranean coastal shallow lake (L'Albufera, Spain) // S. Nandini [et al.] / *Hydrobiologia*. – 2017. – V. 798, № 1. – P. 127–139.
406. Magiafoglou, A. Thermal adaptation in *Drosophila serrata* under conditions linked to its southern border: unexpected patterns from laboratory selection suggest limited evolutionary potential / A. Magiafoglou, A. Hoffmann // *J. Genet.* – 2003. – V. 82. – P. 179–189.
407. Malcolm, S.B. Milkweed latex and cardenolide induction may resolve the lethal plant defence paradox / S.B. Malcolm, M.P. Zalucki // *Entomologia experimentalis et applicata*. – 1996. – V. 80. – P. 193–196.
408. Male terminalia variation in the rainforest dwelling *Drosophila teissieri* contrasts with the sperm pattern and species stability / D. Joly [et al.] // *Genetica*. – 2010. – V. 138. – P. 139–152.
409. Manfrin, M.H. Cactophilic *Drosophila* in South America: a model for evolutionary studies / M.H. Manfrin, F.M. Sene // *Genetica*. – 2006. – V. 126. – P. 57–75.
410. Masson, S. Spatial heterogeneity of zooplankton biomass and size structure in southern Quebec lakes: variation among lakes and within lake among epi-, metaand hypolimnion strata / S. Masson, B.Pinel-Alloul, P. Dutilleul // *J. Plankton Res.* – 2004. – V. 26, № 12. – P.1441–1458.
411. Mather, K. The balance of polygenic combination. // *J. Genet.* – The balance of polygenic combinations / K. Mather // *J. Genet.* – 1942. – V. 43, № 309. – P. 32–64.

412. Mather, K. Consequences of stabilizing selection for polygenic variation. II. Any number of loci / K. Mather // *Heredity*. – 1990. – V.65, № 1. – P. 127–133.
413. Matthews, B. Compositional and inter-lake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures / B. Matthews, A. Mazunder // *Limnol. Oceanogr.* – 2003. – V. 48, № 5. – P. 1977–1987.
414. Matos, M. Adaptation to the laboratory: comments on Sgrò and Partridge / M. Matos, T. Avelar // *Amer. Natur.* – 2001. – V. 158. – P. 655–656.
415. Matos, M. Variation in the rate of convergent evolution: adaptation to a laboratory environment in *Drosophila subobscura* / M. Matos, T. Avelar, M.R. Rose // *J. Evol. Biol.* – 2002. – V. 15. – P. 673–682.
416. McClelland, B.E. Correlation between call characteristics and morphology in male frogs (*Acris crepitans*) / B.E. McClelland, W. Wylczynsky, M.J. Ryan // *J. Exper. Biol.* – 1996. – V. 199. – P. 1907–1909.
417. McLain, D.K. Within season variation in the intensity of sexual selection on body size in the bug *Margus obscurator* (Hemiptera, Coreidae) / D.K. McLain, L.B. Burnette, D.A. Deeds // *Ethol. Ecol. and Evol.* – 1993. – V. 5, № 1. – P. 75–86.
418. Merrel, D.J. Seasonal selection in the leopard frog *Rana pipiens* / D.J. Merrel, Ch.F. Rodell // *Evolution*. – 1968. – V. 22, № 2. – P. 284–288.
419. Meyer, A. Phenotypical plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuane* (Pisces, Cichlidae) and their applications for speciation in cichlid fishes / A. Meyer // *Evolution*. – 1987. – V. 41, № 6. – P. 1357–1369.
420. Mitton, J.B. Resting oxygen consumption varies among lactate dehydrogenase genotypes in the sow bug *Porcellio scaber* / J.B. Mitton, P.A. Carter, A. DiGiacomo // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1997. – V. 264. – P. 1543–1546.
421. Moraes, E.M. Heritability of wing morphology in a natural population of *Drosophila gouveai* / E.M. Moraes, F.M. Sene // *Genetica*. – 2004. – V. 121. – P. 119–123.
422. Morphological analysis of some cryptic species in the *Acanthocyclops vernalis* species complex from North America / S.I. Dodson [et al.] // *Hydrobiologia*. – 2003. – V. 500. – P. 131–143.

423. Morphological and molecular analysis of centropagids from the high Andean plateau (Copepoda: Calanoidea) / R. Scheihing [et al.] // *Hydrobiologia*. – 2010. – V. 637. – P. 45–52.
424. Mort, A. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae*: variation and stability in phenotypic cycles / A. Mort // *Hydrobiologia*. – 1989. – V. 171, № 2. – P. 159–170.
425. Mort, M. Enzyme variability in large lake *Daphnia* population / A. Mort, H.G. Wolf // *Heredity*. – 1985. – V. 55. – P. 27–36.
426. Mousseau, T.A. Adaptation to seasonality in a cricket; Patterns phenotypic and genotypic variance in body size and diapause expression along a cline a seasonal length / T.A. Mousseau, D.A. Roff // *Evolution*. – 1989a. – V. 43. – P. 1483–1496.
427. Mousseau, T.A. Geographic variability in the incident and heritability in wing dimorphism stripes ground cricket, *Allonemobius fasciatus* / T.A. Mousseau, D.A. Roff // *Heredity*. – 1989b. – V. 62. – P.315–318.
428. Mukai, T. Genetic structure of the nature population *Drosophila melanogaster*. XV. Nature of developmental homeostasis for viability / T. Mukai, S.I. Shigusa, S-I. Kusakabe // *Genetics (USA)*. – 1982. – V. 101, № 2. – P. 279–302.
429. Nedved, O. Change in cold hardiness in overwintering ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) / O. Nedved // *Bull. Soc. ecophysiol.* – 1992. – V. 17, № 1. – P. 112–113.
430. Nespolo, R.F. Sexual selection on locomotor performance in the calanoid copepod *Tigriopus californicus* / R.F. Nespolo, R.A. Scheihing, P. Artacho // *Evol. Ecol. Res.* – 2013. – V. 15. – P. 1–10.
431. Newby, B.D. Host preference among populations of *Drosophila mojavensis* that use difference host cactus / B.D. Newby, W.J. Etges // *J. Insect Behavior*. – 1998. – V. 11. – P. 691–712.
432. Newman, R.A. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis / R.A. Newman // *Bioscience*. – 1992. – V. 42, № 9. – P. 671–678.

433. Nishibe, Y. Vertical distribution, population structure and life cycles of four species oncaeid copepods in the Oyashio region, western subarctic Pacific / Y. Nishibe, T. Ikeda // *Mar. Biol.* – 2007. – V. 150, № 4. – P. 609–625.

434. Nicholson, A.J. The balance of animal populations / A.J. Nicholson // *J. Anim. Ecol.* – 1933. – V. 2, № 1. – P. 132–178.

435. Nicholson, A.J., Baily V.A. The balance of animal populations / A.J. Nicholson, V.A. Baily // *Proc. Zool. Soc. London.* – 1935. – V. 3, № 1. – P. 551–598.

436. Nunney, L. The response to selection for fast larval development in *Drosophila* and its effect on adult weight: an example of a fitness trade-off / L. Nunney // *Evolution.* – 1996. – V. 50. – P. 1193–1204.

437. O'Brien, W.J. Polymorphism and predation: The effect of invertebrate predation on the distribution of two varieties of *Daphnia carinata* in South India ponds / W.J. O'Brien, B.L Vinyard // *Limnol. Oceanogr.* – 1978. – V. 23, № 3. – P. 452–460.

438. Olvido, A.E. Oviposition and incubation environmental effects on embryonic diapauses in a ground cricket. / A.E. Olvido, S. Busby, T.A. Mousseau // *Animal Behavior.* – 1998. – V. 55. – P.331–336.

439. Ohman, M.D. Density-dependent mortality in an oceanic copepod population // M.D. Ohman, H.J. Hirche / *Nature.* – 2001. – V. 412. – P. 638–641.

440. Paleari, L.M. Variaco sasonal de frecuencia e aborgoden genetic dos padroes de cor de *Agnosoma flavolineatum* Laporte, 1832 (Hemiptera, Scutelleridae) / L.M. Paleari // *Rev. Bras. entomol.* – 1992. – V. 38, № 1. – P. 47–56.

441. Parks, J.M.B. Invertebrate mesopredators are larger in streams with fish / J.M.B. Parks, J. Sircom, S.J. Walde // *Aquatic Ecology.* – 2011. – V. 45. – P. 243–253.

442. Parsons, S.M.A. Life history traits associated with body size covary along a latitudinal gradient in a generalist grasshopper / S.M.A. Parsons, A. Joern // *Oecologia.* – 2014. – V. 174, № 2. – P. 379–391.

443. Partridge, L. Direct and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster* / L. Partridge, K. Fowler // *Evolution.* – 1992. – V. 46. – P. 76–91.

444. Pashkova, I.M. Effects of elevated temperature on sex ratio in a population of hog slaters (*Asellus aquaticus* L.) / I.M. Pashkova, N.V. Korotneva // *Biology Bulletin*. – 2000. – V. 27, № 6. – P. 642–645.
445. Pavesi, L. Life history of the talitrid amphipod *Macarorchestia remyi* (Schellenberg, 1950) on a Tyrrhenian sandy beach, Italy / L. Pavesi, E. De Matthaeis // *Hydrobiology*. – 2009. – V. 635 – P. 171–180.
446. Pearl, R. On the influence of density of population upon rate of reproduction in *Drosophila* / R. Pearl, S.D. Parker // *Pros. Nat. Acad. Sci.* – 1922. – V. 8, № 7. – P. 212–219.
447. Peixoto, A.A. Linkage disequilibrium analysis of chromosomal inversion polymorphisms of *Drosophila* / A.A. Peixoto, L.B. Klaczko // *Genetics*. – 1991. – V. 126, № 11. – P. 773–777.
448. Pelletier, F. A new metric to calculate the opportunity for selection on quantitative characters / F. Pelletier, T. Coulson // *Evol. Ecol. Res.* – 2012. – V. 14. – P. 729–742.
449. Perender, M. Quantitative genetic variation in *Daphnia*: temporal changes in genetic architecture / M. Perender, M. Lynch // *Evolution*. – 2000. – V. 54, № 5. – P. 1502–1509.
450. Petavy, G. Plasticite phenotypique et norme de reaction de la taille chez *Drosophila melanogaster*: influence de la temperature da developpement / G. Petavy, J.R. Gauthier, J.R. David // *Bull. Soc. ecophysiol.* – 1992. – V. 17, № 2. – P. 107–113.
451. Pfennig, D.W. Proximate and functional causes of polymorphism an anuran tadpole / D.W. Pfennig // *Func. Ecol.* – 1992. – V. 6. – P. 167–174.
452. Pflieger, W.L. The crayfish of Missouri / W.L. Pflieger // *Missouri Department of Conservation*. – Jefferson-City, 1996. – P. 135–137.
453. Phenotypic variability of quantitative traits in Indian population of *Drosophila kikkawai* / R. Parkash [et al.] // *J. Zool. Sys. and Evol. Res.* – 1999. – V. 37, № 1. – P. 13–17.
454. Pijanowska, L. Seasonal changes in morphology of *Daphnia cucullata* Sars / L. Pijanowska // *Arch. Hydrobiol.* – 1991. – Bd 121, Ht. 1. – S. 79–89.

