

Постэмбриональная морфологическая изменчивость *Daphnia galeata* в водоемах различного типа

Е. И. ЗУЙКОВА, Н. А. БОЧКАРЕВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: ih@eco.nsc.ru

АННОТАЦИЯ

Несмотря на многочисленные экологические исследования, пределы внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости видов рода *Daphnia* до настоящего времени плохо изучены, вследствие чего систематика рода остается запутанной. Особенно это касается видов с ярко выраженной изменчивостью формы тела, например *Daphnia galeata*. Проведено изучение онтогенетической морфологической изменчивости этого вида и в результате выявлены общие закономерности в изменении формы тела у разных популяций. Морфотипы размерно-возрастных групп *D. galeata* оказались более изменчивыми в устье р. Каргат (бассейн оз. Чаны), чем в оз. Тоджа (бассейн р. Большой Енисей), однако рост таких признаков, как шлем и хвостовая игла, описывался аллометрической функцией и их абсолютные размеры уменьшались с возрастом у дафний из обоих водоемов. Показано, что для изучения популяционной морфологической изменчивости вида наиболее приемлема первая половозрелая размерно-возрастная группа *D. galeata*.

Ключевые слова: *Daphnia galeata*, онтогенез, морфологическая изменчивость, форма тела.

Виды рода *Daphnia* – обычные обитатели различных водоемов – от крупных озер до временных луж. Резко выраженная морфологическая изменчивость на обширном географическом пространстве затрудняет выделение видов в пределах рода. Изучение различных аспектов жизненного цикла видов *D. cucullata* Sars, *D. galeata galeata* Sars, *D. lumholtzi* Sars, *D. galeata mendotae* Birge, *D. pulicaria* Forbes, *D. pulex* Leydig показало, что большинство из них обладает возрастной, индивидуальной, сезонной, межгодовой и локальной изменчивостью, проявляющейся в изменении формы тела, появлении выростов и шипов [1–6]. Широко известно явление цикломорфоза у дафний, т. е. сезонной изменчивости головного шлема, хвостовой

иглы, длины раковины и формы рострума. Показано, что размеры шлема и хвостовой иглы дафний зависят от температуры воды, турбулентности, количества доступных кормовых ресурсов, плотности популяций [7–11], и доказана их изменчивость в присутствии беспозвоночных и позвоночных хищников [12–18]. Классические подходы к изучению морфологии дафний позволяют оценить главным образом индивидуальную изменчивость диагностических признаков, а при изучении возрастных изменений морфологии кладоцер, как правило, прослеживалась изменчивость размеров тела, размеров и вооружения плавательных антенн, формы антеннул и головы (в частности, наличие или отсутствие шлема, головных зубчиков или шипиков) и т. п. [19–21]. В результате таких исследований выявлены отличительные морфологические признаки, по которым особь можно от-

Зуйкова Елена Ивановна
Бочкарев Николай Анатольевич

нести к той или иной стадии развития. При этом анализе морфологии общей формы тела уделялось незначительное внимание, хотя она у некоторых видов значительно меняется в процессе роста особи. Высокая морфологическая изменчивость дафний является причиной путаницы в их систематике, поскольку непрерывный ряд изменчивых форм приводит к неоправданному выделению большого числа новых видов.

Между тем, анализируя большие выборки однотипных животных, можно выявить общие закономерности изменчивости особей как внутри популяций, так и между ними. Поскольку внешняя форма тела многих кладоцер весьма изменчива, изучение внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости на основе анализа только качественных признаков часто малоинформативно. Однако до настоящего времени статистический анализ пластических признаков у беспозвоночных животных используется редко и нет устоявшейся схемы их промеров в отличие, например, от рыб и млекопитающих [22, 23]. Лишь в немногих работах оценивалась изменчивость формы тела кладоцер с помощью многомерной статистики на основе большого числа признаков, но эти исследования ограничены анализом морфологии взрослых особей, часто на незначительных по размеру выборках [24–28], тогда как, чем шире размах варьирования признака, тем больше должен быть объем выборки [29]. Для исследования изменчивости признаков у позвоночных животных минимальная выборка составляет около 30 особей [30]. Из-за высокой изменчивости кладоцер и их высокой численности в водоеме выборка для них должна быть не меньше. Следует отметить, что корректное описание морфологических изменений в процессе роста и старения особей представляется важным для анализа генетической и экологической составляющих изменчивости.

Цель данного исследования – выявление закономерностей онтогенетической изменчивости общей формы тела у *D. galeata* для понимания природы и причин цикломорфоза и возможности использования полученных результатов при изучении морфологической изменчивости популяций. Определяли, изменяется ли форма тела дафний в процессе роста, и оценивали степень достоверности этих изме-

нений; анализировали изменчивость формы тела дафний в процессе роста за разные даты наблюдений; сравнивали онтогенетическую изменчивость формы тела дафний одного вида в географически удаленных популяциях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы зоопланктона взяты из оз. Тоджа (бассейн р. Большой Енисей) 3 и 29 июля 2006 г. и в оз. Малые Чаны (в устье р. Каргат) 1 и 11 июня 2006 г. Эти водоемы характеризуются различными экологическими условиями. Оз. Тоджа – горный водоем, расположен на высоте 944 м над ур. м., максимальная глубина 24 м. Оз. Малые Чаны – равнинный водоем, 106 м над ур. м., максимальная глубина 2 м. Для отбора проб в оз. Тоджа использовали сеть Джеди (диаметр вход-

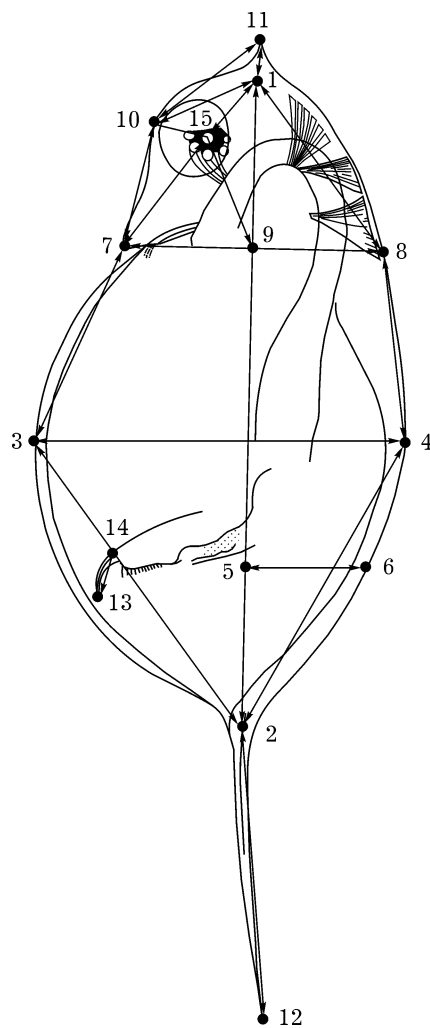


Рис. 1. Схема промеров *D. galeata*

Признаки, описывающие форму тела дафний и используемые в морфологическом анализе популяций *D. galeata* (см. рис. 1)

