

АНАЛИЗ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ КЛОНОВ *DAPHNIA MAGNA* НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ВЕДЕНИЯ КУЛЬТУРЫ

© А. П. Миронова

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург;
электронный адрес: antoninamironova@mail.ru

Исследовано 30 клонов дафний по признаку теплоустойчивости (ТУ) организма на начальных этапах ведения культуры: 10 клонов погибло перед выметом потомства в F_2 , оставшиеся клоны успешно размножались и давали последующие поколения. На основании изменения в F_1 индивидуального уровня ТУ клонов по сравнению с родонаучальницами было сделано заключение о нарушении работы механизмов физиологического гомеостаза в популяции у погибших клонов. У оставшихся клонов наблюдали высокую отрицательную корреляцию между исходным индивидуальным уровнем устойчивости и его изменением в F_1 и F_2 , а также резкое сужение диапазона изменчивости в F_1 . В этой группе животных отмечены значительная лабильность индивидуального уровня устойчивости, его способность регулировать сдвиг своей устойчивости, что обуславливает хорошую работу механизмов физиологического гомеостаза.

Ключевые слова: теплоустойчивость, вариабельность, индивидуальный уровень, гомеостаз.

В выборках образцов изолированной ткани от разных животных в популяции обнаружена отрицательная корреляция между исходным уровнем теплоустойчивости (ТУ) ткани и его приростом в результате воздействия нагрева, а также сужение диапазона изменчивости уровня устойчивости (Схоль, 1971; Миронова, 1980, и др.). Аналогичные закономерности получены и при действии на изолированную ткань пойкилотермных животных химических веществ на ранних сроках их воздействия (см. обзор: Миронова, 2003).

В дальнейшем нами было показано, что при удлинении срока предварительного воздействия как химических агентов, так и повышенной температуры на изолированную ткань происходит нарушение отрицательной корреляции между исходным индивидуальным уровнем устойчивости ткани и его приростом и расширение диапазона межорганизменной изменчивости уровня устойчивости ткани. Это служит сигналом последующей гибели ткани (Миронова, 1998, 1999, 2002, 2003; Миронова, Розанов, 2000; Миронова, Кулева, 2003).

Эти закономерности, полученные на изолированных тканях, по-видимому, носят общий характер, так как обнаружены и на целых организмах в популяциях животных. Так, при изучении изменений индивидуальных уровней ТУ организмов в популяциях пойкилотермных животных обнаружено, что разные особи в популяции неодинаково повышают свой уровень ТУ в ответ на сигнальное (акклиматационное) повышение температуры среды. Наиболее значительно повышают уровень ТУ низкоустойчивые особи, а высокоустойчивые изменяют его в меньшей степени. В результате наблюдаются отрицательная корреляция между исходным индивидуальным уровнем ТУ организма и его изменением и сужение диапазона

изменчивости уровня устойчивости организма. На обширном экспериментальном материале с изучением акклиматационного повышения ТУ организмов в популяциях пойкилотермных животных было установлено, что популяция представляет собой целостную систему, способную к саморегуляции, к физиологическому гомеостазу (Ushakov, Bugayeva, 1975; Ushakov, 1977; Ushakov et al., 1977a, 1977b; Ушаков, 1982a, 1982b; Ушаков, Пашкова, 1989a, 1989b, и др.). Саморегуляция достигается тремя способами: падением наследуемости уровня теплоустойчивости организма, фенотипической маскировкой генетических различий особей в устойчивости и адаптивном изменении их селективного ранга, реранжировке по Ушакову (1982a).

На основании сходства процессов, происходящих в популяции организмов при тепловой акклиматации (относительно слабое воздействие) и происходящих в выборке образцов изолированной ткани из популяции, мы предполагаем, что при усилении воздействия как в выборках ткани, так и в популяции организмов произойдет нарушение механизмов реакции, обусловленных исходным уровнем. Для выборки образцов изолированной ткани это уже было показано. В популяции организмов это приведет к нарушению работы механизмов физиологического гомеостаза, и как следствие будет наблюдаться отбор организмов. Следует отметить, что мы исходили из взглядов Ушакова (Ushakov, Bugayeva, 1975; Ushakov, 1977; Ushakov et al., 1977a, 1977b; Ушаков, 1982a, 1982b; Ушаков, Пашкова, 1989a, 1989b, и др.), изучавшего тепловую акклиматацию популяций пойкилотермных животных. Вместе с тем, согласно Н. А. Колчанову, в любых биологических системах функционируют регуляторные контуры с отрицательными обратными связями (Колчанов, Матуш-

кин, 1997; Колчанов и др., 2001). Это обстоятельство свидетельствует в пользу нашего предположения.