455. Pigliucci, M. Reaction norm of *Arabidopsis*. IV. Relationships between plasticity and fitness / M. Pigliucci, C.D. Schlichting // *Heredity*. – 1996. – V. 76. – P. 427–436.
456. Pilla, E.J.S. Genetic and morphometric differentiation in Old World bisexual species of *Artemia* (the brine shrimp) / E.J.S. Pilla, J.A. Beardmore // *Heredity*. – 1994. – V. 73. – P. 47–56.
457. Ponyi, J.E. Daily changes in population structure and production of *Eudiaptomus gracilis* (G.O. Sars) (Copepoda, Calanoida) during summer in a shallow lake (Balaton, Hungary) / J.E. Ponyi, I.H. Péter, N.P. Zánkai // *J. Plankton Res.* – 1982. – V. 4, № 4. – P. 913–926.
458. Population genetics of drifting (*Calanus* spp.) and resident (*Acartia clausi*) plankton in Norwegian fjords / A. Bucklin, S. Kaartvedt, M. Guarnieri, U. Goswami // *J. Plankton Res.* – 2000. – V.22. № 7. – P.1237–1251.
459. Population features of *Microphrys bicornutus* Latreille, 1825 (Brachyura, Majidae) from Isla Margarita, Venezuela / L.S. Lopez Greco [et al.] // *Hydrobiologia*. – 2000. – V. 439. – P. 151–159.
460. Pratt, D.M. Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures / D.M. Pratt // *Biol. Bull.* – 1943. – V. 85. – P. 116–140.
461. Pyburn, W.F. Inheritance of the green vertebral stripe in *Acris crepitans* / W.F. Pyburn // *Southwest Nature*. – 1961. – V. 6. – P. 164–167.
462. Quantitative morphometrical analysis of a North African population of *Drosophila melanogaster*: sexual dimorphism, and comparison with European populations / M. Chakir [et al.] // *J. Genet.* – 2008. – V. 87. – P. 373–382.
463. Quinn T.O. Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon / T.O. Quinn, D.J. Adams // *Ecology*. – 1996. – V. 77, № 4. – P. 1151–1162.
464. Reeve, E.C.R. Studies on quantitative inheritance. VI. Sternite chaetae number in *Drosophila*: a metamerical quantitative character / E.C.R. Reeve, F.W. Robertson // *Z. Vererbungslehre*. – 1954. – V. 86, № 3. – P. 269–288.

465. Reis-Santos, P. Ionoregulatory changes during metamorphosis and salinity exposure of juvenile sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) / P. Reis-Santos, S.D. McCormick, J.M. Wilson // J. Exp. Biol. – 2008. – V. 211, № 10. – P. 978–988.
466. Resource acquisition and the evolution of stress resistance in *Drosophila melanogaster* / A.K. Chippindale [et al.] // Evolution. – 1998. – V. 52. – P. 1342–1352.
467. Riccardi, N. Morphological variation and life history changes of a *Daphnia hyalina* population exposed to *Chaoborus flavicans* larvae predation (L. Candia, Northern Italy) / N. Riccardi, G. Giussani, L. Lagorio // J. Limnology. – 2002. – V. 61, № 1. – P. 41–48.
468. Rodríguez, R.L. Causes of variation in genotype × environment interaction // R.L. Rodríguez / Evol. Ecol. Res. – 2013. – V. 15. – P. 733–746.
469. Ryan, M.J. Evolution on intraspecific variation in the advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae) / M.J. Ryan, W. Wilczynski // Biol. J. Linn. Soc. – 1991. – V. 44. – P. 249–271.
470. Sang, J.H. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* cultures. III. Larval and pupal survival / J.H. Sang // Physiol. Zool. – 1949. – V. 22, № 3. – P. 183–202.
471. Sarnelle, O. Type III functional response in *Daphnia* / O. Sarnelle, A.E. Wilson // Ecology. – 2008. – V. 89, № 6. – P. 1723–1732.
472. Salinization decreases population densities of the freshwater crustacean, *Daphnia dentifera* / Searle C.L. [et al.] // Hydrobiologia. – 2016. – V. 770. – P. 165–172.
473. Schlichting, C.D. Control of phenotypical plasticity via regulatory genes / C.D. Schlichting, M. Pigliucci // Amer. Natur. – 1993. – V. 142, № 2. – P. 366–370.
474. Seasonal changes in glycogen and trehalose content in relation to winter survival of four temperate species of *Drosophila* / M.T. Kimura [et al.] // J. Insect Physiol. – 1992. – V. 38. – P. 871–875.
475. Seasonal changes in mesozooplankton swimmers collected by sediment trap moored at a single station on the Northwind Abyssal Plain in the western Arctic Ocean / K. Matsuno [et al.] // J. Plankton Res. – 2014. – V. 36, № 2. – P. 490–502.

476. Seasonal change in sexual size dimorphism of the major cheliped in the hermit crab *Pagurus minutus* // C.I. Yasuda [et al.] / Ecol. Res. – 2017. – V. 32, № 3, P. 347–357.

477. Seasonal variation of four loci in a continuously breeding population of *Danaeus plexippus* L. / M.P. Zalucki [et al.] // Heredity. – 1993. – V. 70, № 2. – P. 205–213.

478. Seebens, H. Deviations from synchrony: spatiotemporal variability of zooplankton community dynamics in a large lake / H. Seebens, U. Einsle, D. Straile // J. Plankton Res. – 2013. – V. 35, № 1. – P. 22–32.

479. Selivanova, E.N. Seasonal dynamics of the *Acartia tumida* Willey, 1920 (Copepoda: Calanoida) population in nearshore waters of Kievka Bay, Sea of Japan / E.N. Selivanova, A.S. Moiseenko // Rus. J. Mar. Biol. – 2006. – V. 32, № 3. – P. 143–149.

480. Servia, M.J. Effects of short-term climatic variations on fluctuating asymmetry levels in *Chironomus riparius* larvae at a polluted site / M.J. Servia, F. Cobo, V.A. Gonzalez // Hydrobiologia. – 2004. – V. 523. – P. 137–147.

481. Sgrò, C.M. Evolutionary responses of the life history of wild-caught *Drosophila melanogaster* to two standard methods of laboratory culture / C.M. Sgrò, L. Partridge // Amer. Natur. – 2000. – V. 156. – P. 341–353.

482. Sgrò, C.M. Laboratory adaptation of life history in *Drosophila* / C.M. Sgrò, L. Partridge // Amer. Natur. – 2001. – V. 158. – P. 657–658.

483. Shimada, K. [Seasonal changes of supercooling haemolymph carbohydrate contents and freezing-tolerance in overwintering pupae of two common Swallowtails *Papilio machaon* and *P. xuthus*] / K. Shimada // КОНТЮ = Jap. J. Entomol. – 1988. – V. 56, № 3. – P. 678–688.

484. Shimoda, S. Diel changes of vertical distribution of copepods community in Tanabe Bay / S. Shimoda, Y. Shrayama // J. Mar. Biol. Assoc. UK. – 2004. – V. 84, № 3. – P. 607–615.

485. Siegel, V. Sex-ratio, seasonality and long-term variation in maturation and spawning of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the German Bight (North Sea) / V. Siegel, U. Damm, T. Neudecker // Helgol. Mar. Res. – 2008. – V. 62. – P. 339–349.
486. Sikora, A. Breakage of cyanobacterial filaments by small- and large-sized *Daphnia*: are there any temperature-dependent differences? // A. Sikora, P. Dawidowicz / Hydrobiologia. – 2017. – V. 798, № 1. – P. 119–126.
487. Sisodia, S. Effect of temperature on longevity and productivity in *Drosophila ananassae*: evidence for adaptive plasticity and trade-off between longevity and productivity / S. Sisodia, B.N. Singh // Genetica. – 2002. – V. 114. – P. 95–102.
488. Sisodia, S. Size dependent sexual selection in *Drosophila ananassae* / S. Sisodia, B.N. Singh // Genetica. – 2004. – V. 121. – P. 207–217.
489. Slobodkin, L.B. Population dynamics in *Daphnia obtuse* Kurz / L.B. Slobodkin // Ecological monographs. – 1954. – V. 24, № 1. – P. 69–88.
490. Small-scale spatial heterogeneity and seasonal variation in a population in cave-dwelling Mediterranean mysid / M. Ribes [et al.] // J. Plankton Res. – 1996. – V. 18. – P. 659–671.
491. Spaak, P. The influence of fish kairomones on the induction and vertical distribution of sexual individuals of the *Daphnia galeata* species complex / P. Spaak, M. Boersma // Hydrobiologia. – 2001. – V. 442. – P. 185–193.
492. Spiess, E.B. Physiological properties of gene arrangement carriers in *Drosophila persimilis*. III. Cytoplasmatic influence on fecundity of arrangements heterozygotes. / E.B. Spiess // Evolution. – 1954. – V. 8, № 1. – P. 29–32.
493. Spiess, E.B. Experimental population genetics / E.B. Spiess // Annual review of genetics. – 1968. – V. 2. – 165 p.
494. Soule, M.E. Phenetics of natural populations / M.E. Soule // Amer. Natur. – 1967. – V. 101. – P. 141–160.
495. Stalker, H.D. Seasonal variation in the morphology of *Drosophila robusta* / H.D. Stalker, H.L. Carson // Evolution. – 1949. – V. 3. – P. 330–343.
496. Stearns, S.C. The evolution of life histories / S.C. Stearns. – Oxford: Oxford University Press, 1992. – 375 p.