№	Признак	Описание признака
1	<i>L</i>	Длина тела – расстояние между точкой наибольшей высоты головы и точкой прикрепления хвостовой иглы (1–2)
2	<i>W</i>	Максимальная ширина раковины (3–4)
3	<i>w.br.</i>	Ширина выводковой камеры – перпендикуляр от линии длины тела до дорсального края, который делит сегмент задне-нижней части раковины пополам (5–6)
4	<i>w.cap.</i>	Ширина головы – расстояние от кончика рострума до точки наибольшей выпуклости головы с дорсальной стороны, параллельное ширине раковины (7–8)
5	<i>l.cap.</i>	Длина головы – расстояние от точки наибольшей высоты головы до середины линии ширины головы (1–9)
6	<i>l.helm.</i>	Длина шлема – расстояние от точки наибольшей высоты головы до кончика шлема (1–11)
7	<i>l.cap.+ l.helm.</i>	Суммарная длина головы и шлема (9–11)
8	<i>l.r.</i>	Длина рострума – расстояние от кончика рострума до точки наибольшей высоты головы (1–7)
9	<i>O</i>	Наибольший диаметр глаза
10	<i>O.m.v.</i>	Расстояние от центра глаза до точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны (10–15)
11	<i>r.m.v.</i>	Расстояние от кончика рострума до точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны (7–10)
12	<i>m.v.cap.</i>	Расстояние от точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны до точки наибольшей высоты головы (1–10)
13	<i>m.v.helm.</i>	Наклон шлема – расстояние от точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны до кончика шлема (10–11)
14	<i>Or</i>	Расстояние от центра глаза до кончика рострума (7–15)
15	<i>O.w.cap.</i>	Расстояние от центра глаза до середины линии ширины головы (9–15)
16	<i>cap.d.</i>	Расстояние от точки наибольшей высоты головы до линии ширины головы с дорсальной стороны (1–8)
17	<i>r.W.v.</i>	Расстояние от кончика рострума до линии ширины раковины с вентральной стороны (3–7)
18	<i>w.cap.d.</i>	Расстояние от линии ширины головы с дорсальной стороны до линии ширины раковины с дорсальной стороны (4–8)
19	<i>l.t.sp.</i>	Длина хвостовой иглы – расстояние от кончика хвостовой иглы до точки прикрепления ее к раковине (2–12)
20	<i>d.l.t.sp.</i>	Расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с дорсальной стороны (2–4)
21	<i>v.l.t.sp.</i>	Расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с вентральной стороны (2–3)
22	<i>l.cl.</i>	Длина постабдоминальных коготков (13–14)

ного отверстия 0,27 м, размер ячеи 125 мкм) и облавливали горизонт 0–10 (15) м. В устье р. Каргат пробы отбирали с помощью сети Апштейна (размер ячеи 125 мкм), процеживая через нее 100 л воды. Пробы немедленно фиксировали 5 % раствором формалина с сахарозой [31].

Идентификацию вида проводили по методам из работ [2, 3]. В качестве диагностических учитывали такие признаки, как нали-

сивали 5 % раствором формалина с сахарозой [31]. Идентификацию вида проводили по методам из работ [2, 3]. В качестве диагностических учитывали такие признаки, как нали-

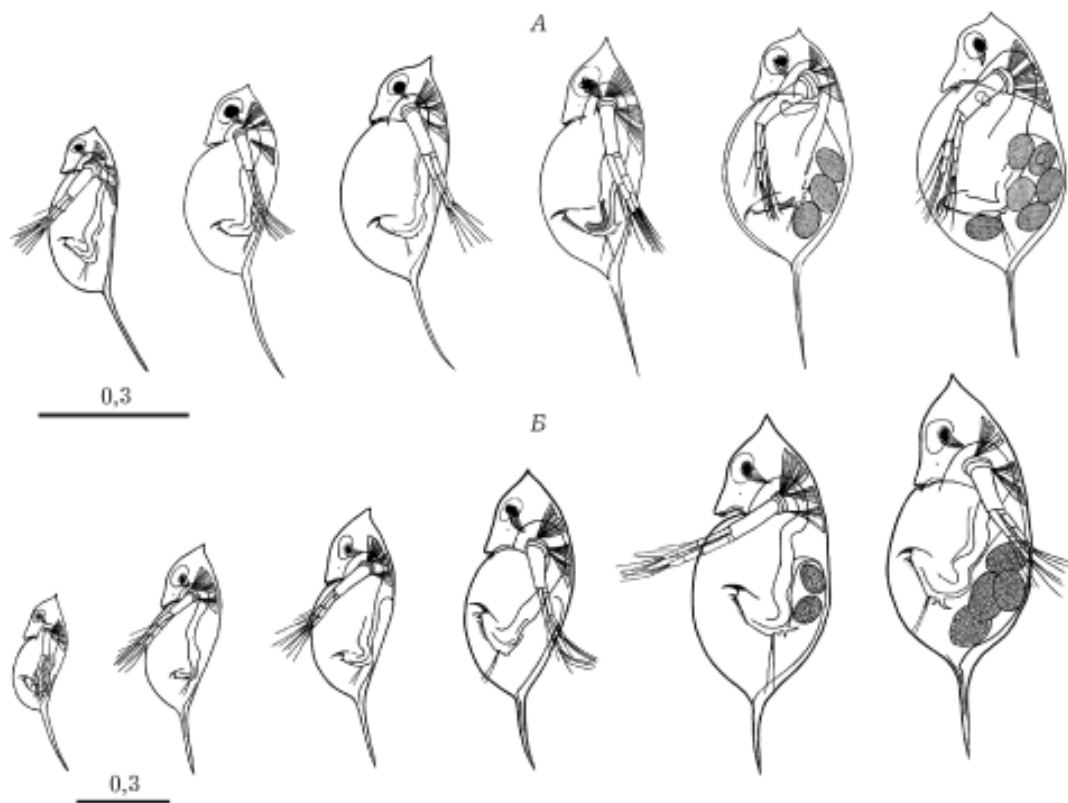


Рис. 2. Внешний вид особей дафний в размерно-возрастных группах; А – оз. Тоджа, Б – р. Каргат

чие пигментного пятна, заостренный головной шлем, форма рострума, внешний вид эфиппальных самок, форма головы самцов и вооружение их антеннул. По всем признакам особи относятся к виду *Daphnia (D.) galeata* Sars 1864. Кроме того, проведена молекулярно-генетическая диагностика особей из исследуемых популяций. Анализ митохондриальной ДНК по участку гена 16S рДНК с использованием специфических праймеров S1 и S2 [методика по: 32] подтвердил их принадлежность к указанному виду, и часть полученных нуклеотидных последовательностей зарегистрирована в GenBank под номерами EU572724; EU572729; EU572730; EU572731; EU572733.

Для изучения морфологической изменчивости сфотографировано от 150 до 250 разноразмерных особей *D. galeata* в латеральном положении под микроскопом AxioScan при увеличении $\times 50$. Затем цифровые изображения особей измеряли в программе AxioVision по 22 морфологическим признакам, описывающим форму тела (рис. 1, табл. 1). При их выборе авторы руководствовались работами, в которых выполнены подобные

исследования [24, 26, 27, 33]. Название такого признака, как “ширина выводковой камеры”, носит несколько условный характер и является перпендикуляром от линии длины тела до дорсального края, который делит сегмент задне-нижней части раковины пополам. Несмотря на указанную условность, этот признак хорошо отражает изменения формы тела дафний, которые происходят при созревании партеногенетических яиц, и между этим и реальным признаком отмечается высокая корреляция ($P < 0,01$).

