

Дифференцированное влияние качества сестона (содержания С, N, P и полиненасыщенных жирных кислот) на скорость соматического и генеративного роста *Daphnia*

А. П. ТОЛОМЕЕВ¹, О. П. ДУБОВСКАЯ^{1,2}, Н. Н. СУЩИК^{1,2}, О. Н. МАХУТОВА¹, Г. С. КАЛАЧЕВА¹

¹ Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок

² Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: tolomeev@ibp.ru

АННОТАЦИЯ

Полученный ранее массив данных в 19 экспериментах по изучению роста *Daphnia* группы *longispina* на естественном сестоне водохранилища Бугач (г. Красноярск) использован для анализа связи параметров соматического и генеративного роста животных с количеством и качеством пищи. В зависимости от качества сестона выделено две модели развития дафний. Показано, что, несмотря на имеющуюся положительную корреляцию между соматическим и генеративным ростом, заметная доля вариаций удельной скорости генеративной продукции определяется внешними факторами среды – относительным содержанием в сестоне N и α -линоленовой кислоты (N : C и ALA : C).

Ключевые слова: *Daphnia*, качество пищи, соматический рост, генеративный рост, жирные кислоты, C : N : P.

Исследование связи параметров роста организмов с факторами окружающей среды играют ключевую роль в современной популяционной экологии. Основные параметры биологического цикла развития организма (life-history) включают скорость соматического и генеративного роста, продолжительность жизни, время развития до половозрелого состояния, начальную массу (размер) родившейся и половозрелой особи, размер яиц и кладки, выживаемость. Эти параметры являются связующим звеном между физиологией на индивидуальном уровне и демографией на популяционном [1]. Исследования индивидуального роста организмов оказались в настоящее время востребованными в области экологического моделирования. В последние годы

активно развивается индивидуально-ориентированный подход (individually-based modeling) к построению моделей развития популяций, используемый отечественными и зарубежными авторами [2–4]. Новый принцип позволяет перевести на более высокий уровень описание взаимодействий живых организмов с факторами окружающей среды. При этом в моделях используется более широкий спектр индивидуальных параметров в отличие от традиционного подхода на основе простых систем дифференциальных уравнений. В области моделирования водных экосистем рост зоопланктона обычно записывается как функция количества корма (или лимитирующего вещества) согласно уравнению типа Моно [5]. Однако последние исследования

питания зоопланктона обнаружили более сложную функциональную связь между содержанием корма и ростом популяций. Причина заключается прежде всего в том, что в течение сезона меняется не только количество, но и качество корма. При этом качество корма благодаря синергическим эффектам не может быть сведено к форме простого лимитирования отдельным веществом в составе пищи [6]. С другой стороны, описание роста с помощью одного коэффициента – удельной скорости – не дает возможности разделить такие важные составляющие, как соматическую и генеративную продукцию популяции, хотя именно пластичность распределения ресурсов между накоплением структурной биомассы, запасными питательными веществами и генеративной массой является основным механизмом адаптации к трофической ситуации [7].

Показатели качества корма могут быть сведены к трем основным группам: 1) содержание биогенных элементов Р и N и их стехиометрические соотношения с углеродом ($C:N:P$ или $C:P, C:N$), 2) содержание и состав незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (главным образом эйкозопентаеновой и докозгексаеновой) и 3) содержание некоторых других важных компонентов, таких как стеролы, аминокислоты и витамины [8–10]. Проблема качества пищи и ее роль в развитии организма, а также влияние на отдельные параметры роста (соматический, либо генеративный) еще далеки от единого решения. Одни авторы придерживаются мнения, что дискуссия о минеральном или биохимическом лимитировании бессмысленна, так как эти компоненты жестко скоррелированы [11, 12], другие доказывают, что фосфор и полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) – независимые взаимодополняющие компоненты пищи [13–15]. В литературе также существуют противоречия относительно величин пороговых концентраций, значимости их абсолютных и относительных (нормированных к углероду) величин [1, 15–21].

Ранее мы в лабораторных экспериментах определяли удельную скорость роста биомассы популяции (удельную скорость продукции) двух лабораторных культур *Daphnia* группы *longispina* при их питании разнокачествен-

ным сестоном из небольшого эвтрофного водохранилища Бугач. Содержание взвешенного органического углерода в сестоне было высоким (5 мгС/л) при низком молярном отношении $C:P$ (64–259) [1, 20, 22]. Результаты первых 10 экспериментов показали, что удельную скорость роста массы популяции дафнии (μ) лучше описывало регрессионное уравнение с двумя независимыми переменными – содержанием эйкозопентаеновой кислоты (ЕРА) и взвешенным N [20], чем уравнение с одной независимой переменной – ЕРА [22]. Анализ массива данных всех 19 экспериментов позволил определить пороговую концентрацию в сестоне ЕРА (~13 мкг/л), ниже которой она является единственным предиктором роста [1]. Однако в данных работах рассмотрена связь между составом корма и общей продукцией биомассы дафний, без разделения на соматический и генеративный рост, хотя, согласно результатам работ [7, 24], можно ожидать, что качество корма будет иметь различное влияние на эти типы роста, что в итоге определит динамику популяции. Цель данного исследования – выяснение вопроса о дифференцированном влиянии качества корма на соматическую и генеративную составляющие роста дафний. В задачи исследования входило нахождение способов расчета показателей соматического и генеративного роста в экспериментах на основе размеров дафний в начале и в конце каждого эксперимента и статистической оценки связи ростовых параметров с количественными и качественными (содержание биогенных элементов и ПНЖК) показателями сестона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методика проведения экспериментов и химических анализов подробно изложена ранее [20, 22]. Все дафнии для экспериментов выращивали в идентичных лабораторных условиях при температуре 20 °С и циклическом освещении 17:7 ч. Кормом служила микроводоросль *Chlorella vulgaris* Beijerinck. Эксперименты выполняли в проточных культиваторах [23], представлявших собой разборные цилиндрические акриловые камеры объемом 80 мл с двумя внутренними сетками, между которыми помещали исследуемые организмы.