497. Stennett, M.D. Premating isolation is determined by larval rearing substrates in cactophilic *Drosophila mojavensis* and *Drosophila arizonae* / M.D. Stennett, W.J. Etges // J. Chemical Ecology. – 1997. – V. 23. – P. 2803–2824.

498. Sultan, S.E. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment / S.E. Sultan, F.A. Bazzaz // Evolution. – 1993. – V. 47, № 4. – P. 1050–1071.

499. Swindell, W.R. Associations between environmental stress, selection history and quantitative genetic variation in *Drosophila melanogaster* / W.R. Swindell, J.L. Bouzat // Genetica. – 2006. – V. 127. – P. 311–320.

500. Tan, C.C. Seasonal variation of color pattern in *Harmonia axyridis* / C.C. Tan // Proc Sci. Int. Congr. Genet. – 1948. – P. 669.

501. Tantawy, A.O. Studies on natural populations of *Drosophila*. III. Morphological and genetic differences of wing length in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* in relation to season / A.O. Tantawy // Evolution. – 1964. – V. 18. – P. 560–570.

502. Tantawy, A.O. Studies on natural populations of *Drosophila*. I. Heat resistance and geographical variation *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* / A.O. Tantawy, G.S. Mallah // Evolution. – 1961. – V. 15. – P. 1–14.

503. Teotónio, H. Quantitative genetics of functional characters in *Drosophila melanogaster* populations subjected to laboratory selection / H. Teotónio, M. Matos, M.R. Rose // J. Genet. – 2004. – V. 83. – P. 265–277.

504. Test, F.N. Seasonal differences in population of the red-backed salamander in Southern Michigan / F.N. Test // Pop. mich. Acad. Sci. – 1955. – V. 40. – P. 137–153.

505. The effect of temperature on sex ratio in the isopod *Porcellionides pruinosus*: Environmental sex determination or a by-product of cytoplasmic sex determination? / T. Rigaud [et al.] // Evol. Ecol. – 1997. – V. 11. – P. 205–215.

506. The evolution of development in *Drosophila* selected for postponed senescence / A.K. Chippindale [et al.] // Evolution. – 1994. – V. 48. – P. 1880–1899.

507. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction / A. Miralto [et al.] // Nature. – 1999. – № 402. – P.173–176.

508. The paradox of diatom-copepod interactions / S. Ban [et al.] // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1997. – № 157. – P. 287–293.

509. Thoday, J.M. Some polygenes / J.M. Thoday, J.B. Gibson, S.G. Spicket // *Heredity.* – 1963. – V. 18, № 4. – P. 553–554.

510. Thoracic trident pigmentation in *Drosophila melanogaster*: latitudinal and altitudinal clines in Indian populations / A.K. Munjal [et al.] // *Genet. Sel. Evol.* – 1997. – V. 29. – P. 601–610.

511. Trajković, J. Mating success and wing morphometry in *Drosophila melanogaster* after long-term rearing on different diets / J. Trajković, S. Pavković-Lučić, T. Savić // *Behaviour.* – 2013. – V. 150. – P. 1431–1448.

512. Transgenerational effects of poor elemental food quality on *Daphnia magna* / P.C. Frost [et al.] // *Oecologia.* – 2010. – V. 162. – P. 865–872.

513. Trussell, G.C. Integrating genetic and environmental forces that shape the evolution of geographic variation in a marine snail / G.C. Trussell, R.J. Etter // *Genetica.* – 2001. – V. 112–113. – P. 321–337.

514. Turak, E. Sitobion: genetics and environment / E. Turak, D.F. Hales // *Acta phytopathol. et entomol. hung.* – 1990. – V. 25, № 1–4. – P. 307–313.

515. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory / C.E. Williamson [et al.] // *Limnol. Oceanogr.* – 1996. – V. 41, № 2. – P. 224–233.

516. Valet, C. Spatio-temporal changes of the near-bottom mesozooplankton from the English Channel / C. Valet, J-C. Dauvin // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* – 2004. – V. 84, № 3. – P. 539–546.

517. Vanoverbeke, J. Habitat size and the genetic structure of a cyclical parthenogen, *Daphnia magna* / J. Vanoverbeke, K De Gelas, L De Meester // *Heredity.* – 2007. – V. 98. – P. 419–426.

518. Varpe, Ø. Fitness and phenology: annual routines and zooplankton adaptations to seasonal cycles / Ø. Varpe // *J. Plankton Res.* – 2012. – V. 34, № 4. – P. 267–376.

519. Viability selection on body size in a non-marine ostracod // R. Scheihing [et al.] / *Hydrobiologia*. – 2011. – V. 671. – P. 193–203.
520. Waddington, C.H. The strategy of the genes / C.H. Waddington. – L.: Allen and Unwin, 1957. – 262 p.
521. Weber, K.E. Increased selection response in large populations. I. Selection on wing-tip height *Drosophila melanogaster* at three population sizes / K.E. Weber // *Genetics*. – 1990. – V. 125, № 3. – P. 579–584.
522. Weber, A. Optimising survival under predation: chemical cues modify curvature in *Daphnia galeata* / A. Weber, S. Vesela // *Aquatic Ecology*. – 2002. – V. 36. – P. 519–527.
523. Wermer, T. Diel vertical migration behaviour in Euphausiids of the northern Benguela current: seasonal adaptations to food availability and strong gradients of temperature and oxygen / T. Wermer, F. Buchholz // *J. Plankton Res.* – 2013. – V.35. – P. 792–812.
524. Wellington, W.G. Qualitative change of nature population during changes in abundance / W.G. Wellington // *Canad. J. Zool.* – 1960. – V. 38, № 2. – P. 289–314.
525. Willis, M.J. Genetic variability and environmental variability in the estuarine isopod *Sphaerosoma rugicauda* / M.J. Willis, D.J. Heath // *Heredity*. – 1985. – V. 55, № 3. – P. 413–420.
526. Wu, R. Statistical genetics of quantitative traits, Linkage, Maps and QTL – R.Wu, C. Ma, G. Casella. – Hardcover: Springer, 2007. – 365 p.
527. Yoshiomi, K. Seasonal polyphenism in subtropical population *Eurema hecabe* / K. Yoshiomi, H. Hizoshi // *Jap. J. Entomol.* – 1992. – V. 60, № 2. – P. 305–318.
528. Yu, O.H. Life history and reproduction of the amphipod *Synchelidium triostegitum* (Crustacea, Oedicerotidae) on a sandy shore in Korea / O.H. Yu, H-L. Suh // *Mar. Biol.* – 2006. – V. 150. – P. 141–148.
529. Zaslavski, V.A. A search for a common physiological background of the life-cyclic diversity in insects / V.A. Zaslavski // 19 Int. Congr. Entomol. Proc. Abstr. – 1992. – P. 161.

530. Zupo, V. How do dietary diatoms cause the sex reversal of the shrimp *Hippolyte inermis* Leach (Crustacea, Decapoda) / V. Zupo, P. Messina // Mar. Biol. – 2007. – V. 151. – P. 907–917.

531. Zwaan, B.J. Artificial selection for developmental time in *Drosophila melanogaster* in relation to the evolution of aging: direct and correlated responses / B.J. Zwaan, R. Bijlsma, R.F. Hoekstra // Evolution. – 1995. – V. 49. – P. 635–648.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ДК – длина крыла;

ДБ – длина бедра;

ДН – длина пятой пары плавательных ног;

ДЦФ – длина цефалоторакса;

ИР – индекс реакции (регуляции);

МРВ – метод редукции выборки;

н-тип – нерегулируемый тип особей;

р-тип – регулируемый тип особей;

ЧВА – число веточек аристы;

ЧСЩ – число стерноплевральных щетинок;

ЧЩА – число щетинок антенны;

5ДСА – длина пятого сегмента антенны;

6ДСА – длина шестого сегмента антенны;

Фенотипические классы:

В-класс – с высокими значениями среднего или изменчивости признака;

Н-класс – с низкими значениями признака;

ОВ-класс – с очень высокими значениями признака;

ОН-класс – с очень низкими значениями признака;

П-класс – с промежуточными значениями признака;

ПБ-класс – с промежуточными большими значениями признака;

ПМ-класс – с промежуточными малыми значениями признака;

CV – коэффициент вариации;

df – степень свободы;

F – критерий Фишера;

MS – средний квадрат;

Н-класс – класс особей с отрицательной корреляцией между морфологическими признаками у дрозофилы;

Р-класс – класс особей с положительной корреляцией между морфологическими признаками у дрозофилы;

P – уровень достоверности:

*** – $P < 0,001$;

** – $P < 0,01$;

* – $P < 0,05$;

R_1 – первый регулируемый тип особей у дафний;

R_2 – второй регулируемый тип особей у дафний;

r – коэффициент корреляции Пирсона;

SS – сумма квадратов;

St-класс – стабильный класс особей у дафнии

$t - t$ – критерий;

\bar{x} – среднее арифметическое;

σ – стандартное отклонение;

χ^2 – критерий хи-квадрат.