Для анализа морфологической изменчивости выбран метод главных компонент (ГК), позволяющий сосредоточить совокупную изменчивость выборки в ограниченное число компонент и выделить наиболее значимые признаки. Анализ выборок проводился по пластическим признакам в их истинном значении. Признаки нормировались и центрировались. Компоненты в дальнейшем рассматривались как новые признаки, и для каждой выборки рассчитывались средние, их ошибки и доверительный интервал. Достоверность различий между выборками опре-

Вклады пластических признаков совокупных выборок *D. galeata* в ГК

Признак	Главные компоненты					
	Оз. Тоджа, 3 и 29 июля			Устье р. Каргат, 1 и 11 июня		
	I	II	III	I	II	III
<i>L</i>	0,23	-0,12	-0,03	0,23	-0,07	0,00
<i>W</i>	0,22	-0,17	0,04	0,22	-0,23	0,02
<i>w.br.</i>	0,21	-0,24	0,15	0,20	-0,43	-0,03
<i>w.cap.</i>	0,23	-0,04	0,01	0,23	-0,05	-0,02
<i>l.cap.</i>	0,22	0,10	-0,30	0,22	0,15	-0,18
<i>l.helm.</i>	0,08	0,69	0,00	0,18	0,50	0,21
<i>l.cap.+l.helm.</i>	0,21	0,29	-0,26	0,22	0,27	-0,06
<i>l.r.</i>	0,23	0,01	0,10	0,22	-0,04	0,04
<i>O</i>	0,23	0,01	-0,05	0,22	0,04	-0,02
<i>O.m.v.</i>	0,21	0,12	0,20	0,20	0,09	0,46
<i>r.m.v.</i>	0,22	-0,02	-0,25	0,22	-0,05	-0,25
<i>m.v.cap.</i>	0,22	0,10	0,15	0,21	0,14	0,19
<i>m.v.helm.</i>	0,20	0,29	0,17	0,20	0,39	0,24
<i>Or</i>	0,23	-0,03	-0,07	0,23	-0,03	-0,08
<i>O.w.cap.</i>	0,22	0,06	-0,31	0,21	0,06	-0,42
<i>cap.d.</i>	0,22	0,08	-0,25	0,22	0,11	-0,24
<i>r.W.v.</i>	0,21	-0,26	0,15	0,20	-0,29	0,37
<i>w.cap.d.</i>	0,21	-0,21	0,17	0,21	-0,27	0,33
<i>l.t.sp.</i>	0,18	0,23	0,65	0,20	0,10	-0,18
<i>d.l.t.sp.</i>	0,22	-0,17	0,01	0,22	-0,21	-0,04
<i>v.l.t.sp.</i>	0,22	-0,10	-0,08	0,22	-0,02	-0,15
<i>l.cl.</i>	0,21	-0,12	-0,08	0,21	-0,09	-0,04
Собственное число, %	84,79	7,34	1,84	86,43	4,88	1,90

делялась с помощью *t*-критерия Стьюдента [34, 35]. Первая главная компонента во всех сравнениях рассматривается как размерно-возрастная, а последующие, в силу своей ортогональности, отражают изменчивость общей формы тела [35]. При изучении размерно-возрастной изменчивости морфологических признаков сравнивали соседние размерно-возрастные группы, что позволило уменьшить влияние аллометрии на конечный результат. При общем анализе выборок использовали первые три компоненты, аккумулирующие не менее 90,0 % изменчивости. При анализе близких по размерам особей накопление по первой ГК снижается, и в этом случае рассматривали первые пять компонент. Направление и меру изменчивости признака определяли по знаку и величине его вклада.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ
И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая изменчивость дафний в оз. Тоджа и в р. Каргат. В пространстве первой и второй ГК каждая выборка разноразмерных дафний из оз. Тоджа разделилась на шесть размерно-возрастных групп (рис. 2, А; 3, А). Первая ГК состоит из примерно равных положительных вкладов всех исследуемых признаков, и полученное распределение особей по этой компоненте показывает, что она отражает размерно-возрастную изменчивость (84,79 %). Большая часть оставшейся изменчивости сосредоточена в двух следующих компонентах. Наибольший положительный вклад во вторую ГК внесли признаки головы и хвостовой иглы (*l.helm.*, *l.cap.*, *l.helm.*, *m.v.helm.*,

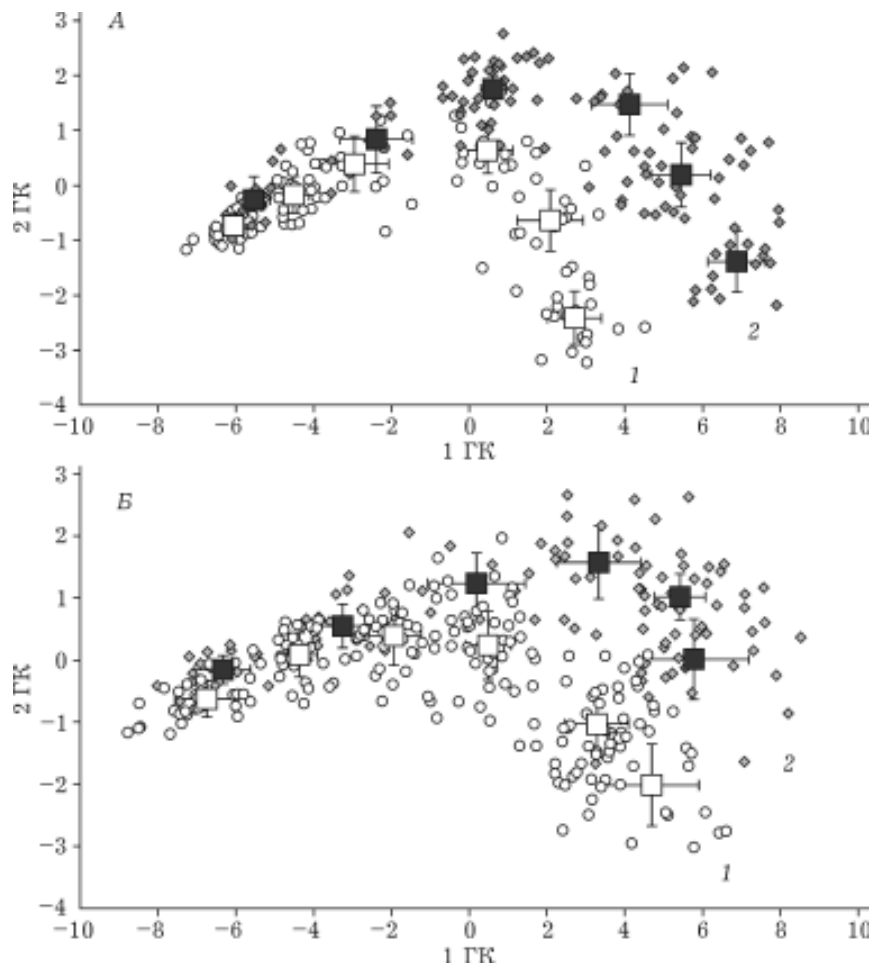


Рис. 3. Облака распределений выборок и центры размерно-возрастных групп дафний из оз. Тоджа (А) и устья р. Каргат (Б) по пластическим признакам в пространстве ГК; \pm среднеквадратичное отклонение. Условные обозначения: (А) 1 – 3 июля, 2 – 29 июля; (Б) 1 – 1 июня, 2 – 11 июня

l.t.sp.), а наибольший отрицательный вклад – признаки раковины (*w.br.*, *r.W.v.*) (табл. 2).

Для каждой полученной размерно-возрастной группы рассчитаны средний линейный размер и доверительный интервал и по полученным данным построен график скорости роста (рис. 4, А). Кривые роста достоверно различаются между разными датами наблюдений (в начале и в конце июля), но при этом линейные размеры первых размерно-возрастных групп дафний почти одинаковы. Незначительное увеличение скорости роста отмечено между третьей и четвертой размерно-возрастными группами. Рост таких признаков, как ширина выводковой камеры, длина шлема и хвостовой иглы, является аллометрическим (рис. 5, А, Б, В).