Для проверки нашего предположения удобным объектом являются клоны *Daphnia magna*. Так, при перенесении этих животных в лабораторные условия часть клонов гибнет в первой (F_1) и второй (F_2) генерациях, т. е. перенос животных из природы оказывается достаточно сильным воздействием для части клонов (Ушаков, Пашкова, 1983).

В связи с изложенным целью настоящего исследования являлось изучение работы механизмов физиологического гомеостаза популяции. Поскольку разработка концепции физиологического гомеостаза в популяции животных была сделана на основе анализа изменений ТУ организма или их клонов, мы в настоящей работе исследовали изменения ТУ клонов дафний. Для этого определяли коэффициенты корреляции между исходным (у родоначальниц клонов) индивидуальным уровнем ТУ организма и его изменением у клонов в F_1 и F_2 , а также между самими уровнями ТУ у организма родоначальниц и у клонов в F_1 и F_2 . Определяли также диапазон изменчивости уровня ТУ у родоначальниц и у клонов в F_1 и F_2 , а также отдельные компоненты изменчивости. Параллельно вели наблюдения за плодовитостью клонов дафний как показателя приспособленности.

Материал и методика

Работу проводили на дафниях *Daphnia magna*, отловленных в водоеме (ст. Руччи, Ленинградская обл.) в августе при температуре воды 18—19 °C. К опытам приступали немедленно после привоза животных. Для получения клонов животных 30 дафний (далее будем их называть родоначальницами) помещали по одной в сосуды емкостью 0.4 л. Культуру вели при 12-часовом освещении и температуре 20—21 °C. Животных кормили дрожжами. Отстойную воду подливали в сосуды ежедневно, полный ее обмен производили через 7—9 сут.

Животные размножались партеногенетически. При появлении потомства у родоначальниц (F_1) наблюдения вели за трёмя последовательными кладками. Дафний каждого клона из третьей кладки отсаживали по одной в отдельные сосуды для получения потомства в F_2 . При появлении потомства в F_2 наблюдения вели также за трёмя последовательными кладками. Подсчитывали количество молоди в каждой кладке. Для этого каждую кладку помещали на специальное ситечко из мельничного газа. Подсчет молоди вели под бинокулярной лупой. Плодовитость дафний оценивали как по количеству молоди в каждой кладке, так и по сумме животных в трех последовательных кладках. После этого определяли уровень ТУ у родоначальниц клонов. Определение ТУ клонов дафний в F_1 и F_2 проводили на животных третьей кладки строго через 3 сут после вымета потомства. Уровень ТУ дафний определяли в термостате с отстойной водой, нагретой до 37.5 ± 0.1 °C. Наблюдали за сокращением сердца под бинокулярной лупой МБС-1 при 8-кратном увеличении. В опыт брали по 5—10 животных из каждого клона.

Критерием уровня ТУ организма служило время действия нагрева, вызывающего остановку сокращений сердечной мышцы. Этот показатель, по литературным данным (Ушаков, Пашкова, 1983; Kuvivuori, Lahdes, 1996) и собственным наблюдениям, соответствовал необратимому повреждению организма, т. е. его тепловой смерти.

При статистической обработке данных использовали логарифмические значения времени тепловой гибели животных, так как этот показатель имеет логнормальное распределение (Ушаков и др., 1968). Определяли уровень ТУ родоначальниц клонов и его значение в F_1 и F_2 . Вычисляли коэффициент корреляции между уровнем ТУ организма родоначальниц с уровнями ТУ клонов в F_1 и F_2 , коэффициент корреляции между уровнями ТУ родоначальниц и величиной и направлением (знаком) его изменения у клонов в F_1 и F_2 . Межклональную и внутриклональную изменчивость оценивали по значениям дисперсии — σ^2 , применяли однофакторный дисперсионный анализ (Урбах, 1963).

Оценку достоверности различий проводили в основном методом Стьюдента—Фишера. Различия считали достоверными при $P \leq 0.05$.

Результаты

Из 30 клонов до вымета потомства в F_2 погибла третья (10). Это были, если судить по индивидуальному уровню ТУ организма, как низко-, так и высокоустойчивые клоны. Остались средние по этому показателю клоны. При этом у оставшихся клонов наблюдали постепенное падение среднего уровня ТУ с 30 мин (1.48 ед. Ig) у родоначальниц до 23 мин (1.36 ед. Ig) в F_1 и до 14 мин (1.15 ед. Ig, $P < 0.05$) в F_2 . Отметим, что у погибших клонов в F_1 средний уровень ТУ практически не отличался от среднего уровня ТУ у оставшихся — 20 мин (1.30 ед. Ig) (см. таблицу; рис. 1, а).