П Р И Л О Ж Е Н И Е А

**Соответствие исследованных выборок нормальному распределению
по критерию Колмогорова-Смирнова**

Таблица А.1 – Соответствие исследованных выборок *D. melanogaster* нормальному распределению по критерию Колмогорова-Смирнова (d_{K-S})

Выборка			d_{K-S}	df	P
Признак	Пол	Сезон			
ЧЩА	Самки	Весна	0,072	64	> 0,05
		Лето	0,084	65	> 0,05
		Осень	0,064	64	> 0,05
	Самцы	Весна	0,077	64	> 0,05
		Лето	0,092	60	> 0,05
		Осень	0,079	58	> 0,05
ЧВА	Самки	Весна	0,096	64	> 0,05
		Лето	0,071	65	> 0,05
		Осень	0,095	64	> 0,05
	Самцы	Весна	0,103	64	> 0,05
		Лето	0,109	60	> 0,05
		Осень	0,163	58	> 0,05
ДК	Самки	Весна	0,080	64	> 0,05
		Лето	0,069	65	> 0,05
		Осень	0,087	64	> 0,05
	Самцы	Весна	0,071	64	> 0,05
		Лето	0,070	60	> 0,05
		Осень	0,111	58	> 0,05
ДБ	Самки	Весна	0,058	64	> 0,05
		Лето	0,068	65	> 0,05
		Осень	0,077	64	> 0,05
	Самцы	Весна	0,099	64	> 0,05
		Лето	0,110	60	> 0,05
		Осень	0,068	58	> 0,05
Плодо- витость	Самки	Весна	0,046	65	> 0,05
		Лето	0,074	65	> 0,05
		Осень	0,062	64	> 0,05
Холодо- устойчи- вость	Самцы	Весна	0,056	64	> 0,05
		Лето	0,069	65	> 0,05
		Осень	0,043	65	> 0,05

Таблица А.2 – Соответствие исследованных выборок *D. pulex* нормальному распределению по критерию Колмогорова-Смирнова (d_{K-S})

Выборка (признак)	d_{K-S}	df	P
1. Длина тела	0,106	13	> 0,05
2. Ширина раковины	0,159	13	> 0,05
3. Длина раковины	0,151	13	> 0,05
4. Высота головы	0,176	13	> 0,05
5. Ширина головы	0,162	13	> 0,05
6. Длина плавательной антенны	0,125	13	> 0,05
7. Длина постабдоминальной щетинки	0,096	13	> 0,05
8. Дорсальная ширина	0,208	13	> 0,05
9. Вентральная ширина	0,126	13	> 0,05
10. Длина среднего выроста постабдомена	0,172	13	> 0,05
11. Длина антеннулы	0,145	13	> 0,05
12. Длина хвостовой иглы	0,158	13	> 0,05
Плодовитость	0,157	14	> 0,05
Выживаемость	0,131	14	> 0,05
Продолжительность развития	0,135	14	> 0,05

Таблица А.3 – Соответствие исследованных выборок *E. baicalensis* нормальному распределению по критерию Колмогорова-Смирнова (d_{K-S})

Выборка			d_{K-S}	df	P
Признак	Год	Горизонт			
ЧЩА	2001	0-250	0,212	8	> 0,05
	2004	0-250	0,149	15	> 0,05
ДСА 5	2001	0-250	0,227	8	> 0,05
	2004	0-250	0,244	15	> 0,05
ДСА 6	2001	0-250	0,151	8	> 0,05
	2004	0-250	0,102	15	> 0,05
ДЦФ	2001	0-250	0,166	8	> 0,05
	2004	0-250	0,152	15	> 0,05
ДН	2001	0-250	0,211	8	> 0,05
	2004	0-250	0,095	15	> 0,05
Общая численность	2001	0-250	0,150	28	> 0,05
	2002	0-250	0,141	26	> 0,05
	2003	0-250	0,166	29	> 0,05
	2004	0-250	0,192	29	> 0,05
Численность взрослых	2001	0-50	0,195	28	> 0,05
		50-250	0,120	28	> 0,05
	2002	0-50	0,221	26	> 0,05
		50-250	0,166	26	> 0,05
	2003	0-50	0,220	19	> 0,05
		50-250	0,271	19	> 0,05
	2004	0-50	0,164	29	> 0,05
		50-250	0,142	29	> 0,05

ПРИЛОЖЕНИЕ Б
Табличный материал к главе 3

Таблица Б.1 – Сезонная динамика средних арифметических (\bar{x})
по количественным морфологическим признакам

Признак	Пол	Сезон	Поколение		За оба поколения
			F ₂	F ₃	
ЧСЦ	Самки	Весна	20,21±0,108	19,72±0,125	19,96±0,083
		Лето	19,47±0,121	19,18±0,118	19,32±0,084
		Осень	20,26±0,110	20,72±0,118	20,49±0,081
	Самцы	Весна	19,27±0,126	18,57±0,117	18,92±0,087
		Лето	18,46±0,138	18,06±0,134	18,26±0,096
		Осень	19,39±0,118	19,70±0,122	19,55±0,085
ЧВА	Самки	Весна	19,44±0,051	19,28±0,056	19,36±0,038
		Лето	19,04±0,057	19,35±0,055	19,19±0,040
		Осень	19,49±0,060	19,72±0,047	19,60±0,038
	Самцы	Весна	19,73±0,045	19,50±0,053	19,61±0,035
		Лето	19,27±0,055	19,42±0,065	19,35±0,043
		Осень	19,78±0,048	20,01±0,051	19,89±0,035
ДК	Самки	Весна	1,92±0,004	1,83±0,004	1,87±0,003
		Лето	1,74±0,004	1,83±0,004	1,79±0,003
		Осень	1,93±0,004	1,97±0,004	1,95±0,003
	Самцы	Весна	1,69±0,003	1,60±0,003	1,64±0,003
		Лето	1,52±0,004	1,59±0,004	1,55±0,003
		Осень	1,70±0,004	1,76±0,004	1,73±0,003
ДБ	Самки	Весна	1,31±0,002	1,27±0,003	1,29±0,002
		Лето	1,25±0,003	1,30±0,002	1,28±0,002
		Осень	1,33±0,002	1,37±0,002	1,35±0,002
	Самцы	Весна	1,25±0,002	1,20±0,002	1,23±0,002
		Лето	1,18±0,003	1,23±0,002	1,20±0,002
		Осень	1,26±0,003	1,29±0,002	1,28±0,002
Кол-во исследованных особей	Самки	Весна	325	325	650
		Лето	330	330	660
		Осень	325	325	650
	Самцы	Весна	325	325	650
		Лето	305	305	610
		Осень	295	295	590

Таблица Б.2 – Сезонная динамика общей фенотипической изменчивости (СИ)
количественных морфологических признаков

Признак	Пол	Сезон	Поколение		За оба поколения
			F ₂	F ₃	
ЧСЦ	Самки	Весна	9,66±0,379	11,45±0,449	10,63 ± 0,295
		Лето	11,25±0,438	11,16±0,434	11,22 ± 0,309
		Осень	9,80±0,384	10,26±0,402	10,09 ± 0,280
	Самцы	Весна	11,80±0,463	11,37±0,446	11,73 ± 0,325
		Лето	13,02±0,527	12,99±0,526	13,04 ± 0,373
		Осень	10,42±0,429	10,64±0,438	10,55 ± 0,307
ЧВА	Самки	Весна	4,71±0,185	5,25±0,206	5,00 ± 0,139
		Лето	5,48±0,213	5,14±0,200	5,37 ± 0,148
		Осень	5,57±0,218	4,29±0,168	4,99 ± 0,138
	Самцы	Весна	4,09±0,160	4,93±0,193	4,56 ± 0,126
		Лето	5,00±0,202	5,86±0,237	5,46 ± 0,156
		Осень	4,18±0,172	4,39±0,181	4,33 ± 0,126
ДК	Самки	Весна	3,59±0,141	4,08±0,160	4,55 ± 0,126
		Лето	4,34±0,169	3,88±0,151	4,78 ± 0,132
		Осень	3,75±0,147	3,67±0,144	3,87 ± 0,107
	Самцы	Весна	3,57±0,140	3,91±0,153	4,66 ± 0,129
		Лето	4,11±0,166	4,25±0,172	4,72 ± 0,135
		Осень	3,68±0,152	3,76±0,155	4,03 ± 0,117
ДБ	Самки	Весна	3,33±0,131	3,71±0,146	3,87 ± 0,107
		Лето	4,00±0,156	2,81±0,109	3,90 ± 0,107
		Осень	3,14±0,123	3,04±0,119	3,33 ± 0,092
	Самцы	Весна	3,13±0,123	3,60±0,141	3,86 ± 0,107
		Лето	4,45±0,180	3,48±0,141	4,43 ± 0,127
		Осень	3,43±0,141	2,87±0,118	3,44 ± 0,100

Таблица Б.3 – Сезонная динамика внутрелинейной изменчивости (СИ)
количественных морфологических признаков

Признак	Пол	Сезон	Поколение		За оба поколения
			F ₂	F ₃	
ЧСЦ	Самки	Весна	9,59±0,377	9,49±0,447	9,12 ± 0,165
		Лето	9,40±0,413	9,40±0,415	9,84 ± 0,174
		Осень	7,91±0,313	7,83±0,357	8,45 ± 0,158
	Самцы	Весна	8,79±0,496	8,57±0,438	9,60 ± 0,197
		Лето	10,44±0,536	10,44±0,524	10,80 ± 0,221
		Осень	9,08±0,500	9,38±0,462	9,37 ± 0,211
ЧВА	Самки	Весна	3,72±0,270	4,45±0,264	4,40 ± 0,108
		Лето	4,56±0,245	4,35±0,210	4,85 ± 0,107
		Осень	4,46±0,400	3,71±0,174	4,15 ± 0,074
	Самцы	Весна	3,33±0,255	3,98±0,279	4,08 ± 0,100
		Лето	4,08±0,218	4,73±0,428	4,79 ± 0,153
		Осень	3,42±0,248	3,97±0,201	4,01 ± 0,091
ДК	Самки	Весна	3,66±0,158	3,40±0,146	4,07 ± 0,076
		Лето	2,97±0,163	2,81±0,148	4,08 ± 0,104
		Осень	2,81±0,134	2,81±0,162	3,29 ± 0,075
	Самцы	Весна	2,68±0,135	2,96±0,167	4,19 ± 0,088
		Лето	3,13±0,188	2,85±0,204	4,13 ± 0,103
		Осень	2,77±0,161	2,68±0,160	3,37 ± 0,085
ДБ	Самки	Весна	2,73±0,130	3,14±0,183	3,56 ± 0,077
		Лето	2,82±0,149	2,31±0,120	3,52 ± 0,092
		Осень	2,39±0,123	2,36±0,135	2,99 ± 0,067
	Самцы	Весна	2,45±0,121	2,83±0,173	3,42 ± 0,084
		Лето	3,24±0,167	2,66±0,174	3,82 ± 0,111
		Осень	2,62±0,148	2,39±0,139	3,07 ± 0,077

Таблица Б.4 – Сезонная динамика межлинейной изменчивости (СИ)
количественных морфологических признаков