В пространстве первой и второй ГК каждая выборка разноразмерных дафний из

р. Каргат, как и из оз. Тоджа, разделилась на шесть размерно-возрастных групп (рис. 2, Б; 3, Б). Первая ГК состоит из примерно равных положительных вкладов всех признаков и отражает 86,43 % изменчивости. Наибольший положительный вклад во вторую ГК внесли признаки головы (*l.helm.*, *l.cap.*, *l.helm.*, *m.v.helm.*), а наибольший отрицательный – признаки раковины и рострума (*w.br.*, *w.cap.d.*, *r.m.v.*) (см. табл. 2).

Для каждой полученной размерно-возрастной группы дафний из р. Каргат, как и для дафний из оз. Тоджа, рассчитаны средние линейные размеры и доверительный интервал. Скорость роста дафний достоверно выше в выборке от 11 июня по сравнению с 1 июня. Дафнии из обеих выборок характеризуются равномерным ростом, несколько замедляющимся к шестой размерно-возрастной группе

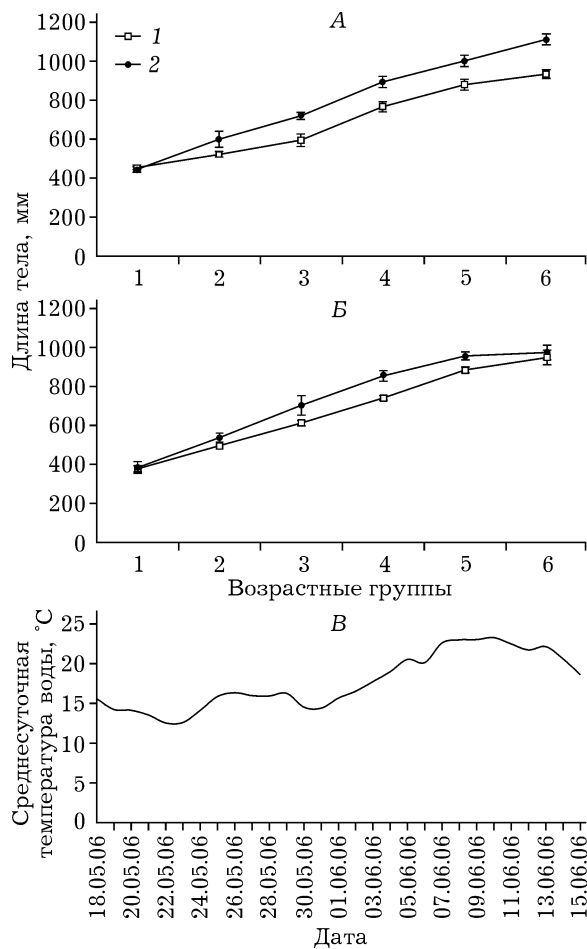


Рис. 4. Кривые линейного роста дафний из оз. Тоджа (А) и устья р. Каргат (Б); $\pm 1\%$ доверительный интервал. Сезонный ход температуры воды в устье р. Каргат (В). Усл. обозначения см. рис. 3

(рис. 4, Б). При попарном сравнении размерно-возрастных групп дафний между первыми и шестыми группами не обнаружено различий по линейным размерам в разные даты наблюдений. У дафний из р. Каргат отмечен аллометрический рост тех же признаков, что и у дафний из оз. Тоджа (рис. 5, Г, Д, Е).

Размерно-возрастная изменчивость дафний в оз. Тоджа и в р. Каргат. При анализе онтогенетической изменчивости формы тела дафний сравнение проводили между размерно-возрастными группами в каждую дату наблюдений.

Первые пять ГК объясняли до 79,1 % совокупной изменчивости дафний в оз. Тоджа. При последовательном сравнении размерно-возрастных групп из выборки от 3 июля по средним значениям второй-пятой ГК – первой и второй, второй и третьей и т. д. – дос-

товерных различий между ними не обнаружено. Между четвертой и пятой размерно-возрастными группами выявлены незначительные различия по второй ГК ($P < 0,05$).

При сравнении пятой и шестой групп достоверные различия наблюдались по второй ($P > 0,01$) и по третьей ($P > 0,05$) ГК. Во вторую ГК основной положительный вклад внесли признаки головы *l.cap.*, *l.helm.*, *l.cap. + l.helm.*, *r.m.v.*, *Or*, *O.w.cap.*, *cap.d.* и отрицательный – признаки, описывающие форму раковины (*r.W.v.*, *w.cap.d.*), и длина постабдоминальных коготков *l.cl.* Третья ГК сформирована положительными вкладками признаков головы (*l.helm.*, *m.v.cap.*, *m.v.helm.*), хвостовой иглы (*l.t.sp.*) и отрицательным – признака формы рострума (*r.m.v.*) (табл. 3).

При сравнении размерно-возрастных групп дафний из оз. Тоджа в выборке от 29 июля обнаружено, что первая и вторая, третья и четвертая возрастные группы не различаются между собой по значимым компонентам. Между четвертой и пятой возрастными группами различия незначительные по второй ГК ($P < 0,05$) и достоверные – по третьей ГК ($P < 0,001$). Пятая и шестая группы достоверно различаются по третьей ГК ($P < 0,01$), которая аккумулирует изменчивость тех же признаков, что и при сравнении этих групп в выборке от 3 июля, за некоторыми исключениями (см. табл. 3).

Первые пять главных компонент описывали до 76,5 % совокупной изменчивости дафний в р. Каргат. При попарном сравнении размерно-возрастных групп в выборке от 1 июня все признаки внесли примерно равный положительный вклад в первую ГК. При последовательном сравнении размерно-возрастных групп дафний – первой и второй, второй и третьей и т. д. – достоверных различий между ними по средним значениям второй-пятой ГК в выборке от 1 июня не обнаружено. Пятая и шестая группы значимо различаются по второй ГК ($P < 0,001$).

Сравнение размерно-возрастных групп от 11 июня показало, что соседние группы сходны между собой по второй-пятой компонентам, однако пятая и шестая группы достоверно различаются по второй ГК ($P < 0,001$). Основной положительный вклад внесли признаки головы (*l.helm.*, *l.cap.+l.helm.*, *m.v.cap.*, *m.v.helm.*), а основной отрицательный – при-