В экспериментах использовали одновременно 2–5 опытных культиваторов. В каждый культиватор посадили по 10 разновозрастных особей дафний (по 3–4 ювенильные, половозрелые самки без яиц и с яйцами), отловленных из исходной культуры случайным образом. Размер животных и количество яиц предварительно определяли в капле воды под бинокляром. Кормом в экспериментах служил природный сестон естественной концентрации из небольшого эвтрофного водохранилища Бугач. Вариабельность качества корма достигалась за счет его естественных изменений в водохранилище в разные дни проведения опытов. Воду в культиваторы подавали с помощью перистальтических насосов со скоростью протока около 1 л/сут. Корм в подающей емкости меняли ежедневно. Дважды в сутки отбирали пробы сестона для биохимических анализов. Длительность экспериментов 4 сут. В пробах сестона определяли содержание ПНЖК, суммарного (неорганического и органического) фосфора, органических углерода и азота (детали см. в работе [22]). В каждом культиваторе каждого эксперимента зафиксирован начальный и конечный размер всех особей, а также начальное и конечное количество яиц.

Скорость соматического роста рассчитывали исходя из начального и конечного размера особей и известного времени экспозиции. Поскольку в конце эксперимента отсутствовала возможность идентификации измеренных ранее животных, то поступали следующим образом: производили сортировку-ранжирование данных линейных размеров животных, полученных в начале и в конце эксперимента, и соотносили их между собой, предполагая, что данные в одной строке относятся к одному и тому же организму. В случаях, когда не было возможности однозначно рассчитать индивидуальный прирост (например, гибель нескольких животных к концу экспозиции), данный опыт исключали из рассмотрения. Из 90 проведенных опытов (90 культиваторов с животными в 19 экспериментах) исключено 30, имеющих неоднозначную интерпретацию.

Для описания размерного роста дафний выбрана модель соматического роста согласно уравнению [24]:

$$L_x = L_{\max}/(1 + \exp(a - bx)), \quad (1)$$

где L_{\max} – асимптотическая длина, мм; a и b – коэффициенты роста; x – возраст, сут. Коэффициент a соответствует размеру тела в начале роста ($x = 0$) в комбинации с L_{\max} . Более высокое значение коэффициента b означает, что животное достигает L_{\max} при меньшем времени x , т. е. b – коэффициент, определяющий скорость достижения L_{\max} . Модель хорошо описывает соматический рост, учитывая фазу ускорения в начале развития и замедление при наступлении половозрелости. Определение коэффициентов L_{\max} и b проводили методом градиентного спуска с переменным шагом [25] путем регрессии данных индивидуальных приростов уравнением 1 (рис. 1). Отметим, что для каждой пары L_1 – L_2 (размер особи в начале и в конце эксперимента) известен только соответствующий им промежуток времени (4 сут), но неизвестно, сколько времени (T_1) заняло развитие от рождения до размера L_1 . Следовательно, каждая пара L_1 – L_2 могла быть помещена на любом расстоянии от начала временной шкалы. Однако, учитывая “жесткую” форму модели соматического роста животных по уравнению 1, можно полагать, что T_1 определяется однозначно при минимальном отклонении L_1 и L_2 от теоретической кривой L_{fit} . Поэтому в процессе градиентной подгонки коэффициентов L_{\max} и b для каждой их комбинации заново рассчитывались значения T_1 для каждой пары индивидуальных приростов L_1 – L_2 . Начальный раз-

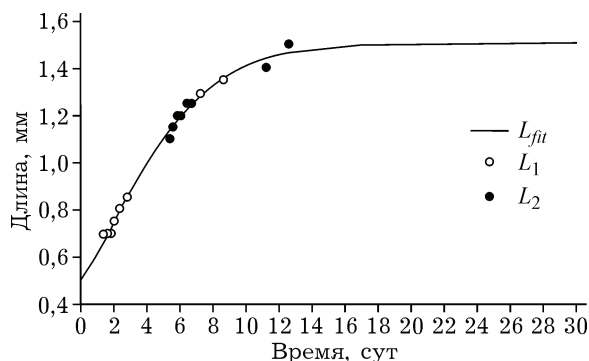


Рис. 1. Пример нахождения коэффициентов L_{\max} и b целевой функции $L_x = L_{\max}/(1 + \exp(a - bx))$ соматического роста *Daphnia* методом градиентного спуска с переменным шагом

мер особей принят постоянным $L_0 = 0,5$ мм, поскольку в сходных экспериментах [24] при питании дафний разнокачественным кормом новорожденные особи не имели достоверных различий. В связи с этим коэффициент a находился не из регрессии, а задавался как $a = \ln((L_{\max} - L_0)/L_0)$. Для каждого опыта получена удельная скорость генеративного роста (SGR , 1/сут). Скорость SGR рассчитывали по изменению численности особей в эксперименте:

$$SGR = \ln(F)/t, \quad (2)$$

где F – количество вновь отрожденных особей за время эксперимента t , сут, приходящихся на одну самку.