Признак	Пол	Сезон	Поколение		За оба поколения
			F ₂	F ₃	
ЧСЦ	Самки	Весна	6,31±0,553	6,87±0,603	5,70 ± 0,500
		Лето	6,75±0,587	6,66±0,580	5,53 ± 0,481
		Осень	6,40±0,561	7,05±0,618	5,70 ± 0,500
	Самцы	Весна	7,87±0,690	7,73±0,678	6,80 ± 0,596
		Лето	7,95±0,720	7,98±0,722	7,20 ± 0,652
		Осень	5,53±0,509	5,76±0,530	5,03 ± 0,463
ЧВА	Самки	Весна	2,81±0,247	2,90±0,255	2,44 ± 0,214
		Лето	3,25±0,283	3,02±0,263	2,46 ± 0,214
		Осень	2,89±0,253	2,45±0,215	2,22 ± 0,195
	Самцы	Весна	2,17±0,190	2,82±0,247	2,27 ± 0,199
		Лето	3,10±0,281	3,05±0,276	2,47 ± 0,224
		Осень	2,32±0,213	2,20±0,202	1,75 ± 0,161
ДК	Самки	Весна	2,47±0,216	2,55±0,224	3,74 ± 0,328
		Лето	3,28±0,286	2,76±0,240	4,23 ± 0,368
		Осень	2,63±0,230	2,42±0,212	3,06 ± 0,268
	Самцы	Весна	2,47±0,217	2,65±0,232	3,69 ± 0,324
		Лето	2,74±0,248	3,15±0,285	4,19 ± 0,379
		Осень	2,50±0,230	2,69±0,248	3,47 ± 0,319
ДБ	Самки	Весна	2,09±0,183	2,08±0,183	2,69 ± 0,236
		Лето	2,95±0,257	1,98±0,150	2,72 ± 0,237
		Осень	2,14±0,188	1,72±0,173	2,11 ± 0,185
	Самцы	Весна	2,08±0,182	2,29±0,201	2,34 ± 0,205
		Лето	3,22±0,292	2,29±0,208	2,36 ± 0,214
		Осень	2,31±0,213	1,66±0,153	2,23 ± 0,205

Таблица Б.5 – Дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) счётных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Пол	Сезон	Источник изменчивости	df	ЧСЦ			ЧВА		
				MS	F	Доля влияния, %	MS	F	Доля влияния, %
Самки	Весна	Линия	64	12,95	3,79***	21,29	2,22	2,84***	15,42
		Поклоение	1	37,92	11,09***	2,31	4,00	5,11*	1,04
		Взаимодействие	64	4,37	1,28	0,00	0,84	1,07	0,00
		Случайная	520	3,42		76,40	0,78		83,54
	Лето	Линия	65	11,41	3,02***	15,69	2,23	2,54***	12,07
		Поклоение	1	13,39	3,55	0,00	16,39	19,37***	3,97
		Взаимодействие	65	5,38	1,42*	6,58	1,40	1,65**	9,62
		Случайная	528	3,78		77,73	0,85		74,34
	Осень	Линия	64	13,63	4,66***	23,32	1,87	2,23***	10,66
		Поклоение	1	34,16	11,67***	1,90	8,65	10,30**	2,44
		Взаимодействие	64	5,44	1,86***	10,94	0,88	1,05	0,00
		Случайная	520	2,93		63,85	0,84		86,91
Самцы	Весна	Линия	64	16,54	4,99***	25,21	1,65	2,41***	12,12
		Поклоение	1	79,28	23,93***	4,34	8,42	12,35***	2,94
		Взаимодействие	64	5,25	1,59**	7,39	0,78	1,14	0,00
		Случайная	520	3,31		63,06	0,68		84,95
	Лето	Линия	60	17,31	3,91***	22,26	2,28	2,40***	12,20
		Поклоение	1	24,80	5,60*	1,19	3,32	3,49	0,62
		Взаимодействие	60	3,84	0,87	0,00	1,26	1,33	0,00
		Случайная	488	4,43		76,55	0,95		87,18
	Осень	Линия	58	9,67	2,56***	13,48	1,22	1,85***	7,56
		Поклоение	1	14,04	3,71	0,00	8,07	12,24***	3,33
		Взаимодействие	58	2,52	0,67	0,00	0,80	1,21	0,00
		Случайная	472	3,78		86,52	0,66		89,11

Таблица Б.6 – Дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) мерных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Пол	Сезон	Источник изменчивости	<i>df</i>	ДК			ДБ		
				<i>MS</i>	<i>F</i>	Доля влияния, %	<i>MS</i>	<i>F</i>	Доля влияния, %
Самки	Весна	Линия	64	0,017	4,63 ^{***}	13,44	0,004	2,59 ^{***}	6,16
		Поклоение	1	1,360	367,42 ^{***}	43,12	0,279	166,15 ^{***}	26,14
		Взаимодействие	64	0,005	1,34 [*]	2,07	0,003	1,73 ^{**}	6,16
		Случайная	520	0,004		41,37	0,002		61,55
	Лето	Линия	65	0,019	5,96 ^{***}	16,32	0,005	3,68 ^{***}	12,14
		Поклоение	1	1,266	404,79 ^{***}	38,81	0,366	293,11 ^{***}	33,21
		Взаимодействие	65	0,010	3,34 ^{***}	14,28	0,005	3,78 ^{***}	24,29
		Случайная	528	0,003		30,59	0,001		30,36
	Осень	Линия	64	0,017	4,74 ^{***}	19,01	0,004	3,46 ^{***}	12,27
		Поклоение	1	0,317	89,52 ^{***}	13,74	0,184	151,40 ^{***}	22,30
		Взаимодействие	64	0,007	2,11 ^{***}	8,77	0,004	2,92 ^{***}	24,54
		Случайная	520	0,004		58,48	0,001		40,89
Самцы	Весна	Линия	64	0,013	5,01 ^{***}	11,64	0,005	4,02 ^{***}	14,93
		Поклоение	1	1,368	542,43 ^{***}	48,80	0,353	284,85 ^{***}	40,30
		Взаимодействие	64	0,005	2,00 ^{***}	4,65	0,002	1,75 ^{**}	7,46
		Случайная	520	0,003		34,91	0,001		37,31
	Лето	Линия	60	0,013	4,85 ^{***}	13,71	0,007	4,66 ^{***}	18,28
		Поклоение	1	0,708	266,86 ^{***}	31,46	0,334	225,87 ^{***}	32,97
		Взаимодействие	60	0,008	3,11 ^{***}	13,71	0,004	2,89 ^{***}	18,28
		Случайная	488	0,003		41,12	0,001		30,47
	Осень	Линия	58	0,015	5,51 ^{***}	19,29	0,004	3,33 ^{***}	13,04
		Поклоение	1	0,425	159,32 ^{***}	22,83	0,180	160,34 ^{***}	26,09
		Взаимодействие	58	0,006	2,09 ^{***}	9,65	0,003	2,06 ^{***}	17,39
		Случайная	472	0,003		48,23	0,001		43,48

Таблица Б.7 – Дисперсионный анализ количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Пол	Сезон	Источник изменчивости	df	Счётные признаки					
				ЧСЦ			ЧВА		
				MS	F	Доля влияния, в %	MS	F	Доля влияния, в %
Самки	Весна	Линия	64	12,95	3,61***	46,56	2,22	2,80***	37,48
		Случайная	585	3,58		53,44	0,80		62,52
	Лето	Линия	65	11,41	2,88***	38,47	2,23	2,39***	31,67
		Случайная	594	3,97		61,53	0,93		68,33
	Осень	Линия	64	13,63	4,19***	51,51	1,87	2,18***	28,24
		Случайная	585	3,26		48,49	0,86		71,76
Самцы	Весна	Линия	64	16,54	4,52***	54,02	1,65	2,33***	30,72
		Случайная	585	3,66		45,98	0,71		69,28
	Лето	Линия	60	17,31	3,93***	49,45	2,28	2,31***	30,34
		Случайная	549	4,40		50,55	0,99		69,66
	Осень	Линия	58	9,67	2,64***	35,32	1,22	1,77***	20,36
		Случайная	531	3,66		64,68	0,69		79,64
Мерные признаки									
				ДК			ДБ		
Самки	Весна	Линия	64	0,017	2,78***	37,29	0,004	1,90***	23,16
		Случайная	585	0,006		62,71	0,002		76,84
	Лето	Линия	65	0,019	3,08***	40,90	0,005	2,05***	25,94
		Случайная	594	0,006		59,10	0,002		74,06
	Осень	Линия	64	0,017	3,73***	47,62	0,004	2,36***	31,13
		Случайная	585	0,005		52,38	0,002		68,87
Самцы	Весна	Линия	64	0,013	2,46***	32,76	0,005	2,55***	34,06
		Случайная	585	0,005		67,24	0,002		65,94
	Лето	Линия	60	0,013	2,83***	37,86	0,007	2,89***	38,59
		Случайная	549	0,005		62,14	0,002		61,41
	Осень	Линия	58	0,015	3,89***	49,03	0,004	2,39***	31,71
		Случайная	531	0,004		50,97	0,002		68,29

Таблица Б.8 – Дисперсионный анализ изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Пол	Сезон	Источник изменчивости	df	Счётные признаки					
				ЧСЦ			ЧВА		
				MS	F	Доля влияния, в %	MS	F	Доля влияния, в %
Самки	Весна	Линия	64	15,49	2,23***	29,11	6,94	2,87***	38,37
		Случайная	130	6,94		70,89	2,42		61,63
	Лето	Линия	64	16,97	2,86***	38,23	6,07	4,17***	51,28
		Случайная	130	5,94		61,77	1,46		48,72
	Осень	Линия	64	10,90	2,51***	33,59	3,43	2,09***	26,68
		Случайная	130	4,33		66,41	1,64		73,32
Самцы	Весна	Линия	64	19,80	2,40***	31,82	6,09	2,26***	29,50
		Случайная	130	8,25		68,18	2,70		70,50
	Лето	Линия	60	26,48	3,20***	42,33	10,87	2,82***	37,71
		Случайная	122	8,27		57,67	3,86		62,29
	Осень	Линия	58	24,55	4,64***	54,82	4,48	2,86***	38,19
		Случайная	118	5,29		45,18	1,57		61,81
Мерные признаки									
				ДК			ДБ		
Самки	Весна	Линия	64	2,41	1,78**	20,74	2,36	1,99***	25,00
		Случайная	130	1,35		79,26	1,18		75,00
	Лето	Линия	65	3,29	2,09***	26,75	1,97	1,42*	11,69
		Случайная	129	1,57		73,25	1,41		88,31
	Осень	Линия	64	2,19	2,32***	30,32	1,69	2,13***	27,52
		Случайная	130	0,95		69,68	0,79		72,48
Самцы	Весна	Линия	64	2,54	1,58*	16,15	2,64	2,53***	33,90
		Случайная	130	1,61		83,85	1,04		66,10
	Лето	Линия	60	3,39	1,66**	18,07	3,14	1,91**	23,14
		Случайная	122	2,04		81,93	1,65		76,86
	Осень	Линия	58	2,64	2,74***	36,46	2,01	2,41***	32,15
		Случайная	118	0,97		63,54	0,83		67,85