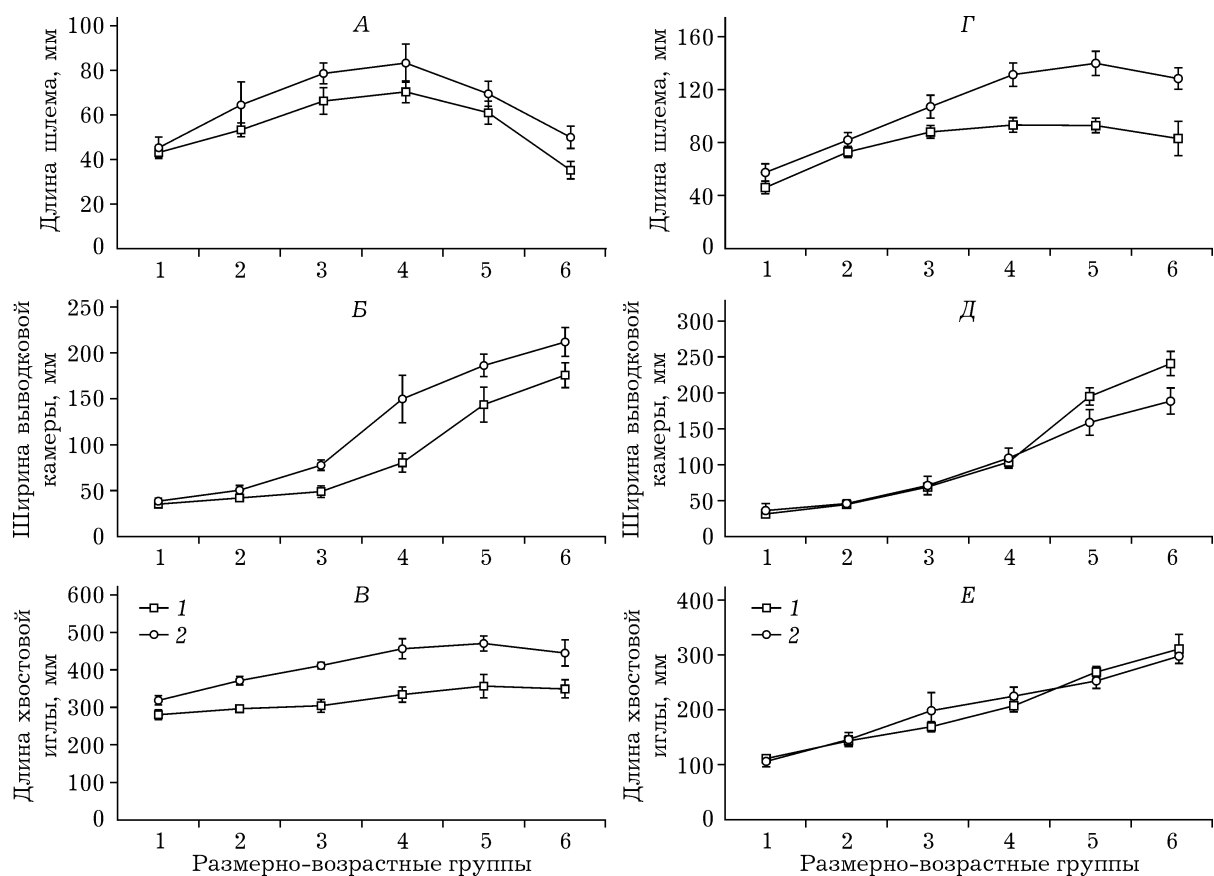


Рис. 5. Размерно-возрастные изменения длины шлема, ширины выводковой камеры и длины хвостовой иглы у дафний: А, Б, В – из оз. Тоджа; Г, Д, Е – из устья р. Каргат; $\pm 1\%$ доверительный интервал. Усл. обозначения см. рис. 3

знаки, связанные с шириной раковины (W , $w.br.$) (табл. 4). Кроме того, в различия между пятой и шестой группами в выборке от 11 июня отрицательный вклад внесли признаки раковины ($w.cap.d.$) и хвостовой иглы ($lt.sp.$).

Временная изменчивость дафний в оз. Тоджа и в устье р. Каргат. При анализе временной морфологической изменчивости дафний сравнивали между собой одни и те же размерно-возрастные группы, которые выделены в каждой выборке в разные даты наблюдений, например: первую с первой, вторую со второй, третью с третьей и т. д.

Между размерно-возрастными группами дафний из оз. Тоджа (выборки за 3 и 29 июля) выявлены достоверные различия только по первой ГК ($P < 0,001$), по остальным компонентам группы достоверно не различались.

Между выборками из р. Каргат (за 1 и 11 июня), наоборот, обнаружено, что одни и те же размерно-возрастные группы разли-

чаются друг от друга по первой ГК ($P < 0,001$), за исключением первых групп (табл. 5), которые не различаются по первой, третьей и пятой ГК, но различаются по второй и четвертой ($P < 0,01$). Вторые размерно-возрастные группы слабо отличаются по второй ГК ($P < 0,05$) и сходны по третьей-пятой ГК. Третьи размерно-возрастные группы различаются между датами наблюдений по второй ($P < 0,01$) и незначительно по пятой ГК ($P < 0,05$). Между выборками четвертых и пятых групп различий не обнаружено. Шестые размерно-возрастные группы достоверно различаются по второй ($P < 0,001$) и пятой ($P < 0,01$) ГК.

При сравнении особей первых размерно-возрастных групп выявлено, что во вторую главную компоненту основной положительный вклад внесли признаки раковины ($r.W.v.$, $w.cap.d.$), а основной отрицательный – признаки головы ($l.cap.$, $l.cap.+l.helm.$, $O.w.cap.$,

Т а б л и ц а 3
Вклады пластических признаков пятой и шестой размерно-возрастных групп *D. galeata* в ГК (оз. Тоджа)

Признак	Главные компоненты																				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V											
	3 июля					29 июля															
1	2																				
											3										
<i>L</i>	0,33	-0,02	-0,02	0,12	0,05	0,31	-0,08	0,02	-0,05	0,09	<i>W</i>	0,31	-0,17	-0,03	0,02	-0,03	0,29	-0,17	-0,03	0,02	-0,14
<i>w.br.</i>	0,26	-0,10	-0,16	-0,09	-0,13	0,16	-0,25	-0,13	0,33	-0,38	<i>w.cap.</i>	0,30	0,01	0,15	-0,15	0,01	0,29	-0,05	0,05	0,01	-0,02
<i>l.cap.</i>	0,16	0,37	-0,05	-0,05	0,29	0,19	0,42	-0,08	-0,12	-0,01	<i>l.helm.</i>	-0,19	0,26	0,31	0,19	-0,22	-0,11	0,20	0,22	0,56	0,02
<i>l.cap.+l.helm.</i>	-0,01	0,44	0,17	0,09	0,07	0,12	0,50	0,04	0,18	0,00	<i>l.r.</i>	0,26	0,02	-0,05	0,19	-0,15	0,27	-0,09	-0,06	0,10	0,07
<i>O</i>	0,23	0,17	0,10	-0,22	-0,11	0,23	0,14	0,17	0,04	0,20	<i>O.m.v.</i>	0,12	0,08	0,15	0,53	-0,40	0,15	0,01	0,07	0,35	-0,29
<i>r.m.v.</i>	0,08	0,32	-0,29	0,03	-0,24	0,17	0,18	-0,33	0,27	0,29	<i>m.v.cap.</i>	0,22	-0,14	0,40	0,01	0,28	0,20	0,00	0,48	-0,19	0,06
<i>m.v.helm.</i>	0,11	0,04	0,61	0,04	0,07	0,08	0,06	0,62	-0,05	-0,06	<i>Or</i>	0,24	0,23	-0,16	0,05	-0,22	0,28	0,05	-0,12	0,23	0,07
<i>O.w.cap.</i>	0,15	0,33	-0,18	-0,18	0,33	0,25	0,26	-0,08	-0,08	0,19	<i>cap.d.</i>	0,19	0,26	0,00	0,00	0,33	0,25	0,26	-0,08	-0,08	0,19
<i>r.W.v.</i>	0,21	0,26	0,00	0,00	0,24	0,15	0,32	-0,12	-0,30	-0,21	<i>r.W.v.</i>	0,21	0,24	-0,20	0,22	0,06	0,23	-0,27	-0,02	-0,13	0,23
<i>w.cap.d.</i>	0,12	-0,25	0,00	0,36	0,30	0,20	-0,24	0,06	0,02	0,41	<i>l.t.sp.</i>	-0,05	-0,07	0,22	-0,50	-0,33	-0,09	-0,13	-0,01	0,19	0,45
<i>d.l.t.sp.</i>	0,29	-0,06	-0,05	-0,10	-0,30	0,23	-0,20	0,02	0,15	-0,24	<i>v.l.t.sp.</i>	0,29	-0,02	0,15	-0,10	-0,07	0,29	-0,03	0,09	-0,11	-0,18
<i>l.c.l.</i>	0,14	-0,21	-0,03	-0,21	0,00	0,15	-0,04	-0,33	-0,23	-0,13	<i>Собственное</i>	36,9	20,5	8,9	7,3	5,5	43,1	13,4	9,3	6,4	5,6
число, %																					