Исследование влияния состава сестона на параметры роста *Daphnia* выполнено с помощью корреляционного и RDA-анализа (redundancy analysis). Последний является методом прямого градиентного анализа, который позволяет определить связь между зависимыми параметрами (обычно биологическими видами) и одним или несколькими предикторами – факторами окружающей среды [26]. Основой RDA-анализа является метод главных компонент (PCA), в котором оси ограничены линейной комбинацией объясняющих переменных. RDA-анализ очень близок к каноническому анализу соответствия (CCA), но отличается от него тем, что предполагает линейную связь между зависимыми параметрами и градиентами факторов среды. Метод CCA основан большей частью на унимодальном отношении, в котором распределение параметров относительно градиентов имеет форму гауссианы. Из-за крайне низкой вероятности нормального распределения параметров роста дафний (уравнения 1 и 2) в диапазоне природных концентраций биогенных элементов и жирных кислот в составе сестона выбор сделан в пользу RDA-анализа. Статистические расчеты выполнены с помощью программы CANOCO [26]. Перед анализом производили логарифмическую трансформацию данных. Достоверность объяснительной силы для канонических осей оценена тестом Монте-Карло. Для последующей интерпретации результатов выбран корреляционный вариант масштабирования ординационной диаграммы ($\alpha = 0$). Статистический

анализ выполнен для двух наборов данных факторов среды. В первом анализе оценили влияние концентраций биогенных элементов и ПНЖК в сестоне на параметры роста *Daphnia*, во втором – влияние относительных показателей (по отношению к углероду) тех же элементов и веществ. Интерпретация ординационной диаграммы с корреляционным масштабированием выполнена согласно работе [27]: 1) угол между осями зависимых параметров отражает их корреляцию между собой, т. е. угол, близкий к 90° , указывает на отсутствие корреляции. Если оси имеют одинаковое направление, то они скоррелированы положительно, если противоположное, то корреляция отрицательная; 2) угол между осями зависимых параметров и факторов среды также отражает их корреляцию; 3) расположение точек наблюдений относительно друг друга не может быть прямо интерпретировано; 4) точки наблюдений могут быть перпендикулярно спроектированы на оси параметров либо на оси факторов среды и могут отражать собственные значения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Средние значения параметров роста *Daphnia* (L_{\max} , b и SGR), содержание биогенных элементов (C, N, P) и эссенциальных жирных кислот (ALA – α -линоленовая, STA – стераноидовая, EPA – эйкозопентаеновая, DHA – докозагексаеновая), а также их стандартные отклонения, полученные на всем исследуемом массиве экспериментальных данных ($n = 60$), представлены в табл. 1. Среди параметров роста наименьший процент варьирования имел асимптотический размер дафний (L_{\max}), а наибольший – удельная скорость генеративного роста (SGR). Высокие значения стандартного отклонения связаны, прежде всего, с несимметричным распределением параметров SGR и b (рис. 2), что подтверждает правильность выбора RDA-анализа для статистической обработки эксперимента.

Усредненные регрессионные кривые роста дафний для трех размерных градаций L_{\max} (1,0–1,5, 1,5–2,0 и 2,0–2,5 мм) представлены на рис. 3. Видно, что разным уровням величины L_{\max} соответствовали различные модели развития. Дафнии, имеющие малый

Средние значения параметров роста *Daphnia* (L_{\max} , b и SGR), содержание биогенных элементов (С, N, Р) и эссенциальных жирных кислот (здесь и далее ALA – α -линоленовая, STA – стераидоновая, EPA – эйкозопентаеновая, DHA – докозагексаеновая), а также их стандартные отклонения (% SD), полученные на всем исследуемом массиве экспериментальных данных, $n = 60$

Параметры роста	М	\pm % SD
L_{\max} , мм	1,76	\pm 19,48
b	0,20	\pm 46,18
SGR (сут ⁻¹)	0,23	\pm 75,86
Исследуемые элементы, мг/л, и ПНЖК, мкг/л в сестоне		
С	3,35	\pm 34,75
N	0,65	\pm 56,90
Р	0,09	\pm 22,93
ALA	21,18	\pm 64,98
STA	6,56	\pm 69,45
EPA	14,59	\pm 59,82
DHA	6,85	\pm 51,35

асимптотический размер, показывали высокий темп роста в начальный период жизни и быстрое его замедление при достижении половозрелости. Особи, для которых определены высокие значения L_{\max} , развивались изначально медленнее, но продолжали расти и в зрелом возрасте. Средним значениям L_{\max} соответствовала промежуточная модель развития.

В двух проведенных RDA-анализах связи параметров роста *Daphnia* и факторов среды канонические оси в сумме объясняют 37,6 и 48,3 % вариаций (табл. 2). Однако вторая

из несвязанных осей (ось 4) в двух проведенных анализах объясняет больший процент вариаций (30,7 и 32,5 %), чем канонические оси по отдельности. Тем не менее их объяснительная сила, согласно тесту Монте-Карло, остается достоверной, $p = 0,0020$.