Плодовитость дафний по мере нахождения в условиях лаборатории повышалась. У оставшихся в живых клонов она повышалась в среднем от 5 особей у родоначальниц в первой кладке F_1 до 30—40 особей в последующих кладках и в F_2 . Последнее, по-видимому, свидетельствует об успешном приспособлении оставшихся клонов животных к лабораторным условиям. Возможно, это связано с хорошим питанием в условиях лаборатории. Следует отметить, что между индивидуальным уровнем ТУ родоначальниц и количеством особей в F_1 по сумме трех последовательных кладок наблюдалась довольно высокая корреляция ($r = 0.66$; $P < 0.05$) (рис. 2). Следовательно, более теплоустойчивые клоны оставляли большее потомство.

В дальнейшем анализ всех характеристик вели отдельно для погибших и оставшихся клонов дафний. Анализ индивидуальных изменений ТУ организма у погибших и оставшихся клонов показал следующее. У погибших клонов между уровнем ТУ родоначальниц и и реактивным сдвигом (величиной и направлением, т. е.

Некоторые показатели изменения теплоустойчивости (ТУ) клонов дафний

Объект	Средний уровень ТУ		Дисперсия уровня ТУ (σ^2)		
	ед. Ig	мин	общая	меж-клональная	внутри-клональная
Родоначальницы	1.48	30	0.0779		
F_1 погибшие	1.30	20	0.2539	0.2421	0.0118
оставшиеся	1.36	23	0.0308	0.0229	0.0079
F_2 »	1.15	14	0.1711	0.0967	0.0744

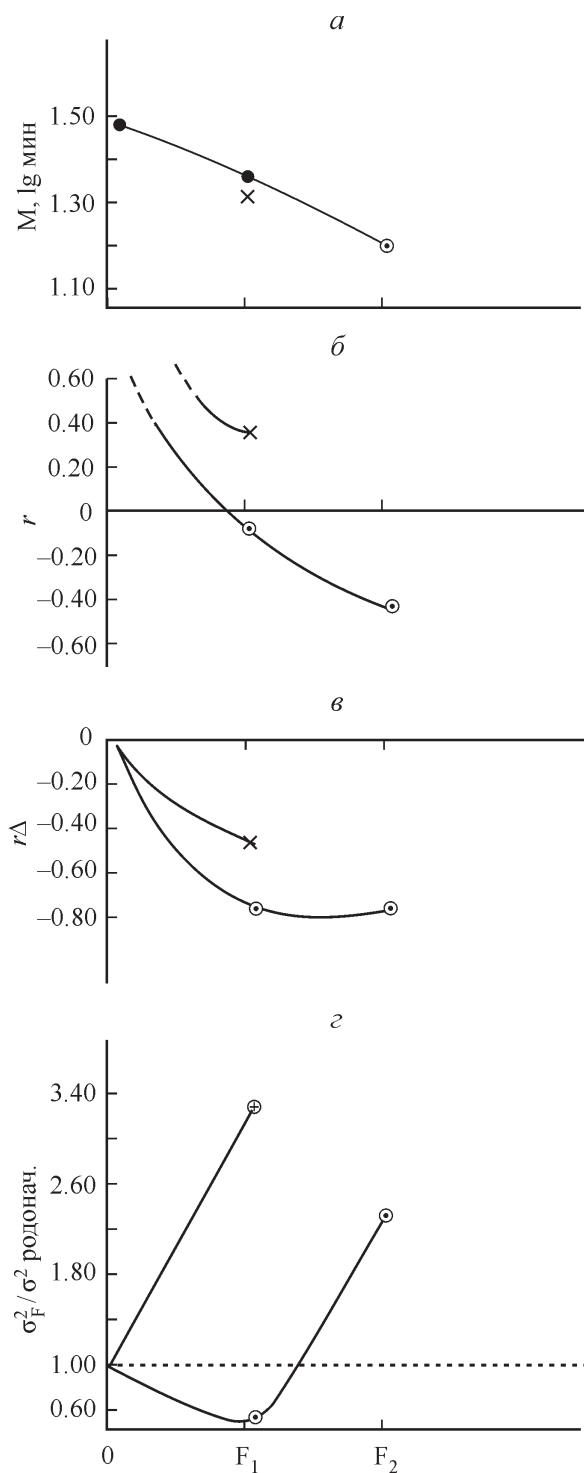


Рис. 1. Изменение в поколениях среднего уровня (M) теплоустойчивости (ТУ) организма дафний, коэффициента корреляции (r) между уровнем ТУ родоначальниц и уровнем ТУ в F₁ и F₂, коэффициента корреляции (r_Δ) между уровнем ТУ родоначальниц и его реактивным сдвигом в F₁ и F₂ и индивидуальной изменчивости уровня ТУ (σ^2).