m.v.cap.). Четвертая главная компонента состоит из положительных вкладов длины шлема и хвостовой иглы (*l.helm.*, *l.t.sp.*) и отрицательного – диаметра глаза (*O*). Сравнение дафний третьих групп показало, что вторая ГК сформирована положительным вкладом признаков головы (*l.cap.*, *l.helm.*, *l.cap.+l.helm.*, *m.v.helm.*) и отрицательным – признаков раковины (*W*, *w.br.*, *d.l.t.sp.*). При сравнении шести размерно-возрастных групп выявлено, что во вторую ГК основной положительный вклад внесли признаки головы (*l.cap.*, *l.helm.*, *l.cap.+l.helm.*, *m.v.helm.*), а основной отрицательный – признаки раковины (*W*, *w.br.*, *d.l.t.sp.*, *v.l.t.sp.*). Пятая ГК сформирована положительными вкладами признаков головы (*O.m.v.*) и постабдоминального коготка (*l.cl.*) и отрицательными вкладами признаков головы (*O.w.cap.*) и хвостовой иглы (*l.t.sp.*).

Тот факт, что каждая выборка дафний из оз. Тоджа и из устья р. Каргат представлена шестью размерно-возрастными группами, хорошо согласуется с исследованиями по онтогенетическому развитию кладоцер. Ранее показано, что у представителей рода *Daphnia* до наступления половой зрелости наблюдается от трех до восьми межлиночных стадий [36]. Графическая интерпретация вкладов признаков по второй и третьей ГК показывает, что в целом морфологические признаки дафний в процессе онтогенеза изменяются сходным образом в обоих водоемах (см. табл. 3; рис. 6, А, Б).

Скорость роста *D. galeata* выше во второе наблюдение как в оз. Тоджа, так и в р. Каргат. На этот параметр оказывают непосредственное влияние такие факторы, как качество и количество кормовых ресурсов, концентрация углерода, фосфора, продолжительность светового дня, температура воды [37–42]. Вероятно, что с повышением температуры воды (см. рис. 4, В) в оз. Тоджа и р. Каргат, как и в большинстве водоемов умеренного типа, повышается концентрация биогенных веществ и доступных кормовых объектов. Косвенным подтверждением данного факта является то, что характер кривой роста дафний в нашем исследовании сходен с кривыми, полученными при изучении влияния различных концентраций пищи на скорость роста и на содержание углерода в раковине на разных стадиях развития дафний [37, 38].

При этом по длине раковины первые размерно-возрастные группы не различаются между датами наблюдений.

Рост таких признаков, как ширина выводковой камеры, длина шлема и хвостовой иглы, носит аллометрический характер. Аллометрия шлема и хвостовой иглы отмечена для *D. lumholtzi* из водохранилища в Северной Америке [9], и недавно проведено изучение онтогенетической аллометрии у кладоцер на примере *D. cucullata*, *Bosmina (E.) c. gibbera* и *B. (E.) c. retro-extensa* [43]. Последние авторы отмечают, что аллометрия признаков у кладоцер обычно описывается простой степенной функцией, но известны случаи более сложных зависимостей, соответствующих, например, нелинейной регрессии. Кроме того, они обращают внимание на то, что в дополнение к сезонной изменчивости как относительный, так и абсолютный размер цикломорфных признаков может существенно изменяться в процессе роста животного и анализ онтогенетической изменчивости признаков позволяет лучше понять природу и причины цикломорфоза и является важным при изучении морфологической изменчивости популяций.

При сравнении размерно-возрастных групп дафний из оз. Тоджа в разные даты наблюдений (3 и 29 июля) обнаружено, что по форме тела соседние группы отличаются друг от друга незначительно или совсем не отличаются. Достоверные различия выявлены между пятой и шестой размерно-возрастными группами. Анализ основных вкладов признаков показал, что изменение формы тела дафний в процессе роста происходит по одним комплексам признаков и в одном направлении в разные даты наблюдений. Аналогичные результаты получены при анализе онтогенетической морфологической изменчивости дафний из р. Каргат (выборки 1 и 11 июня). С первой по пятую размерно-возрастную группу выборки достоверных различий по значимым компонентам (второй–пятой) не показали, но пятая и шестая группы расходятся по второй главной компоненте. Изменчивость в выборках носит общий характер и направление.

Попарное сравнение выборок за разные даты наблюдений одних и тех же размерно-возрастных групп дафний из оз. Тоджа – пер-

Вклады морфологических признаков первых, вторых, третьих и шестых размерно-возрастных групп дафний в ГК при анализе сезонной изменчивости (р. Каргат)

Признак	Первые					Третьи					Шестые				
	Главные компоненты														
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
1	2					3					4				
<i>L</i>	0,27	0,06	-0,06	0,05	-0,23	0,29	-0,16	-0,03	-0,08	0,02	0,27	-0,07	0,12	-0,05	-0,03
<i>W</i>	0,26	0,11	0,03	0,06	0,00	0,16	-0,43	-0,04	0,10	-0,12	0,22	-0,35	0,06	-0,05	0,13
<i>w.br.</i>	0,18	-0,04	0,41	0,25	0,00	0,03	-0,43	-0,16	0,22	-0,21	0,14	-0,44	-0,12	-0,17	-0,08
<i>w.cap.</i>	0,25	0,07	0,04	-0,13	0,18	0,29	-0,14	0,06	0,03	-0,10	0,25	-0,14	0,05	-0,03	0,09
<i>l.cap.</i>	0,23	-0,30	-0,15	-0,18	-0,11	0,25	0,21	-0,18	-0,09	-0,29	0,25	0,21	-0,19	0,11	-0,14
<i>l.helm.</i>	0,18	-0,01	0,13	0,54	0,26	0,21	0,27	0,16	0,08	0,24	0,16	0,32	0,17	-0,23	0,15
<i>l.cap.+l.helm.</i>	0,26	-0,22	-0,04	0,14	0,05	0,27	0,28	0,00	0,00	-0,01	0,25	0,29	-0,07	-0,01	-0,04
<i>l.r.</i>	0,20	0,15	-0,02	-0,35	0,26	0,22	-0,04	0,27	0,22	0,05	0,20	-0,13	0,06	0,33	0,21
<i>O</i>	0,26	-0,06	-0,17	-0,19	0,01	0,31	0,03	-0,04	-0,13	-0,04	0,28	0,06	-0,04	0,02	-0,11
<i>O.m.v.</i>	0,19	0,13	0,21	-0,09	0,45	0,13	-0,02	0,37	0,27	0,07	0,12	0,18	-0,14	-0,51	0,50
<i>r.m.v.</i>	0,24	0,08	0,05	-0,05	-0,17	0,19	-0,13	-0,07	-0,53	0,28	0,25	0,05	0,05	0,32	0,07
<i>m.v.cap.</i>	0,21	-0,08	-0,25	-0,18	0,26	0,26	0,07	0,07	0,19	-0,27	0,23	0,00	-0,10	-0,24	-0,20
<i>m.v.helm.</i>	0,24	-0,10	-0,14	0,27	0,30	0,24	0,28	0,12	0,17	-0,03	0,22	0,32	0,02	-0,28	-0,10
<i>Or</i>	0,24	0,13	0,17	-0,15	0,05	0,27	-0,07	0,02	-0,26	0,29	0,26	0,02	0,02	0,22	0,08
<i>O.w.cap.</i>	0,21	-0,23	-0,12	-0,14	-0,22	0,19	0,13	-0,24	-0,33	-0,23	0,23	0,05	-0,14	0,31	-0,25
<i>cap.d.</i>	0,24	-0,28	-0,06	-0,10	-0,05	0,20	0,15	-0,16	0,08	-0,45	0,24	0,17	-0,19	0,12	-0,04
<i>r.W.v.</i>	0,12	0,51	-0,29	0,13	-0,07	0,07	-0,19	0,51	-0,18	-0,12	0,12	-0,08	0,58	-0,07	-0,12
<i>w.cap.d.</i>	0,12	0,50	-0,32	0,10	-0,03	0,03	-0,16	0,47	-0,33	-0,27	0,12	-0,09	0,57	-0,12	-0,15
<i>l.t.sp.</i>	0,03	-0,19	-0,47	0,43	-0,09	0,20	0,15	0,05	0,17	0,38	0,22	0,00	-0,02	-0,13	-0,34
<i>d.l.t.sp.</i>	0,21	0,04	0,41	0,17	-0,23	0,19	-0,35	-0,20	0,15	0,14	0,19	-0,38	-0,17	-0,21	0,05
<i>v.l.t.sp.</i>	0,23	-0,11	0,06	0,06	-0,27	0,24	-0,16	-0,26	0,07	0,21	0,19	-0,26	-0,26	-0,02	0,18
<i>l.cl.</i>	0,16	0,25	0,10	-0,07	-0,43	0,15	-0,08	-0,01	0,23	0,04	0,15	0,09	0,23	0,25	0,55
Собственное число, %	54,56	10,19	7,66	5,83	5,16	43,17	16,58	10,96	6,47	4,99	52,14	11,24	10,32	5,00	4,38