Асимптотическая длина дафний L_{\max} и ростовой коэффициент b имели сильную отрицательную корреляцию между собой (рис. 4, а, б, табл. 3, 4). Длина L_{\max} положительно коррелировала с общим содержанием N, С и α -линоленовой кислоты и отрицательно – с Р и жирными кислотами STA, EPA и DHA

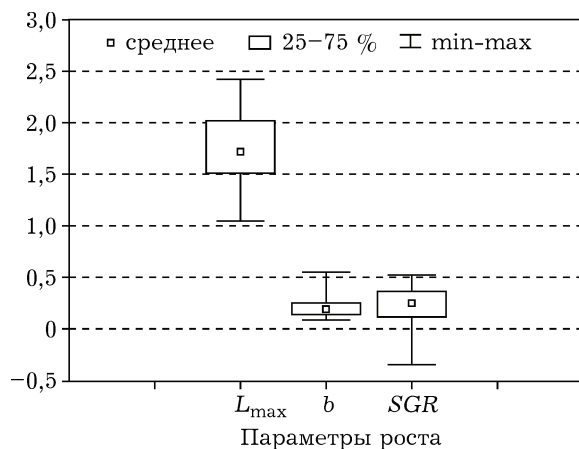


Рис. 2. Варьирование параметров роста *Daphnia* (L_{\max} , мм, b , SGR , 1/сут) в 60 опытах. Приведены средние, 25–75 % интервал, максимальное и минимальное значения

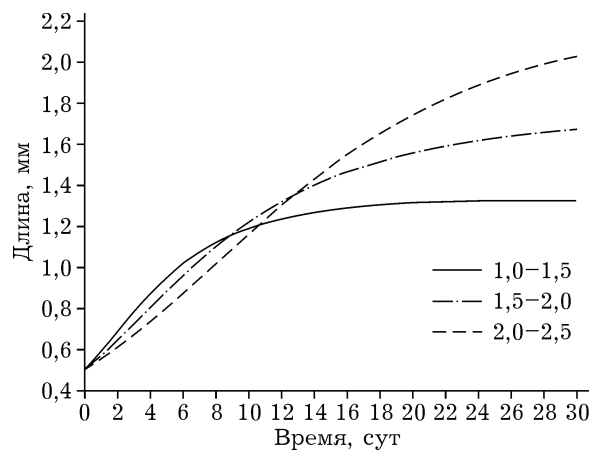


Рис. 3. Соматический рост *Daphnia*, соответствующий разным градациям L_{\max} (1,0–1,5, 1,5–2,0 и 2,0–2,5 мм)

Численный итог результатов RDA-анализа связи параметров роста *Daphnia* (удельной скорости генеративного роста и коэффициентов соматического роста согласно уравнению 1) с абсолютным и относительным (к углероду) элементным и жирнокислотным составом sestона

Ось	Элементный и жирнокислотный состав				Соотношения биогенных элементов и жирных кислот с углеродом					
	1	2	3	4	Общее варьирование	1	2	3	4	Общее варьирование
Собственные значения (Eigenvalues)	0,265	0,111	0,006	0,307	1	0,273	0,21	0,007	0,325	1
Корреляция:										
“параметры роста – параметры среды”	0,696	0,523	0,357	0		0,764	0,659	0,363	0	
Кумулятивный процент изменчивости:										
“параметры роста”	26,5	37,6	38,2	68,9		27,3	48,3	49	81,5	
отношение “параметры роста – параметры среды”	69,3	98,4	100	0		55,8	98,7	100	0	
Сумма всех собственных значений					1					1
Сумма всех канонических собственных значений					0,382					0,49
Достоверность всех канонических осей (тест Монте-Карло)					Trace = 0,382 F-ratio = 4,589 P-value = 0,0020					Trace = 0,467 F-ratio = 7,130 P-value = 0,0020