Таблица Б.9 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по счётным морфологическим признакам и её сезонная динамика (первый подход)

Пол	Показатель	Сезон	Признак					
			ЧСЦ			ЧВА		
			Фенотипический класс (границы класса)					
			Н (min-17)	П (18-20)	В (21-max)	Н (min-19)	П (20)	В (21-max)
Самки	Число особей	весна	70	340	240	301	314	35
		лето	132	342	186	391	220	49
		осень	37	309	304	252	323	75
	\bar{x}	весна	16,6±0,08	19,1±0,04	22,2±0,09	18,5±0,04	20,0±0,00	21,2±0,06
		лето	16,5±0,06	18,9±0,04	22,1±0,09	18,5±0,03	20,0±0,00	21,1±0,04
		осень	16,7±0,09	19,2±0,04	22,3±0,08	18,6±0,05	20,0±0,00	21,1±0,04
	CV общее	весна	3,9±0,33	4,1±0,16	6,4±0,29	3,5±0,14	0,0±0,00	1,8±0,22
		лето	4,2±0,26	4,2±0,16	5,9±0,30	3,7±0,13	0,0±0,00	1,4±0,15
		осень	3,3±0,39	4,0±0,16	6,3±0,25	4,2±0,19	0,0±0,00	1,8±0,15
Самцы	Число особей	весна	84	335	231	218	378	54
		лето	130	328	152	319	241	50
		осень	39	260	291	150	335	105
	\bar{x}	весна	15,6±0,07	18,1±0,04	21,3±0,10	18,6±0,04	20,0±0,00	21,2±0,05
		лето	15,4±0,07	18,0±0,04	21,4±0,16	18,6±0,04	20,0±0,00	21,2±0,06
		осень	15,7±0,09	18,2±0,05	21,2±0,08	18,7±0,04	20,0±0,00	21,2±0,04
	CV общее	весна	3,9±0,30	4,3±0,17	6,9±0,32	3,1±0,15	0,0±0,00	1,9±0,18
		лето	5,1±0,32	4,4±0,17	9,1±0,52	4,3±0,17	0,0±0,00	1,9±0,19
		осень	3,6±0,40	4,1±0,18	6,3±0,26	2,4±0,14	0,0±0,00	1,9±0,13

Таблица Б.10 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы
по длине крыла и её сезонная динамика у самок
(первый подход)

Пол	Показатель	Сезон	Класс (границы класса)				
			ОН (min-1,55)	Н (1,56-1,62)	П (1,63-1,69)	В (1,70-1,76)	ОВ (1,77-max)
Самки	Число особей	весна	72	210	186	147	35
		лето	289	246	57	15	3
		осень	2	35	143	228	182
	\bar{x}	весна	1,51±0,005	1,60±0,001	1,66±0,001	1,72±0,002	1,79±0,005
		лето	1,49±0,003	1,59±0,001	1,65±0,002	1,72±0,004	1,79±0,012
		осень	1,53±0,007	1,61±0,003	1,66±0,002	1,73±0,001	1,81±0,003
	CV общее	весна	2,65±0,221	1,32±0,065	1,11±0,057	1,11±0,065	1,80±0,215
		лето	3,07±0,128	1,42±0,064	1,14±0,107	0,98±0,178	1,15±0,471
		осень	0,62±0,312	1,08±0,129	1,13±0,067	1,22±0,057	2,24±0,117
Самцы	Показатель	Сезон	ОН (min-1,64)	Н (1,65-1,78)	П (1,79-1,92)	В (1,93-2,06)	ОВ (2,07-max)
	Число особей	весна	8	119	379	144	0
		лето	40	328	272	20	0
		осень	0	17	265	345	23
	\bar{x}	весна	1,62±0,008	1,75±0,004	1,87±0,002	1,98±0,003	-
		лето	1,61±0,008	1,74±0,002	1,85±0,002	1,98±0,009	-
		осень	-	1,77±0,008	1,89±0,002	2,00±0,002	2,11±0,004
	CV общее	весна	1,39±0,347	2,31±0,150	1,98±0,072	1,87±0,110	-
		лето	3,02±0,338	2,23±0,087	1,86±0,080	1,97±0,312	-
осень		-	1,76±0,302	1,73±0,075	1,93±0,073	0,98±0,144	

Таблица Б.11 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы
по длине бедра и её сезонная динамика у самок
(первый подход)

Пол	Показатель	Сезон	Класс		
			Н (min-1,22)	П (1,23-1,32)	В (1,33-max)
Самки	Число особей	весна	63	452	135
		лето	96	491	73
		осень	3	192	455
	\bar{x}	весна	1,19±0,004	1,28±0,001	1,35±0,002
		лето	1,19±0,003	1,28±0,001	1,35±0,002
		осень	1,18±0,009	1,30±0,002	1,37±0,001
	CV общее	весна	2,50±0,223	2,09±0,069	1,34±0,081
		лето	2,57±0,185	2,23±0,071	1,24±0,102
		осень	1,32±0,538	1,87±0,095	2,07±0,069
Самцы	Показатель	Сезон	Н (min-1,16)	П (1,17-1,26)	В (1,27-max)
	Число особей	весна	77	407	166
		лето	127	414	69
		осень	4	191	395
	\bar{x}	весна	1,14±0,003	1,22±0,001	1,28±0,001
		лето	1,13±0,004	1,21±0,001	1,28±0,002
		осень	1,13±0,015	1,23±0,002	1,30±0,001
	CV общее	весна	2,40±0,194	1,99±0,070	1,32±0,072
		лето	3,60±0,226	2,12±0,074	1,09±0,093
осень		2,57±0,909	1,97±0,101	2,10±0,075	

Таблица Б.12 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по счётным морфологическим признакам и её сезонная динамика (второй подход)

Пол	Показатель	Сезон	Признак					
			ЧСЦ			ЧВА		
			Фенотипический класс					
			Н (15,7-18,3)	П (18,4-21,0)	В (21,1-23,7)	Н (17,9-18,7)	П (18,8-19,6)	В (19,7-20,5)
Самки	Число особей	весна	40	510	100	80	390	180
		лето	130	500	30	120	430	110
		осень	20	430	200	30	290	330
	\bar{x}	весна	18,0±0,20	19,7±0,08	21,9±0,22	18,6±0,11	19,3±0,05	19,9±0,05
		лето	17,9±0,15	19,6±0,09	21,3±0,36	18,5±0,09	19,2±0,05	19,9±0,07
		осень	18,0±0,32	20,0±0,08	21,9±0,15	18,6±0,17	19,3±0,06	19,9±0,04
	CV общий	весна	7,02±0,785	9,55±0,299	10,20±0,721	5,48±0,433	4,77±0,171	3,53±0,186
		лето	9,29±0,576	10,75±0,340	9,16±1,182	5,38±0,347	5,07±0,173	3,90±0,263
		осень	7,86±1,242	8,60±0,293	9,37±0,469	5,01±0,647	5,39±0,224	3,82±0,149
Самцы	Число особей	весна	200	420	30	30	300	320
		лето	360	240	10	70	360	180
		осень	80	470	40	0	140	450
	\bar{x}	весна	17,4±0,12	19,4±0,10	21,7±0,42	18,7±0,17	19,4±0,05	19,9±0,04
		лето	17,4±0,09	19,3±0,16	23,0±1,00	18,6±0,19	19,2±0,05	19,9±0,06
		осень	18,1±0,19	19,6±0,09	21,7±0,33	-	19,4±0,07	20,1±0,04
	CV общий	весна	10,08±0,504	10,24±0,353	10,66±1,376	5,09±0,657	4,58±0,187	3,75±0,148
		лето	10,02±0,374	12,92±0,590	13,35±2,985	8,37±0,707	4,59±0,171	4,32±0,228
		осень	9,30±0,735	9,83±0,321	9,61±1,074	-	4,56±0,273	3,91±0,130

Таблица Б.13 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы
по длине крыла и её сезонная динамика
(второй подход)

Пол	Показатель	Сезон	Фенотипический класс				
			ОН (1,70-1,76)	Н (1,77-1,83)	П (1,84-1,90)	В (1,91-1,97)	ОВ (1,98-2,04)
Самки	Число особей	весна	0	120	420	110	0
		лето	200	370	90	0	0
		осень	0	0	70	390	190
	\bar{x}	весна	-	1,81±0,008	1,87±0,004	1,93±0,007	-
		лето	1,74±0,006	1,80±0,004	1,86±0,008	-	-
		осень	-	-	1,89±0,008	1,94±0,003	2,00±0,004
	CV общий	весна	-	4,80±0,310	3,93±0,136	4,02±0,271	-
		лето	4,99±0,249	3,91±0,144	4,22±0,315	-	-
		осень	-	-	3,49±0,295	3,55±0,127	3,09±0,158
Самцы	Показатель	Сезон	ОН (1,49-1,55)	Н (1,56-1,62)	П (1,63-1,69)	В (1,70-1,76)	ОВ (1,77-1,83)
	Число особей	весна	10	140	480	2	0
		лето	340	240	30	0	0
		осень	0	0	110	370	110
	\bar{x}	весна	1,54±0,033	1,60±0,006	1,66±0,003	-	-
		лето	1,53±0,004	1,58±0,004	1,64±0,012	-	-
		осень	-	-	1,68±0,005	1,72±0,003	1,79±0,006
	CV общий	весна	6,77±1,513	4,33±0,259	4,29±0,138	3,31±0,523	-
		лето	4,23±0,162	4,42±0,202	4,00±0,517	-	-
осень		-	-	3,05±0,206	3,56±0,131	3,68±0,248	

Таблица Б.14 – Фенотипическая структура природной популяции дрозодилы по длине бедра и её сезонная динамика (второй подход)

Пол	Показатель	Сезон	Фенотипический класс		
			Н (1,21-1,27)	П (1,28-1,34)	В (1,35-1,41)
Самки	Число особей	весна	160	490	0
		лето	310	350	0
		осень	0	240	410
	\bar{x}	весна	1,26±0,004	1,30±0,002	-
		лето	1,26±0,003	1,29±0,002	-
		осень	-	1,33±0,003	1,36±0,002
	CV общий	весна	4,15±0,232	3,54±0,113	-
		лето	4,24±0,170	3,13±0,118	-
		осень	-	3,16±0,144	3,09±0,108
Самцы	Показатель	Сезон	Н (1,14-1,20)	П (1,21-1,27)	В (1,28-1,34)
		Число особей	весна	110	540
	лето		310	300	0
	осень		0	280	310
	\bar{x}	весна	1,19±0,004	1,23±0,002	-
		лето	1,18±0,003	1,22±0,002	-
		осень	-	1,26±0,002	1,29±0,002
	CV общий	весна	3,96±0,267	3,55±0,108	-
		лето	4,62±0,186	3,41±0,139	-
осень		-	3,20±0,135	3,18±0,128	