По оси абсцисс: 0 — родоначальницы, F₁ — первое поколение, F₂ — второе поколение; по оси ординат: а — M, lg мин, б — значение r; в — значение r_Δ, г — $\sigma^2_F / \sigma^2_{\text{родонат}}$, где $\sigma^2_{\text{родонат}}$ — дисперсия уровня ТУ организма дафний у родоначальниц, σ^2_F — дисперсия признака у потомков. Кружками обведены точки, достоверно отличающиеся от исходного значения показателей (у родоначальниц клонов). Точки — результаты опытов у оставшихся клонов, крестики — результаты опытов у погибших в F₁ клонов.

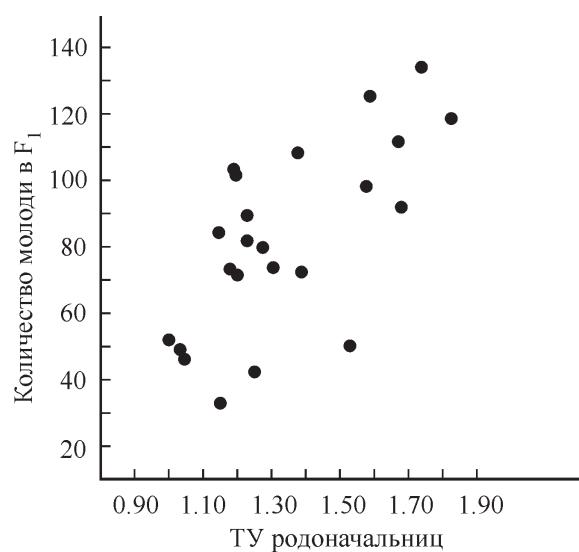


Рис. 2. Корреляция между теплоустойчивостью (ТУ) организма дафний родоначальниц клонов и их плодовитостью. По оси абсцисс — уровень ТУ организма родоначальниц, lg мин; по оси ординат — количество молоди в F₁ по сумме трех кладок.

знаком) уровня ТУ у потомков в F₁ обнаружена небольшая отрицательная корреляция ($r_\Delta = -0.46$; рис. 1, в). Между самими уровнями ТУ организма клонов сохранилась некоторая положительная корреляция ($r = 0.38$; рис. 1, б). При этом наблюдалось расширение диапазона исходной изменчивости $\sigma^2_{F_1} / \sigma^2_{\text{родонат.}} = 3.26$ ($P < 0.05$) (см. таблицу; рис. 1, г).

У оставшихся клонов дафний эти показатели были иными. В F₁ наблюдалось падение до 0 положительной корреляции между уровнями ТУ родоначальниц и уровнями ТУ организма отдельных клонов (рис. 1, б). Вместе с тем отмечены значительно более высокая отрицательная корреляция между уровнем ТУ родоначальниц и его реактивным сдвигом у потомков в F₁ ($r_\Delta = -0.78$; $P < 0.05$) (рис. 1, в) и резкое сужение исходного диапазона изменчивости уровня ТУ организма: $\sigma^2_{F_1} / \sigma^2_{\text{родонат.}} = 0.40$ ($P < 0.05$) (рис. 1, г). В F₂ у этих же клонов отрицательная корреляция между ТУ родоначальниц и реактивным сдвигом ТУ у потомков оставалась высокой ($r_\Delta = -0.79$; рис. 1, в), но вместо положительной наблюдалась отрицательная корреляция между уровнем ТУ родоначальниц и этим уровнем у потомков в F₂ ($r = -0.41$; рис. 1, б), т. е. произошла перестройка клонов по уровню ТУ. При этом наблюдалось резкое расширение диапазона изменчивости $\sigma^2_{F_2} / \sigma^2_{\text{родонат.}} = 2.20$ ($P < 0.05$) (рис. 1, г).

На рис. 3 показаны изменения индивидуальных уровней у большинства отдельных клонов родоначальниц в F₁ и F₂. Из этого рисунка следует, что часть клонов в F₁ отреагировала не приближением своего уровня ТУ к некоему среднему, а, наоборот, у них наблюдалось отклонение от этого уровня. Именно эти клоны и погибли, не оставив потомства в F₂.

Исходя из приведенных выше данных у этих же клонов обнаружена довольно низкая отрицательная корреляция между уровнем ТУ родоначальниц с величиной и направлением его изменения у потомков в F₁ по сравнению со значением этой корреляции у оставшихся клонов. Из этого следует, что погибли именно те клоны, у которых нарушено регулирование исходным уровнем реактивного сдвига уровня устойчивости. Это-то, по-видимому, и яв-

лось причиной наблюдавшегося в этот момент расширения индивидуальной (межклональной) изменчивости у погибших клонов.

Остались те клоны, у которых наблюдалась хорошая обратная зависимость реактивного сдвига устойчивости с ее исходным уровнем у родоначальниц и которые поэтому ответили на неблагоприятное воздействие сужением диапазона изменчивости уровня ТУ. Этот уровень приблизился к некоему новому среднему значению. На рис. 3 также отчетливо видно, что погибли клоны в основном с низким и высоким уровнями ТУ организма.