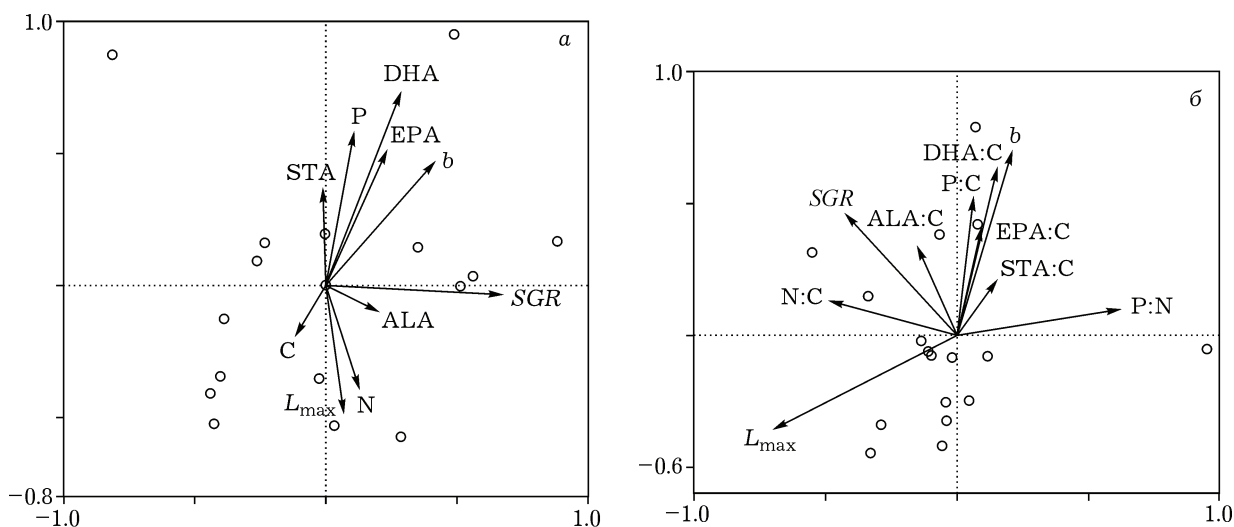


Рис. 4. Ординационная диаграмма RDA-анализа зависимости параметров роста *Daphnia* (L_{max} – асимптотическая длина, b – ростовой коэффициент, SGR – удельная скорость генеративного роста) от элементного состава sestона (C, N, P) и эссенциальных жирных кислот (ALA – α -линоленовая, STA – стераидоновая, EPA – эйкозопентаеновая, DHA – докозагексаеновая) (а), а также от показателей их соотношений с углеродом (б)

(см. рис. 4, а), причем отрицательная связь с P и DHA была сравнительно сильной и достоверной (см. табл. 3). L_{max} имела отрицательную связь с относительным содержанием всех ПНЖК (кроме ALA) и фосфором, соотношен-

ным как с углеродом, так и с азотом (P : C, P : N, с последним довольно высокую и достоверную); сравнительно сильная положительная связь обнаружена с соотношением N : C (см. рис. 4, б, табл. 4).

Т а б л и ц а 3

Корреляционная матрица параметров роста *Daphnia* (L_{max} – асимптотическая длина, b – ростовой коэффициент, SGR – удельная скорость генеративного роста), элементного состава sestона (C, N, P) и эссенциальных жирных кислот (ALA, STA, EPA, DHA)

	L_{max}	b	SGR	C	N	P	ALA	STA	EPA
b	-0,6148 p = 0,000								
SGR	0,0638 $p = 0,628$	0,4053 p = 0,001							
C	0,0647 $p = 0,624$	-0,2013 $p = 0,123$	-0,0646 $p = 0,624$						
N	0,1701 $p = 0,194$	-0,1585 $p = 0,226$	0,1015 $p = 0,440$	0,889 p = 0,000	-0,0498 $p = 0,705$				
P	-0,2783 p = 0,031	0,2798 p = 0,030	0,069 $p = 0,601$	0,1364 $p = 0,299$	0,4001 p = 0,002	0,5732 p = 0,000			
ALA	0,0629 $p = 0,633$	0,0843 $p = 0,522$	0,1262 $p = 0,337$	0,3768 p = 0,003	-0,15 $p = 0,253$	0,1077 $p = 0,413$	0,2507 $p = 0,053$		
STA	-0,129 $p = 0,326$	0,3257 p = 0,011	-0,0535 $p = 0,685$	-0,2566 p = 0,048	-0,3135 p = 0,015	0,1307 $p = 0,320$	0,1758 $p = 0,179$	0,9331 $p = 0,00$	
EPA	-0,1708 $p = 0,192$	0,4607 p = 0,000	0,1135 $p = 0,388$	-0,398 p = 0,002	-0,3081 $p = 0,017$	0,485 p = 0,000	0,3359 p = 0,009	0,6692 p = 0,000	0,7834 p = 0,000
DHA	-0,3089 p = 0,016	0,5259 p = 0,000	0,1806 $p = 0,167$	-0,3114 p = 0,015					

Корреляционная матрица параметров роста *Daphnia* (L_{\max} – асимптотическая длина, b – ростовой коэффициент, SGR – удельная скорость генеративного роста) и содержания относительно углерода N, P и эссенциальных жирных кислот (ALA – α -линоленовая, STA – стераидоновая, EPA – эйкозопентаеновая, DHA – докозагексаеновая)

	L_{\max}	b	SGR	P : C	N : C	P : N	ALA : C	STA : C	EPA : C	DHA : C
b	-0,614 $p = 0,000$									
SGR	0,063 $p = 0,628$	0,4053 $p = 0,001$								
P : C	-0,223 $p = 0,086$	0,3738 $p = 0,003$	0,2264 $p = 0,082$							
N : C	0,258 $p = 0,047$	-0,0096 $p = 0,942$	0,259 $p = 0,046$	-0,4246 $p = 0,001$						
P : N	-0,444 $p = 0,000$	0,1568 $p = 0,232$	-0,1962 $p = 0,133$	0,584 $p = 0,000$	-0,9114 $p = 0,00$					
ALA : C	-0,026 $p = 0,843$	0,2117 $p = 0,104$	0,1913 $p = 0,143$	0,3382 $p = 0,008$	0,4017 $p = 0,000$	-0,3237 $p = 0,012$				
STA : C	-0,145 $p = 0,268$	0,3363 $p = 0,009$	-0,0046 $p = 0,972$	0,3201 $p = 0,013$	0,0012 $p = 0,992$	-0,0197 $p = 0,881$	0,2836 $p = 0,028$			
EPA : C	-0,177 $p = 0,175$	0,4414 $p = 0,000$	0,1246 $p = 0,343$	0,4469 $p = 0,000$	-0,0767 $p = 0,560$	0,065 $p = 0,622$	0,2465 $p = 0,058$	0,9605 $p = 0,00$		
DHA : C	-0,294 $p = 0,022$	0,5639 $p = 0,000$	0,2216 $p = 0,089$	0,6241 $p = 0,000$	-0,1585 $p = 0,227$	0,226 $p = 0,083$	0,3798 $p = 0,003$	0,7695 $p = 0,000$	0,8559 $p = 0,000$	