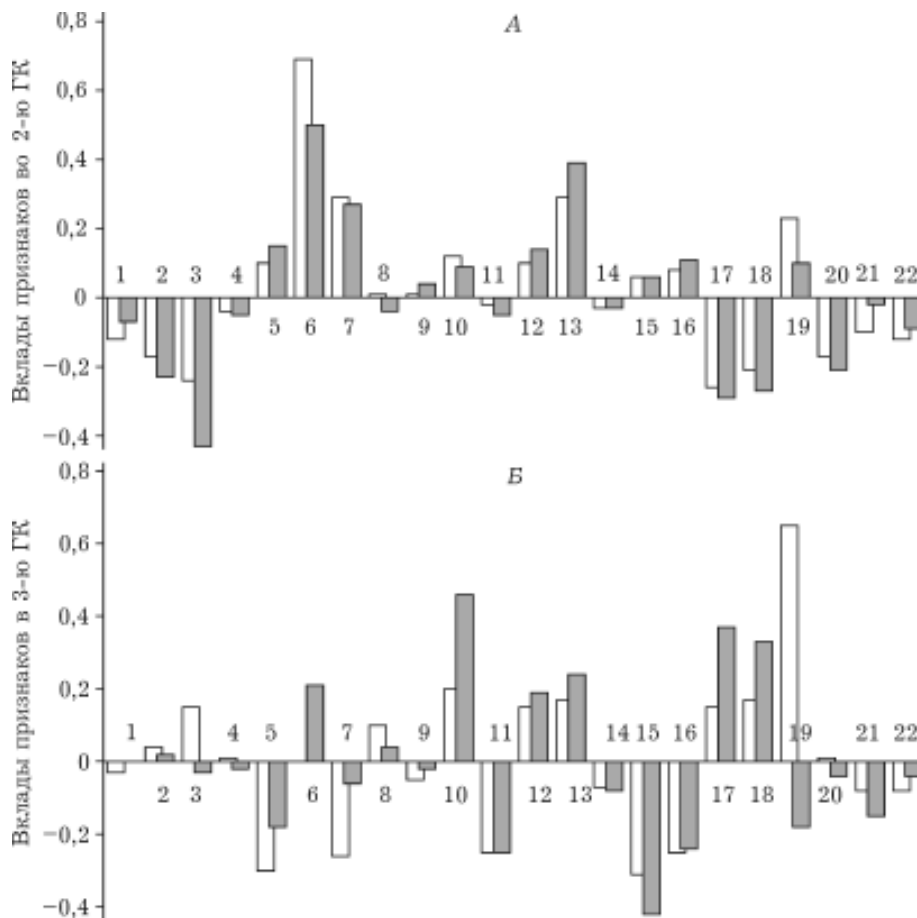


Рис. 6. Вклады признаков во вторую и третью ГК при попарном сравнении размерно-возрастных групп дафний из оз. Тоджа (А) и устья р. Каргат (Б) в разные даты наблюдений. Условные обозначения: номера признаков см. табл. 1, величину вкладов признаков – табл. 3

вой с первой, второй со второй, третьей с третьей и т. д. – достоверных различий по значимым компонентам не выявило. У дафний из р. Каргат отмечен более сложный характер временной морфологической изменчивости. А именно: первые, третьи и шестые группы проявили достоверные различия по значимым компонентам, тогда как между вторыми, четвертыми и пятыми размерно-возрастными группами достоверных различий по ним не обнаружено, или они незначительные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены общие закономерности в изменении формы тела в процессе онтогенеза у *D. galeata* в водоемах различного типа. Морфотипы размерно-возрастных групп *D. galeata* характеризуются меньшей изменчивостью в оз. Тоджа по сравнению с таковыми из устья

р. Каргат. По нашему мнению, этот факт объясняется нестабильными экологическими условиями мелководного устья р. Каргат, а также попаданием в оз. Чаны дафний из других водоемов (например, распространение покоящихся яиц птицами). Отмечено, что абсолютные размеры шлема и хвостовой иглы дафнии с возрастом уменьшаются, несмотря на присутствие беспозвоночных и позвоночных хищников в обоих водоемах. Этот факт свидетельствует о том, что основной пресс хищников, особенно беспозвоночных, направлен в первую очередь на промежуточные (третью – пятую) возрастные группы, и согласуется с данными Лагергрена с соавт. [43]. В целом в процессе онтогенеза у *D. galeata* большей изменчивостью характеризуются признаки, связанные с формой головы, и меньшей – с формой раковины.

Таким образом, соседние размерно-возрастные группы, за исключением старших воз-

растов, не имеют значимых морфологических различий и пригодны для изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости. При проведении исследований на половозрелых дафниях необходимо использовать выборки, сходные по размерно-возрастному составу. Этот факт следует учитывать особенно при работе с половозрелыми дафниями, размерно-возрастные группы которых наиболее сильно отличаются друг от друга по форме тела. Например, различия между такими группами (в частности, пятой – шестой) могут достигать значительной величины и приближаться к уровню подвидовых различий по критерию Майра ($CD \geq 1,28$) [44]. Поэтому первая половозрелая размерно-возрастная группа *D. galeata* наиболее подходит для изучения популяционной морфологической изменчивости вида.