Следует отметить, что у погибших клонов по сравнению с оставшимися плохо срабатывал такой механизм гомеостаза, как пераранжировка по уровню индивидуальной устойчивости. Об этом говорит тот факт, что у погибших клонов уровень ТУ родоначальниц еще коррелировал с уровнем ТУ клонов в F_1 .

Любопытно то обстоятельство, что у погибших клонов наблюдалось отсутствие корреляции между ТУ родоначальниц и количеством молоди в F_1 . У оставшихся клонов эта корреляция была высокой: $r = 0.82$. Усиление корреляции по сравнению с наблюдавшейся для всей выборки естественно, так как из выборки отселялись клоны с отсутствием корреляции между приведенными показателями, т. е. в целом популяция сохранила свои параметры по такому важному показателю, как плодовитость.

Чтобы установить вклад межклональной и внутриклональной изменчивости в ее динамике, результаты опытов обсчитывали однофакторным дисперсионным анализом. Из данных таблицы следует, что погибшие клоны характеризуются значительной общей дисперсией признака ТУ организма. Это неудивительно, так как ранее мы говорили, что погибли в основном низко- и высокоустойчивые клоны. На долю внутриклональных различий приходится незначительная доля дисперсии.

У оставшихся клонов в F_1 наблюдали значительно меньшую межклональную изменчивость признака ТУ организма. Однако наряду с этим наблюдали и чрезвычайно низкую дисперсию внутриклональной изменчивости. Несомненно, что при сужении изменчивости межклональная компонента изменчивости имела большее влияние на этот эффект.

В F_2 наблюдали значительное расширение диапазона изменчивости у выживших клонов дафний. Как следует из данных таблицы, в этот момент происходило увеличение как межклональной дисперсии, так и внутриклональной, причем последняя увеличивалась более значительно, почти в 10 раз. Из этого следует, что если в процессе сужения изменчивости большее значение имеет межклональная изменчивость, то в процессе расширения диапазона изменчивости основную роль играет внутриклональная изменчивость. Однако следует отметить, что и в F_2 у оставшихся клонов общая дисперсия признака ТУ организма значительно ниже, чем у погибших клонов дафний. Они различаются практически в 1.5 раза.

Обсуждение

Исходная общая дисперсия у родоначальниц клонов, наблюдавшаяся нами, была высокой. Кроме того, у оставшихся клонов дафний значение дисперсии в F_1 в нашей работе практически совпадает с таким, полученным в F_1 у дафний в работе Ушакова и Пашковой (1983). Однако в остальном наблюдается существенное отличие на-

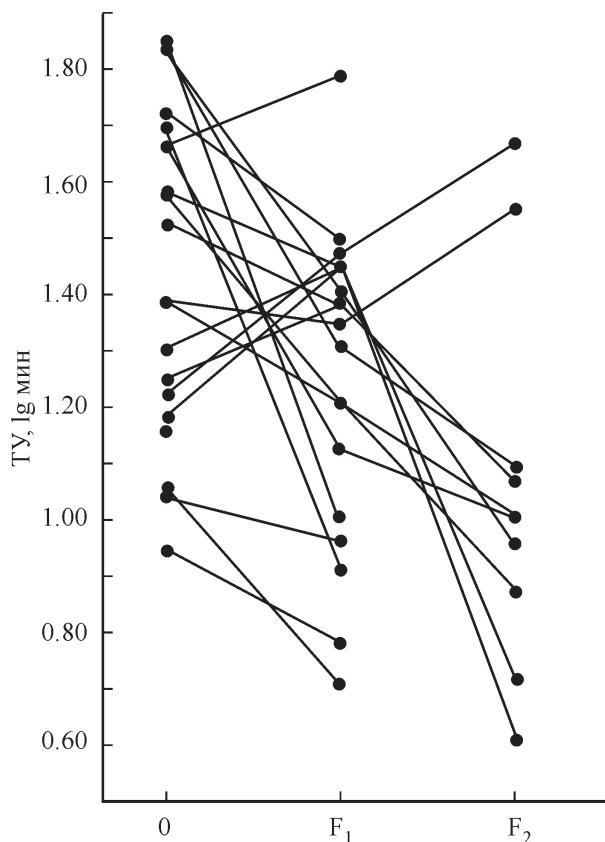


Рис. 3. Изменение индивидуальных уровней теплоустойчивости (ТУ) организма дафний по генерациям.

По оси абсцисс: 0 — родоначальницы, F_1 — первое поколение, F_2 — второе поколение; по оси ординат — ТУ организма, лг мин.