Как результат сильной отрицательной связи L_{\max} и b , почти все связи коэффициента скорости соматического роста b с исследуемыми факторами носили прямо противоположный характер, чем таковые L_{\max} (см. рис. 4, а, б, табл. 3, 4). Так, b имел достоверную, довольно высокую положительную связь как с абсолютными, так и с относительными величинами P, STA, EPA, DHA (см. рис. 4, а, б), причем связь с относительными величинами была выше (за исключением EPA), особенно для P : C, DHA : C (см. табл. 3, 4).

Удельная скорость генеративного роста SGR согласно регрессионному анализу имела только одну достоверную и положительную корреляцию с одним элементом сестона, отнесенным к углероду – N : C (см. табл. 4). Остальные связи были слабыми. Сильную положительную корреляцию SGR имела с ростовым коэффициентом b (см. табл. 3 и 4). По данным RDA-анализа наблюдалась положительная корреляция SGR с показателями N : C и ALA : C (см. рис. 4, б). При этом

SGR в меньшей степени коррелировала с абсолютным содержанием α -линоленовой кислоты (см. рис. 4, а): короткая проекция оси ALA означает ее несущественный вклад в разброс значений скорости генеративного роста.

Несмотря на формальную независимость асимптотической длины L_{\max} и ростового коэффициента b (скорость достижения максимального размера), их отрицательная связь вполне ожидаема. Очевидно, что увеличение асимптотического размера особей влечет за собой и увеличение времени его достижения, которое не может быть компенсировано даже при самых благоприятных кормовых условиях. Следовательно, в каждом случае, когда происходило повышение L_{\max} , а скорость накопления биомассы сохранялась на прежнем или близком уровне, происходила обратная коррекция коэффициента b . Отметим, что коэффициент L_{\max} не имеет прямой связи с максимальным размером дафний, который они могут достичь в ходе жизненного разви-

тия. L_{\max} в сочетании с b определяет лишь форму кривой роста. Если скорость соматического роста взрослых особей замедляется незначительно, то L_{\max} может принимать весьма высокие значения.

В целом изменения параметров соматического роста дафний в зависимости от состава корма приводили к двум крайним моделям развития. Первой модели соответствовали быстрые рост в молодом возрасте и спад при наступлении репродуктивного периода. При этом асимптотическая длина особей уменьшалась, а коэффициент b возрастал. Такая модель развития отмечена как при высоком абсолютном, так и относительном (к углероду) содержании Р и эссенциальных жирных кислот ДНА, ЕРА, СТА (см. рис. 4, а, б). Вторая модель заключалась в более медленном росте дафний, однако в этом случае особи продолжали расти и в период размножения. Такое развитие происходило при пониженном содержании Р и эссенциальных жирных кислот СТА, ЕРА, ДНА, но относительно высоком уровне N и N : C (см. рис. 4, б). Наши данные согласуются с выводами Л. В. Полищука и Я. Файферберга [7]. Согласно их результатам, в случае, когда пища перестает быть лимитирующим фактором, почти все ресурсы идут на увеличение числа яиц, а соматическая масса взрослых особей не изменяется. В нашей работе показано, что две модели развития реализуются в случае не только количественного, но и качественного лимитирования пищей. Вероятнее всего, количественное лимитирование дафний кормом в водохранилище Бугач не является актуальным, поскольку содержание C в sestone составляет 1,9–6,1 мгС/л, что значительно превышает начальные пороговые значения лимитирования для *D. longispina* – 0,26–0,36 мгС/л [28].

Как отмечено ранее, удельная скорость генеративного роста SGR по данным статистического анализа имела достоверную положительную корреляцию только с показателем N : C. Конечно, положительная связь SGR может быть прослежена и с содержанием Р и эссенциальных жирных кислот ДНА, ЕРА, СТА через коэффициент b , с которым имеется сильная положительная корреляция. Такой вывод хорошо согласуется с результата-