Таблица Б.15 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по средним счётным морфологическим признакам и её сезонная динамика (третий подход)

Пол	Показатель	Сезон	Признак					
			ЧСЦ			ЧВА		
			Фенотипический класс					
			Н	П	В	Н	П	В
Самки	Число особей	весна	90	460	100	80	540	30
		лето	220	420	20	120	500	40
		осень	20	430	200	20	490	140
	\bar{x}	весна	18,3±0,15	19,9±0,09	21,9±0,22	18,6±0,11	19,4±0,04	20,2±0,14
		лето	18,1±0,11	19,9±0,10	21,4±0,46	18,5±0,09	19,3±0,04	20,1±0,15
		осень	18,0±0,32	20,0±0,08	21,9±0,15	18,6±0,23	19,5±0,04	20,2±0,06
	CV общий	весна	8,04±0,599	9,42±0,310	10,20±0,721	5,48±0,433	4,62±0,141	3,77±0,486
		лето	9,30±0,444	10,68±0,368	9,64±1,525	5,38±0,347	4,95±0,156	4,62±0,516
		осень	7,86±1,242	8,60±0,293	9,37±0,469	5,66±0,895	4,94±0,158	3,65±0,218
Самцы	Число особей	весна	90	470	90	80	510	60
		лето	200	360	50	180	410	20
		осень	10	420	160	0	410	180
	\bar{x}	весна	16,7±0,14	19,0±0,09	20,8±0,25	18,8±0,11	19,7±0,04	20,2±0,09
		лето	17,0±0,12	18,6±0,11	21,1±0,50	18,8±0,09	19,6±0,04	20,2±0,20
		осень	17,4±0,64	19,1±0,09	20,7±0,16	-	19,7±0,04	20,2±0,06
	CV общий	весна	8,07±0,601	10,19±0,332	11,48±0,855	5,06±0,400	4,18±0,131	3,62±0,331
		лето	10,03±0,501	10,98±0,409	16,89±1,689	6,51±0,343	4,42±0,154	4,43±0,700
		осень	11,56±2,584	9,87±0,341	9,64±0,539	-	4,30±0,150	3,89±0,205

Таблица Б.16 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы
по средней длине крыла и её сезонная динамика
(третий подход)

Пол	Показатель	Сезон	Фенотипический класс				
			ОН	Н	П	В	ОВ
Самки	Число особей	весна	0	70	490	90	0
		лето	20	510	130	0	0
		осень	0	0	150	420	80
	\bar{x}	весна	-	1,80±0,011	1,87±0,003	1,94±0,008	-
		лето	1,70±0,020	1,77±0,004	1,85±0,006	-	-
		осень	-	-	1,90±0,006	1,96±0,003	2,02±0,007
	CV общий	весна	-	5,16±0,436	4,06±0,130	3,92±0,292	-
		лето	5,33±0,843	4,49±0,141	3,95±0,245	-	-
		осень	-	-	3,78±0,218	3,43±0,118	2,91±0,230
Самцы	Число особей	весна	0	70	490	90	0
		лето	30	510	70	0	0
		осень	0	0	80	430	80
	\bar{x}	весна	-	1,57±0,010	1,64±0,003	1,69±0,007	-
		лето	1,49±0,011	1,55±0,003	1,62±0,007	-	-
		осень	-	-	1,68±0,005	1,73±0,003	1,80±0,008
	CV общий	весна	-	5,25±0,444	4,25±0,136	3,88±0,290	-
		лето	3,90±0,503	4,54±0,142	3,39±0,286	-	-
		осень	-	-	2,92±0,231	3,58±0,122	3,95±0,312

Таблица Б.17 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по средней длине бедра и её сезонная динамика (третий подход)

Пол	Показатель	Сезон	Фенотипический класс		
			Н	П	В
Самки	Число особей	весна	200	430	20
		лето	350	300	10
		осень	0	140	510
	\bar{x}	весна	1,27±0,004	1,30±0,002	1,34±0,012
		лето	1,26±0,003	1,29±0,002	1,33±0,015
		осень	-	1,32±0,004	1,36±0,002
	CV общий	весна	3,97±0,198	3,46±0,118	4,04±0,640
		лето	4,17±0,157	2,99±0,122	3,66±0,818
		осень	-	3,36±0,201	3,09±0,097
Самцы	Число особей	весна	140	510	0
		лето	310	300	0
		осень	0	150	440
	\bar{x}	весна	1,19±0,004	1,23±0,002	-
		лето	1,18±0,003	1,22±0,002	-
		осень	-	1,25±0,003	1,29±0,002
	CV общий	весна	3,74±0,224	3,56±0,112	-
		лето	4,62±0,186	3,41±0,139	-
		осень	-	3,33±0,192	3,19±0,108

Таблица Б.18 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по изменчивости счётных морфологических признаков и её сезонная динамика (четвёртый подход)

Пол	Показатель	Сезон	Признак					
			ЧСЦ			ЧВА		
			Фенотипический класс					
			Н	П	В	Н	П	В
Самки	Число особей	весна	200	330	120	130	380	140
		лето	100	370	190	70	410	180
		осень	200	400	50	100	500	50
	\bar{x}	весна	19,8±0,12	19,9±0,12	20,3±0,24	19,7±0,06	19,4±0,05	18,9±0,10
		лето	19,1±0,18	19,2±0,10	19,7±0,19	19,2±0,10	19,2±0,05	19,1±0,10
		осень	20,4±0,12	20,5±0,11	20,6±0,40	20,0±0,06	19,6±0,04	19,2±0,25
	CV общий	весна	8,78±0,439	10,66±0,415	12,90±0,833	3,41±0,211	4,64±0,168	6,31±0,377
		лето	9,22±0,652	10,24±0,376	13,41±0,688	4,17±0,352	4,75±0,166	6,89±0,363
		осень	8,41±0,421	10,33±0,365	13,69±1,369	3,06±0,216	4,61±0,146	9,29±0,929
	CV внутри-линейный	весна	6,29±0,081	8,97±0,107	12,17±0,244	2,09±0,154	4,13±0,061	6,28±0,077
		лето	6,33±0,101	9,02±0,116	12,36±0,205	2,29±0,126	4,17±0,063	6,42±0,091
		осень	5,95±0,109	8,64±0,089	11,96±0,222	2,47±0,057	4,12±0,057	8,14±0,990
Самцы	Число линий	весна	160	380	110	200	430	20
		лето	90	210	310	60	510	40
		осень	150	260	180	110	480	0
	\bar{x}	весна	18,3±0,14	19,0±0,11	19,6±0,27	19,9±0,04	19,5±0,05	19,4±0,30
		лето	17,8±0,14	17,8±0,12	18,7±0,16	19,7±0,07	19,4±0,04	18,6±0,32
		осень	19,5±0,11	19,5±0,12	19,6±0,20	20,1±0,05	19,9±0,04	
	CV общий	весна	9,68±0,541	11,13±0,404	14,47±0,976	2,78±0,139	4,97±0,170	6,97±1,102
		лето	7,38±0,550	9,92±0,484	15,30±0,614	2,56±0,234	5,00±0,157	10,85±1,213
		осень	7,06±0,407	9,64±0,423	13,77±0,726	2,50±0,168	4,63±0,149	
	CV внутри-линейный	весна	6,08±0,166	8,98±0,094	13,24±0,306	2,11±0,095	4,44±0,070	6,78±0,090
		лето	6,68±0,092	8,74±0,103	12,92±0,221	2,07±0,135	4,40±0,063	9,98±0,904
		осень	5,87±0,157	8,82±0,113	12,77±0,195	2,11±0,149	4,19±0,078	

Таблица Б.19 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по изменчивости мерных морфологических признаков и её сезонная динамика (четвёртый подход)

Пол	Показатель	Сезон	Признак			
			ДК		ДБ	
			Фенотипический класс			
			Н	В	Н	В
Самки	Число особей	весна	280	370	240	410
		лето	380	280	260	400
		осень	480	170	390	260
	\bar{x}	весна	1,89±0,004	1,86±0,005	1,29±0,002	1,29±0,003
		лето	1,79±0,003	1,78±0,006	1,28±0,002	1,27±0,003
		осень	1,96±0,003	1,94±0,007	1,35±0,002	1,34±0,003
	CV общий	весна	3,62±0,153	5,08±0,187	2,91±0,133	4,32±0,151
		лето	3,74±0,136	5,91±0,250	2,78±0,122	4,47±0,158
		осень	3,50±0,113	4,75±0,257	2,68±0,096	4,08±0,179
	CV внутри-линейный	весна	2,61±0,053	3,95±0,064	2,27±0,043	3,66±0,061
		лето	2,63±0,040	4,21±0,103	2,13±0,037	3,37±0,058
		осень	2,60±0,044	4,02±0,103	2,07±0,034	3,34±0,054
Самцы	Число линий	весна	230	420	280	370
		лето	280	330	200	410
		осень	390	200	350	240
	\bar{x}	весна	1,65±0,004	1,64±0,004	1,23±0,002	1,22±0,003
		лето	1,56±0,004	1,54±0,004	1,21±0,003	1,20±0,003
		осень	1,73±0,003	1,74±0,006	1,28±0,002	1,27±0,003
	CV общий	весна	3,66±0,171	5,13±0,177	3,07±0,130	4,34±0,160
		лето	3,94±0,166	5,27±0,205	2,95±0,147	4,98±0,174
		осень	3,39±0,121	5,03±0,251	2,78±0,105	4,22±0,193
	CV внутри-линейный	весна	2,39±0,042	3,77±0,067	2,12±0,041	3,47±0,072
		лето	2,51±0,042	4,10±0,090	2,26±0,052	3,72±0,080
		осень	2,40±0,046	3,98±0,087	2,16±0,039	3,47±0,074

Таблица Б.20 – Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между \bar{x} и CV количественных морфологических признаков и их сезонная динамика