ших данных от данных этой работы: так, в отличие от этой работы, где погибло почти 70 % клонов, у нас погибла только треть клонов животных. Более того, мы наблюдали падение среднего уровня ТУ дафний при адаптации к лабораторным условиям. В цитируемой работе уровень ТУ организма дафний возрастал уже начиная с F_2 и далее к F_5 . Кроме того, и сам исходный средний уровень ТУ организма дафний был существенно выше, чем в наших опытах. Так, средний уровень ТУ родоначальниц клонов составлял 1.68 ед. лг (49мин) (Ушаков, Пашкова, 1983), у нас он был существенно ниже: 1.48 ед. лг (30мин). Различия, вероятно, связаны с различными условиями опыта. Мы работали в конце лета — начале осени (август — сентябрь) на только что отловленных животных. В цитируемой работе опыты ставили в зимнее время года на животных, которые вначале отложили зимующие яйца, после чего перешли к партеногенетическому размножению. Животных отлавливали в водоемах в сентябре — октябре.

Различаются и данные по динамике межклональной изменчивости исследуемого признака. Так, в цитируемой работе сужение диапазона изменчивости уровня ТУ наблюдалось в F_3 (Ушаков, Пашкова, 1983). В наших опытах сужение диапазона межклональной изменчивости мы наблюдали у оставшихся клонов уже в F_1 . Как и в цитируемой работе, причиной этого является неоднотипность в реакции отдельных клонов, принадлежащих к одной популяции, т. е. обратная зависимость (отрицательная корреляция) между исходным уровнем ТУ организма у родоначальниц и величиной и направлением его изменения у потомков в F_1 . Это и привело к снижению межклональ-

ных различий признака ТУ, т. е. генетической компоненты вариабельности. Напомним, что внутриклональная изменчивость была не столь существенна, она у погибших и оставшихся клонов различалась не очень значительно. Таким образом, как и в цитируемой работе, сужение изменчивости у оставшихся клонов в F_1 произошло за счет функциональных изменений исходного уровня ТУ организма клонов, т. е. события происходили на фенотипическом уровне. Следовательно, изменения устойчивости клонов регулировались исходным ее уровнем.

Что касается погибших клонов, то, судя по соответствующему коэффициенту корреляции, такая регулировка была для них недостаточной. Подчеркнем, что гибель клонов не может быть объяснена просто ослабленным состоянием животных, поскольку средний уровень их ТУ в F_1 практически не отличался от такового у оставшихся клонов дафний. В результате вместо ожидаемого сужения диапазона изменчивости признака ТУ организма наблюдалось его расширение. Если вспомнить, что регулировка изменения устойчивости ее исходным уровнем является одним из механизмов нивелировки индивидуальных различий отдельных клонов в популяции, то погибшие клоны характеризуются низкой силой гомеостатических реакций по сравнению с выжившими. По-видимому, это связано с низкой подвижностью уровня ТУ организма этих животных. Это подтверждается и тем обстоятельством, что погибшие клоны имели в 20 раз меньшую внутриклональную изменчивость уровня ТУ по сравнению с межклональной, в то время как у оставшихся клонов они различались всего в 3 раза. Меньшая подвижность уровня ТУ организма у погибших клонов подтверждается и еще одним обстоятельством: уровень ТУ этих клонов был связан положительной корреляцией с уровнем ТУ родоначальниц. А у оставшихся клонов такая корреляция отсутствовала, что свидетельствует о значительной перестройке исходных уровней ТУ организма клонов. Еще большая лабильность уровня ТУ организма клонов у оставшихся дафний обнаружена в F_2 , когда коэффициент корреляции между уровнями ТУ клонов в F_2 и уровнями ТУ родоначальниц стал даже отрицательным, что свидетельствует о еще большей перестройке уровня ТУ клонов в этой генерации.

Из этого следует, что у погибших клонов плохо работал такой механизм гомеостаза, как реранжировка уровней устойчивости. Таким образом, мы полагаем, что у погибших клонов дафний уровень ТУ организма не обладал той нормальной подвижностью, которая характеризует оставшиеся клоны животных, что и явилось причиной их гибели. Резкое изменение условий среды при перенесении животных из природы в условия лаборатории могло быть достаточным для гибели животных.

Следовательно, оставшиеся клоны, как показывают представленные данные, характеризуются высокой лабильностью индивидуального уровня ТУ организма. Вследствие этого обеспечивается гомеостаз популяции. По-видимому, такие клоны являются наиболее «нормальными», т. е. жизнеспособными. Действительно, это подчеркивается еще и тем обстоятельством, что оставшиеся клоны характеризуются значительной корреляцией между уровнем ТУ их организмов и плодовитостью — параметром, характеризующим популяцию в целом. Такая зависимость между ТУ организма и плодовитостью установлена на гидре *Hydra oligactis* и водяном ослике *Asellus aquaticus* при культивировании ряда их семей при постоянных и оптимальных условиях (Ушаков и др., 1984). Не-

которая генетическая корреляция между ТУ организма и его плодовитостью обнаружена и у прудовика *Lymnaea fragilis* (Дрегольская, Коротнева, 1987).