ми других работ [29, 30] и в целом ожидаем. Увеличение скорости соматического роста предполагает, что дафнии питаются качественным кормом, следовательно, способны производить большее число яиц. Концентрация ЕРА, как наиболее часто рассматриваемая в качестве лимитирующего вещества, имела широкий диапазон варьирования – 3–30 мкг/л. Очевидно, в отдельных экспериментах дафнии испытывали лимитирование этим веществом. Проведенный анализ влияния ЕРА на продукцию дафний обнаружил положительную связь в диапазоне концентраций до 13 мкг/л [1]. В отсутствие лимитирования ЕРА выявлена связь скорости роста дафний с относительным содержанием фосфора (отрицательная корреляция с C : P, N : P), несмотря на то что эти показатели были далеки от пороговых значений. В период проведения экспериментов seston водохранилища Бугач имел высокие показатели по относительному содержанию Р. Соотношение C : P было существенно ниже [22] величины порогового молярного соотношения ~ 300 , лимитирующего рост большинства популяций дафний [31]. Найденные корреляции как фосфора, так и ЕРА выявлены по отношению к общей продукции дафний, без разделения на генеративный и соматический рост. В случае дифференциации ростовых показателей можно заметить (см. рис. 4, а, б), что Р, P : C, ЕРА, ЕРА : C в большей степени коррелируют с ростовым коэффициентом b , определяющим соматический рост дафний, в то время как удельная скорость генеративного роста испытывает влияние соотношений N : C и ALA : C. Подчеркнем, что уровень содержания данных веществ в sestone в некоторые даты проведения опытов действительно был низким и мог влиять на развитие дафний. Так, в пяти экспериментах из 19 относительное содержание C : N было выше стандартного $> \sim 7$ [17, 24], при этом максимальное соотношение составило 16,3. Концентрация α -линоленовой кислоты также часто находилась ниже уровня насыщения (5 из 19 экспериментов) – < 10 –12 мкг/л [12] и могла лимитировать рост.

В целом проблема лимитирования роста дафний качеством пищи (главным образом недостатком Р и эйкозопентеновой кислоты

ЕРА) постоянно находится во внимании специалистов [15, 19, 29, 32]. Целью большинства работ является выяснение характера связи между рассматриваемыми факторами среды, скоростью соматического роста и продукцией яиц, но при этом отмечается принципиальная разница между характером накопления Р и ПНЖК в дафниях. Показано, что рачки могут иметь повышенное содержание ЕРА в теле и в яйцах. Содержание Р гораздо более стабильно. В яйцах оно близко к константе 14 мг Р/(г сухого вещества) [15]. Отмечено, что повышенное содержание ЕРА способствует более раннему отрождению яиц, повышает их количество, но увеличивает смертность новорожденных особей [29]. При этом достоверное положительное влияние ЕРА возможно только при отсутствии лимитирования со стороны фосфора, т. е. при $C : P < 350$ для *Daphnia magna* [29]. Роль азота в развитии дафний исследована в меньшей степени, чем фосфора, поскольку азот редко является лимитирующим элементом в пресноводных экосистемах [33]. Тем не менее наши выводы относительно роли азота в развитии дафний согласуются с наблюдениями Ферра-Филхо с соавторами [34], которые обнаружили, что *Ceriodaphnia*, питающаяся N-лимитированными зелеными водорослями рода *Scenedesmus*, не снижала скорость соматического роста, хотя демонстрировала уменьшение размера кладки яиц. Другими словами, происходило дифференцированное влияние недостатка азота на удельную скорость генеративного роста. Вид *Daphnia gessneri* был чувствителен к недостатку как N, так и P, что выражалось в снижении соматического и генеративного роста. Лимитирование скорости соматического роста α -линоленовой кислотой при низком соотношении $C : P$ известно из работ [12, 35]. При этом в работе Сандбом, Вреде [35] приводятся данные о меньшем влиянии α -линоленовой кислоты, чем ЕРА, на скорость соматического роста. Также отмечено, что степень влияния α -линоленовой кислоты на размер кладки не отличалась от таковой в вариантах обработки пищи другими кислотами (ЕРА, олеиновая кислота). В целом можно заключить, что известные в литературе экспериментальные работы и полевые наблю-

дения демонстрируют значимость минерального состава и содержания ЭЖК в сестоне для развития дафний и способны оказывать дифференцированное влияние на отдельные параметры биологического цикла развития организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании результатов статистического исследования характеристик роста *Daphnia* группы *longispina* в 19 лабораторных экспериментах и анализа аналогичных работ других авторов можно сделать следующее заключение. Качество сестона, т. е. содержание в нем минеральных элементов и эссенциальных жирных кислот, представляет собой относительно независимый комплекс незаменимых веществ, способных лимитировать развитие дафний и в первую очередь определять скорость соматического роста. Далеко не всегда прослеживается прямая связь между приростом массы тела и генеративной продукцией. Очевидно, в условиях низкого качества корма дафнии вынуждены делать выбор – вкладывать получаемый ограниченный ресурс в размножение или в накопление собственной массы с целью переживания периода плохих пищевых условий. Следствием перераспределения вкладов может быть изменение соотношения соматической и генеративной продукции. В настоящей работе показано, что, несмотря на имеющуюся положительную корреляцию между ростовым коэффициентом b и SGR , заметная доля вариаций удельной скорости генеративного роста определяется внешними факторами среды. В проведенных экспериментах прослежена связь скорости генеративного роста с показателями $N : C$ и $ALA : C$.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 08-04-00291.