Авторы выражают благодарность сотрудникам ИСиЭЖ СО РАН Н. Б. Мироновой, С. Н. Водяницкой за помощь в сборе материала на оз. Чаны; В. Д. Гуляеву, А. В. Баркалову – за критические замечания при проведении данного исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964.
- Flößner D., Kraus K. On taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea: Cladocera) // *Hydrobiologia*. 1986. Vol. 137. P. 97–115.
- Glagolev S. M. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species // *Ibid.* 1986. Vol. 141. P. 55–82.
- Коровчинский Н. М. Современное состояние и проблемы систематики ветвистоусых ракообразных // *Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных*. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 4–45.
- Котов А. А. Сравнительный анализ морфологии Anomopoda (Crustacea, Branchiopoda): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998.
- Bernott R. J., Dodds W. K., Quist M. C., Guy C. S. Larval fish-induced phenotypic plasticity of coexisting *Daphnia*: an enclosure experiment // *Fresh. Biol.* 2004. Vol. 49. P. 87–97.
- Hebert P. D. N., Grewe P. M. Chaoborus-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua* // *Limnol. Oceanogr.* 1985. Vol. 30, N 6. P. 1291–1297.
- Havel J. E. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs // *Ibid.* 1985. Vol. 30, N 4. P. 853–861.
- Sorensen K. H., Sterner R. W. Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi* // *Fresh. Biol.* 1992. Vol. 28. P. 257–262.
- Burns C. W. Crowding-induced changes in growth, reproduction and morphology of *Daphnia* // *Ibid.* 2000. Vol. 43. P. 19–29.
- Lajus D. L., Alekseev V. R. Phenotypic variation and developmental instability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in *Daphnia* // *J. Limnol.* 2004. Vol. 63 (Suppl. 1). P. 37–44.
- Mort M. A. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae*: variation and stability in phenotypic cycles // *Hydrobiologia*. 1989. Vol. 171. P. 159–170.
- Polyschuk L. V. Direct positive effect of invertebrate predators on birth rate in *Daphnia* studies with a new method of birth rate analysis // *Limnol. Oceanogr.* 1995. Vol. 40, N 3. P. 483–489.
- Barata C., Baird D. J., Soares A. M. Phenotypic plasticity in *Daphnia magna* Straus: variable maturation instar as an adaptive response to predation pressure // *Oecologia*. 2001. Vol. 129. P. 220–227.
- Laforsch C., Tollrian R. Inducible defenses in multi-predator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata* // *Ecology*. 2004. Vol. 85, N 8. P. 2302–2311.
- Doksaeter A., Vijverberg J. The effect of food and temperature regimes on life-history responses to fish kairomones in *Daphnia hyalina* × *galeata* // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 442. P. 207–214.
- Lass S., Spaak P. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review // *Ibid.* 2003. Vol. 491. P. 221–239.
- Tanner C. J., Branstrator D. K. Generational and dual-species exposures to invertebrate predators influence relative head size in *Daphnia mendotae* // *J. Plan. Res.* 2006. Vol. 28, N 8. P. 793–802.
- Бойкова О. С. Возрастная морфологическая изменчивость *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Crustacea: Cladocera: Naplopora) // *Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере им. И. Ю. Зюграфа*. 2005. Т. 9. С. 151–167.
- Котов А. А. Образование головных шипиков у молодых дафний в пелагиали и прибрежье озера Глубокого // *Там же*. 2002. Т. 8. С. 137–141.
- Котов А. А., Гололобова М. А. Возрастные изменения мандибул *Daphnia magna* Straus и *D. galeata* Sars (Cladocera: Anomopoda) // *Там же*. 2005. Т. 9. С. 168–179.
- Правдин И. Ф. Некоторые вопросы методики ихтиологических исследований. Определение линейных размеров рыб // *Изв. Кар.-Фин. филиала*. 1949. № 4. С. 31–42.
- Sjøvold T. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C. A. B. Smith's Mean Measure of Divergence // *Ossa*. 1977. Vol. 4 (Suppl. 1). P. 1–133.
- Gießler S., Mader E., Schwenk K. Morphological evolution and genetic differentiation in *Daphnia* species complexes // *J. Evol. Biol.* 1999. Vol. 12. P. 710–723.
- Gießler S. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 442. P. 55–66.
- Duffy M. A., Tessier A. J., Kosnik M. A. Testing the ecological relevance of *Daphnia* species designations // *Fresh. Biol.* 2004. Vol. 49. P. 55–64.
- Микітчак Т. Морфологічна, розмірно-вікова та вагова характеристики популяції *Daphnia* (*Daphnia*) *longispina* O. F. Müller оз. Журавлине (Сколівські Бескиди) // *Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна*. 2004. Вип. 37. С. 149–158.

28. Литвинчук Л. Ф. Систематика и биология рода *Bythotrephes* // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Материалы Всероссийской школы-конференции. Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. 8–12 октября 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007.
29. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980.
30. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980.
31. Haney J. F., Hall D. J. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera // *Limnol. Oceanogr.* 1973. Vol. 18, N 2. P. 331–333.
32. Schwenk K., Sandi A., Boersma M., Brehm M., Mader E., Offerhaus D., Spaak P. Genetic markers, genealogies and biogeographic patterns in the cladocera // *Aquat. Ecol.* 1998. Vol. 32. P. 37–51.
33. Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004.
34. Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях (проблемы анализа комплекса признаков). М., 1984.
35. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / Васильев А. Г., Фалеев В. И., Галактионов Ю. К. и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. С. 232.
36. Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987.
37. Urabe J. Effect of food conditions on the net production of *Daphnia galeata*: separate assessment of growth and reproduction // *Bull. Plank. Soc. Jap.* 1988. Vol. 35, N 2. P. 159–174.
38. Urabe J., Watanabe Y. Effect of food concentration on the assimilation and production efficiencies of *Daphnia galeata* G.O. Sars (Crustacea: Cladocera) // *Funct. Ecol.* 1991. Vol. 5. P. 635–641.
39. Urabe J., Sterner R. W. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1996. Vol. 93. P. 8465–8469.
40. Urabe J., Sterner R. W. Contrasting effect of different types of resource depletion on life-history traits in *Daphnia* // *Funct. Ecol.* 2001. Vol. 15. P. 165–174.
41. Kyle M., Acharya K., Weider L. J., Looper K., Elser J. J. Coupling of growth rate and body stoichiometry in *Daphnia*: a role for maintenance processes? // *Fresh. Biol.* 2006. Vol. 51. P. 2087–2095.
42. Acharya K., Kyle M., Elser J. J. Biological stoichiometry of *Daphnia* growth: an ecophysiological test of the growth rate hypothesis // *Limnol. Oceanogr.* 2004. Vol. 49, N 3. P. 656–665.
43. Lagergren R., Svensson J.-E., Stenson J. A. E. Models of ontogenetic allometry in cladocerans morphology studies // *Hydrobiologia.* 2007. Vol. 594. P. 109–116.
44. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.

Postembryonal Morphological Variability of *Daphnia galeata* in Water Reservoirs of Different Types

E. I. ZUIKOVA, N. A. BOCHKAREV

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: ih@eco.nsc.ru

In spite of numerous ecological investigations, the limits of intra- and interpopulation morphological variability of the species of *Daphnia* genus remain poorly investigated; as a consequence, systematics of the genus remains a knotted problem. This is especially true for the species with clearly exhibited variability of body length, for example *Daphnia galeata*. Investigation of the ontogenetic morphological variability of this species was carried out. As a result, general regularities in variation of body shape in different populations were revealed. The morphotypes of size and age groups of *D. galeata* turned out to be more variable in the mouth of the Kargat river (the basin of Lake Chany) than in Lake Todzha (the basin of the Bol'shoy Enisey river), however, the growth of such indices as helmet and caudal needle was described by the allometric function and their absolute size decreased with age in the daphnia from both water basins. It is shown that the first mature size-and-age group of *D. galeata* is most suitable for the investigation of the population morphological variability.

Key words: *Daphnia galeata*, ontogenesis, morphological variability, body shape.