Следует отметить, что в работе Ушакова и Пашковой (1983) на основании анализа тех же характеристик в популяции дафний, что и в настоящем исследовании, был сделан вывод о том, что «широкую амплитуду фенотипической изменчивости и высокие значения коэффициента наследуемости этого признака (ТУ организма) следует рассматривать как показатели хорошего функционального состояния популяции дафний в культуре». Однако в ряде других работ показано, что широкая генетическая и фенотипическая изменчивость признаков, в том числе и физиологических, характеризует популяцию животных, находящуюся в стрессовых условиях (см. обзоры: Иманшева, 1998, 1999). Аналогичные данные получены нами при исследовании резистентности выборки образцов изолированных тканей от разных животных в популяции (Миронова, 1998, 1999, 2002, 2003; Миронова, Розанов, 2000; Миронова, Кулева, 2003). Наибольшее расширение диапазона изменчивости уровня устойчивости наблюдалось перед началом гибели образцов ткани.

Если проанализировать с этих позиций наблюдавшееся нами расширение изменчивости уровня ТУ у оставшихся клонов дафний в F_2 , то, во-первых, следует подчеркнуть, что расширение диапазона изменчивости в основном наступало за счет внутриклональной дисперсии признака ТУ. По-видимому, это имеет компенсаторное значение. Внутриклональная изменчивость «закрывает» межклональную изменчивость и таким образом препятствует направленному отбору клонов. Эти данные перекликаются с результатами, полученными на гидрах (Дрегольская, 1984), свидетельствующими о том, что лабильные и с низкой генетической компонентой изменчивости уровня ТУ клоны успешно избегают отбора. И во-вторых, если сравнивать изменчивость уровня ТУ в F_2 у оставшихся клонов с таковой у погибших, то даже общая дисперсия (см. таблицу) у них в 1.5 раза ниже общей дисперсии у погибших клонов. По-видимому, она не достигала критического значения, которое предшествовало гибели животных. Тем более эта разница велика для межклональной дисперсии признака (почти в 2.5 раза).

Таким образом, полученные данные перекликаются с имеющимися в литературе. Они свидетельствуют о единой динамике изменчивости при нарастании воздействия: сужение при относительно слабом воздействии и расширение при более сильном, истинно стрессирующем. Более того, эти изменения обусловлены и в случае клеточного, и в случае организменного уровней организации одной причиной — лабильностью индивидуального уровня резистентности объекта, его способностью регулировать сдвиг своей устойчивости.

Автор искренне благодарен А. Л. Юдину за обсуждение статьи.

Список литературы

- Дрегольская И. Н. 1984. Гетерогенность популяции гидры, выявляющаяся по ответу клонов на термальный отбор. Генетика. 20 (5) : 800—807.
 Дрегольская И. Н., Коротнева Н. В. 1987. Наследуемость теплоустойчивости прудовика и корреляция между этим признаком и плодовитостью. Журн. общ. биол. 48 (6) : 853—857.