Пол	Сезон	Признак			
		ЧСЦ	ЧВА	ДК	ДБ
самки	весна	0,24	-0,55***	-0,27*	-0,29*
	лето	0,23	-0,30*	-0,24	-0,56***
	осень	0,22	-0,47**	-0,22	-0,16
	по всем сезонам	0,11	-0,47**	-0,35	-0,38**
самцы	весна	0,31	-0,47**	-0,15	-0,18
	лето	0,52	-0,44**	-0,10	-0,44**
	осень	-0,02	-0,24	-0,03	-0,26*
	по всем сезонам	0,20	-0,44**	-0,23	-0,36**

Таблица Б.21 – 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***

Таблица Б.22 – Фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по корреляции количественных морфологических признаков и её сезонная динамика (пятый подход)

Пара признаков	Показатель	Пол Класс	Самки			Самцы		
			N	St	P	N	St	P
ЧСЩ× ЧВА	Число линий в классе	весна	4	56	5	5	51	9
		лето	4	60	2	7	47	7
		осень	6	50	9	4	46	9
	Г ₂	весна	-0,60±0,056	0,10±0,033	0,70±0,048	-0,67±0,032	-0,01±0,037	0,57±0,032
		лето	-0,63±0,038	0,05±0,035	0,63±0,039	-0,62±0,034	0,01±0,039	0,57±0,014
		осень	-0,65±0,038	0,05±0,032	0,56±0,016	-0,57±0,016	-0,03±0,038	0,65±0,028
ДК ×ДБ	Число линий в классе	весна		18	47	16	49	
		лето		24	42	28	33	
		осень	2	28	35	29	30	
	Г ₂	весна		0,51±0,019	0,81±0,011	0,40±0,048	0,81±0,012	
		лето		0,36±0,038	0,80±0,015	0,39±0,039	0,81±0,015	
		осень	-0,59±0,071	0,32±0,047	0,76±0,016	0,36±0,038	0,79±0,015	

Таблица Б.23 – Дисперсионный анализ плодовитости у линий дрозофилы
из разных сезонных выборок

Выборка	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
Весенняя	Линия	65	119,37	3,4***
	Плотность	1	134466,50	3866,0***
	Опыт	1	1115,97	32,1***
	Взаимодействия:			
	линия-плотность	65	83,47	2,4***
	линия-опыт	65	104,34	3,0***
	плотность-опыт	1	634,81	18,3***
	линия-плотность-опыт	65	75,91	2,2***
	Остаточная	264	34,78	-
Летняя	Линия	65	83,67	3,3***
	Плотность	1	59815,61	2350,6***
	Опыт	1	3857,70	151,6***
	Взаимодействия:			
	линия-плотность	65	41,77	1,6**
	линия-опыт	65	38,93	1,5*
	плотность-опыт	1	39,58	1,6
	линия-плотность-опыт	65	21,99	0,9
	Остаточная	264	25,45	-
Осенняя	Линия	64	51,31	2,4***
	Плотность	1	32858,84	1554,8***
	Опыт	1	466,65	22,1***
	Взаимодействия:			
	линия-плотность	64	18,65	0,9
	линия-опыт	64	28,72	1,4
	плотность-опыт	1	75,73	3,6
	линия-плотность-опыт	64	19,24	0,9
	Остаточная	260	21,13	-

Таблица Б.24 – Сравнение разных фенотипических классов популяции дрозофилы по плодовитости и реакции на увеличение плотности в различные сезоны

Подход	Сезон	Класс	Границы класса	Плодовитость при плотности	
				16♀♀ : 16♂♂	2♀♀ : 2♂♂
Основное тестирование (первый подход)	Весна	Н	до 0,20	6,7±0,18	40,4±1,03
		П	0,20–0,29	7,5±0,98	34,4±2,10
		В	0,30–0,39	8,8±0,0	28,5±0,0
		ОВ	свыше 0,39	–	–
	Лето	Н	до 0,20	6,1±0,47	30,2±1,92
		П	0,20–0,29	7,6±0,20	29,1±0,83
		В	0,30–0,39	9,2±0,34	29,0±1,21
		ОВ	свыше 0,39	10,9±0,34	26,0±2,10
	Осень	Н	до 0,20	4,1±0,30	22,7±1,68
		П	0,20–0,29	6,0±0,23	22,9±0,74
		В	0,30–0,39	7,9±0,24	23,5±0,60
		ОВ	свыше 0,39	9,1±0,63	20,7±1,12
Второй подход (второй подход)	Весна	Н	до 0,20	3,0±0,17	18,7±0,55
		П	0,20–0,26	4,2±0,22	18,7±0,77
		В	0,27–0,33	5,3±0,33	19,4±0,99
		ОВ	свыше 0,33	5,4±0,35	15,4±0,74
	Осень	Н	до 0,20	2,8±0	15,0±0
		П	0,20–0,26	3,9±0,23	17,4±0,81
		В	0,27–0,33	4,6±0,17	15,9±0,53
		ОВ	свыше 0,33	5,5±0,29	15,4±0,71

Таблица Б.25 – Сравнение генетической структуры популяции дрозофилы по плодовитости и реакции на увеличение плотности в разные сезоны

Выборка	Класс	Плодовитость при плотности		Индекс регуляции	Число линий в классе
		2♀♀ : 2♂♂	16♀♀ : 16♂♂		
Весенняя	Н	43,6±1,54	5,8±0,41	0,14±0,01	15
	П	38,4±0,83	7,0±0,28	0,20±0,01	36
	В	34,9±1,53	7,5±0,38	0,23±0,02	15
Летняя	Н	28,3±2,17	5,1±0,67	0,18±0,03	5
	П	29,6±0,57	7,9±0,22	0,27±0,01	56
	В	24,7±1,77	9,9±0,82	0,43±0,04	5
Осенняя	В	22,9±0,04	7,0±0,18	0,31±0,01	65

Таблица Б.26 – Дисперсионный анализ холодоустойчивости выборок линий дрозофилы, отловленных в разные сезоны

Выборка	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
Весенняя	Линия	64	4982,1	1,8*
	Поколение	1	26415,2	9,7***
	Остаточная	64	2728,2	-
Летняя	Линия	65	1009,5	1,1
	Поколение	1	42220,0	49,3***
	Остаточная	65	878,5	-
Осенняя	Линия	65	4080,9	1,3
	Поколение	1	4297,0	1,4
	Остаточная	65	3107,8	-

Таблица Б.27 – Изменчивость плодовитости и морфологических признаков у особей р- и н-особей

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

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Табличный материал к главе 5, разделу 5.3

Таблица В.1 – Дисперсионный анализ количественных морфологических признаков *E. baicalensis* из природной популяции в 2001 и 2004 гг.

Признак	Год	Источник изменчивости	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
ЧЩА	2001	Проба	4,46	8	0,56	0,88
		Случайная	279,32	441	0,63	
	2004	Проба	19,80	15	1,32	2,36**
		Случайная	438,20	784	0,56	
5ДСА	2001	Проба	954,5	8	119,3	1,71
		Случайная	30826,9	441	69,9	
	2004	Проба	4342,9	15	289,5	3,95***
		Случайная	57462,9	784	73,3	
6ДСА	2001	Проба	823,3	8	102,9	2,25*
		Случайная	20161,3	441	45,7	
	2004	Проба	5498,8	15	366,6	5,60***
		Случайная	51320,3	784	65,5	
ДЦФ	2001	Проба	245958,9	8	30744,9	23,78***
		Случайная	570099,2	441	1292,7	
	2004	Проба	328866,1	15	21924,4	16,87***
		Случайная	1018705,3	784	1299,4	
ДН	2001	Проба	483623,7	8	60453,0	20,35***
		Случайная	1310214	441	2971,0	
	2004	Проба	326192,2	15	21746,1	8,71***
		Случайная	1956670	784	2495,8	

Таблица В.2 – Достоверность динамики фенотипической структуры
по количественным морфологическим признакам *E. baicalensis*
по критерию хи-квадрат

Признак	Класс	Границы класса	Число особей в классе		$\chi^2; df P$		
			2001	2004	Между годами	Между сезонами	
						в 2001 г.	в 2004 г.
ЧЩА	ОН	3–5	6	13	5,65; 3	82,6; 24 ***	320,1; 45 ***
	Н	6	70	74			
	П	7	15	87			
	В	8–9	359	626			
5ДСА	ОН	38–46	4	17	18,40; 4 ***	237,9; 32 ***	307,9; 60 ***
	Н	47–55	312	426			
	П	56–64	7	145			
	В	65–73	127	199			
	ОВ	74–82	0	13			
6ДСА	ОН	38–46	1	7	18,36; 3 ***	257,9; 32 ***	759,9; 60 ***
	Н	47–55	53	119			
	П	56–64	13	155			
	В	65–73	373	474			
	ОВ	74–82	10	45			
ДЦФ	ОН	174–214	52	84	0,55; 4	245,0; 32 ***	1070,2; 60 ***
	Н	215–255	115	200			
	П	256–295	189	370			
	В	296–336	64	92			
	ОВ	337–377	30	54			
ДН	ОН	222–275	24	14	5,10; 5	215,8; 40 ***	2127,9; 75 ***
	Н	276–329	64	75			
	ПМ	330–383	145	260			
	ПК	384–437	113	290			
	В	438–491	90	135			
	ОВ	492–545	14	26			

Таблица В.3 – Сезонная динамика количественных морфологических признаков
E. baicalensis из природной популяции в 2001 и 2004 гг.

Признак	Год	Период	N	Среднее	Сезон года
ЧЩА	2001	–	450	692,7±3,36	все сезоны
	2004	возрастание	750	698,1±2,36	все сезоны
		снижение	50	658,1±15,73	весна
5СА	2001	–	450	60,0±0,36	все сезоны
	2004	возрастание	350	63,6±0,73	все сезоны
		снижение	450	57,3±0,55	весна, лето
6СА	2001	возрастание	100	72,7±1,00	лето
		снижение	350	70,0±0,36	все сезоны
	2004	возрастание	450	72,7±1,00	осень
		снижение	350	64,5±0,73	все сезоны
ДЦФ	2001	возрастание	200	305,4±4,09	лето
		снижение	250	243,6±2,55	весна
	2004	возрастание	400	294,5±3,00	осень
		снижение	400	242,7±2,18	весна, лето
ДН	2001	возрастание	250	418,1±4,27	лето
		снижение	200	349,1±4,18	весна
	2004	возрастание	500	420,9±3,18	лето, осень
		снижение	300	360,9±4,73	весна