- Имашева А. Г.* 1998. Генетическая изменчивость в популяциях: исследование на дрозофиле как модели. Успехи соврем. биол. 118 (4) : 402—420.
- Имашева А. Г.* 1999. Стressesкие условия среды и генетическая изменчивость в популяциях животных Генетика. 35 (4) : 421—431.
- Колчанов Н. А., Матушкин Ю. Г.* 1997. Биологические самовоспроизводящиеся системы: принципы организации и закономерности эволюции. Генетика. 33 (8) : 1050—1059.
- Колчанов Н. А., Матушкин Ю. Г., Лихошвай В. А.* 2001. Регуляторные контуры генетических систем: принципы организации. Вестн. ВОГис. 16 : 5—10.
- Миронова А. П.* 1980. Реакция изолированной мышечной ткани разных особей лягушек на закаливающее экспериментальное воздействие. I. Действие температуры. Цитология. 22 (1) : 33—36.
- Миронова А. П.* 1998. Реакция изолированной мышечной ткани разных особей лягушек на последовательное воздействие субтоксического и токсического растворов хлоралгидрата. Изв. РАН. Сер. биол. 3 : 395—403.
- Миронова А. П.* 1999. Динамика некоторых интегральных характеристик индивидуальных изменений спиртоустойчивости изолированных мышц лягушек. Цитология. 41(2) : 155—161.
- Миронова А. П.* 2002. Реакция акклиматированного изолированного жаберного эпителия моллюска на кратковременный супероптимальный нагрев. Цитология. 44 (1) : 61—68.
- Миронова А. П.* 2003. Динамика статистических показателей при тестировании функциональной активности мышц химическим воздействием: Автореф. канд. дис. СПб. 25 с.
- Миронова А. П., Кулева Н. В.* 2003. Динамика устойчивости изолированных мышц к 2,4-динитрофенолу. Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 19 : 110—103.
- Миронова А. П., Розанов Ю. М.* 2000. Изменчивость уровня теплоустойчивости как показатель функционального состояния клетки. Цитология. 42 (8) : 725—732.
- Схоль Е. Д.* 1971. Корреляция между начальным уровнем теплоустойчивости изолированного мерцательного эпителия мидии и изменением этого показателя под влиянием теплового воздействия. Экология. 6 : 69—73.
- Урбах В. Ю.* 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН ССР. 321 с.
- Ушаков Б. П.* 1982а. Эволюционное значение температурных адаптаций животных. Успехи соврем. биол. 93 (2) : 302—319.
- Ушаков Б. П.* 1982б. Физиологическая структура популяции, возникающая в процессе термального отбора. Генетика. 18 (5) : 773—781.
- Ушаков Б. П., Амосова И. С., Пашкова И. М., Чернокожева И. С.* 1968. Количественная оценка индивидуальной изменчивости теплоустойчивости клеток и сократительных белков. Цитология. 10 (1) : 64—75.
- Ушаков Б. П., Дрегольская И. Н., Пашкова И. М.* 1984. Корреляция между теплоустойчивостью и плодовитостью у *Hydra oligactis* и *Asellus aquaticus*. Изв. АН ССР. Сер. биол. 6 : 887—893.
- Ушаков Б. П., Пашкова И. М.* 1983. Анализ повышения теплоустойчивости *Daphnia magna* в процессе ведения культуры в ряду поколений. Генетика. 19 (8) : 1251—1256.
- Ушаков Б. П., Пашкова И. М.* 1989а. Популяционный анализ ответных реакций особей на температурное воздействие. 1. Изменения теплоустойчивости мышечной ткани и сократительных белковых комплексов личинок *Salamandra salamandra*. В кн.: Физиология клетки и проблема вида у пойкилтермных животных. Л.: Наука. 191—202.
- Ушаков Б. П., Пашкова И. М.* 1989б. Популяционный анализ ответных реакций особей на температурное воздействие. 2. Изменение скорости развития личинок *Salamandra salamandra*. В кн.: Физиология клетки и проблема вида у пойкилтермных животных. Л.: Наука. 203—213.
- Kuivivuori L. A., Lahdes E. O.* 1996. How to measure the thermal death of *Daphnia*? A comparison of different heat tests and effects of heat injury. J. Thermal Biol. 21 : 305—311.
- Ushakov B. P.* 1977. The environmental temperature and physiological polymorphism of populations. 4. The effect of heat acclimation on the intensity and the genetic effectiveness of selection caused by heating. J. Thermal Biol. 2 : 177—182.
- Ushakov B. P., Amosova I. S., Chernokozheva I. S., Dregolskaya I. N., Pashkova I. M., Skholl E. D.* 1977а. The environmental temperature and physiological polymorphism of populations. 2. The relation of changes in the organismal heat resistance to its initial level during heat acclimation. J. Thermal Biol. 2 : 9—15.
- Ushakov B. P., Amosova I. S., Chernokozheva I. S., Dregolskaya I. N., Pashkova I. M., Skholl E. D.* 1977б. The environmental temperature and physiological polymorphism of populations. 3. Heat acclimation and the populational response to selection caused by heating. J. Thermal Biol. 2 : 17—22.
- Ushakov B. P., Bugayeva E. A.* 1975. The effect of heat acclimation on variability and survival of a population at elevated temperature. J. Thermal Biol. 1 : 1—6.

Поступила 21 VIII 2012

ANALYSIS OF INDIVIDUAL CHANGES IN HEAT RESISTANCE OF CLONES OF *DAPHNIA MAGNA* AT THE INITIAL STAGES OF CULTIVATION

A. P. Mironova

Institute of Cytology RAS, St. Petersburg;
e-mail: antoninamironova@mail.ru

30 clones of water fleas have been studied on the basis of heat resistance (HR) of these organisms at the initial stages of cultivation. Ten clones died before the appearance of the offspring in F₂; the remaining clones were multiplied successfully and produced subsequent generations. Based on the change in the individual HR level of the clones in F₁ as compared with ancestors, it was concluded a violation of the mechanisms of physiological homeostasis in the population of dead clones. In the remaining clones, there were a high negative correlation between the initial individual resistance level and its change in F₁ and F₂ and a pronounced narrowing of the variability diapason in F₁. In this animal group, the significant ability of individual-level resistance was observed as well as its ability to regulate the shift of its resistance, which provided an efficient work of the mechanisms of physiological homeostasis.

Key words: heat resistance, variability, individual level, homeostasis.