ЛИТЕРАТУРА

1. Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Makhutova O. N., Kalachova G. S. Growth rate of *Daphnia* feeding on seston in a Siberian reservoir: the role of essential fatty acid // Aquatic Ecology. 2008. Vol. 42, N 4. P. 617–627.
2. Carlotti F., Wolf K.-U. A Lagrangian ensemble model of *Calanus finmarchicus* coupled with a 1-D eco-

- system model // *Fish. Oceanogr.* 1998. Vol. 7. P. 191–204.
3. Zadereev E. S., Prokopkin I. G., Gubanov V. G., Gubanov M. V. Individual-based model of the reproduction cycle of *Moina macrocopa* (Crustacea: Cladocera) // *Ecological Modelling*. 2003. Vol. 162. P. 15–31.
 4. DeAngelis D. L., Mooij W. M. Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2005. Vol. 36. P. 147–168.
 5. Williams B. J. *Hydrobiological modeling*. Australia: University of Newcastle, NSW, 2006. 680 p.
 6. Ferra-Filho A. S., Tessier A. J., DeMott W. R. Sensitivity of herbivorous zooplankton to phosphorus-deficient diets: Testing stoichiometric theory and the growth rate hypothesis // *Limnol. Oceanogr.* 2007. Vol. 52, N 1. P. 407–415.
 7. Полищук Л. В., Файферберг Я. Динамика массы тела дафний в свете теории жизненных стратегий: анализ с использованием метода вкладов // *Журн. общ. биологии*. 2006. Т. 67, № 1. С. 23–36.
 8. Von Elert E., Martin-Creuzburg D., Le Coz J. R. Absence of sterols constrains carbon transfer between cyanobacteria and a freshwater herbivore (*Daphnia galeata*) // *Proc. R. Soc. London B*. 2003. Vol. 270. P. 1209–1214.
 9. Guisande C., Riveiro I., Maneiro I. Comparisons among the amino acid composition of females, eggs and food to determine the relative importance of food quantity and food quality to copepod reproduction // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. Vol. 202. P. 135–142.
 10. Martin-Creuzburg D., von Elert E. Good food versus bad food: the role of sterols and polyunsaturated fatty acids in determining growth and reproduction of *Daphnia magna* // *Aquat. Ecol.* 2009. Vol. 43. P. 943–950.
 11. Ahlgren G., Goedkoop W., Markensten H., Sonesten L., Boberg M. Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken – the role of fatty acids // *Freshwater Biology*. 1997. Vol. 38, N 3. P. 555–570.
 12. Wacker A., Von Elert E. Polyunsaturated fatty acids: evidence for non-substitutable biochemical resources in *Daphnia galeata* // *Ecology*. 2001. Vol. 82, N 9. P. 2507–2520.
 13. Boersma M., Schops C., McCauley E. Nutritional quality of seston for the freshwater herbivore *Daphnia galeata* × *hyalina*: biochemical versus mineral limitations // *Oecologia*. 2001. Vol. 129, N 3. P. 342–348.
 14. Park S., Brett M. T., Muller-Navarra D. C., Goldman C. R. Essential fatty acid content and the phosphorus to carbon ratio in cultured algae as indicators of food quality for *Daphnia* // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47, N 8. P. 1377–1390.
 15. Becker C., Boersma M. Differential effects of phosphorus and fatty acids on *Daphnia magna* growth and reproduction // *Limnol. Oceanogr.* 2005. Vol. 50, N 1. P. 388–397.
 16. Muller-Navarra D. Evidence that a highly unsaturated fatty-acid limits *Daphnia* growth in nature // *Arch. Hydrobiol.* 1995. Vol. 132, N 3. P. 297–307.
 17. Weers P. M. M., Gulati R. D. Effect of the addition of polyunsaturated fatty acids to the diet on the growth and fecundity of *Daphnia galeata* // *Freshwater Biology*. 1997. Vol. 38, N 3. P. 721–729.
 18. Andersen T. R., Hessen O. D., Threshold elemental ratios for carbon versus phosphorus limitation in *Daphnia* // *Freshwater Biology*. 2005. Vol. 50. P. 2063–2075.
 19. Ravet J. L., Brett M. T. Phytoplankton essential fatty acid and phosphorus content constraints on *Daphnia* somatic growth and reproduction // *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51, N 5. P. 2438–2452.
 20. Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Makhutova O. N., Kalachova G. S. Influence of sestonic elemental and essential fatty acid contents in a eutrophic reservoir in Siberia on population growth of *Daphnia* (*longispina* group) // *J. Plankt. Res.* 2006. Vol. 28, N 10. P. 907–917.
 21. Brett M. T. Is a low EPA growth saturation threshold supported by the data presented in Becker and Boersma (2005)? // *Limnol. Oceanogr.* 2010. Vol. 55, N 1. P. 455–458.
 22. Сущик Н. Н., Калачева Г. С., Гладышев М. И., Дубовская О. П., Махутова О. Н. Влияние элементного и биохимического состава сестона на популяционный рост культуры дафний, выделенной из популяции эвтрофного водохранилища // *Сиб. экол. журн.* 2006. № 1. С. 21–29.
 23. Gladyshev M. I., Temerova T. A., Dubovskaya O. P., Kolmakov V. I., Ivanova E. A. Selective grazing on *Cryptomonas* by *Ceriodaphnia quadrangula* fed a natural phytoplankton assemblages // *Aquat. Ecol.* 1999. Vol. 33. P. 347–353.
 24. Urabe J., Sterner R. W. Contrasting effects of different types of resource depletion on life-history traits in *Daphnia* // *Func. Ecol.* 2001. Vol. 15, N 2. P. 165–174.
 25. Глебов Н. И., Кочетов Ю. А., Плясунов А. В. Методы оптимизации / Учебное пособие. Новосибирск: Новосибир. гос. ун-т, 2000. 105 с.
 26. Leps J., Smilauer P. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, 2003. 282 p.
 27. Zuur A. F., Ieno E. N., Smith G. M. *Analysing Ecological Data. Series: Statistics for Biology and Health*, 2007. 672 p.
 28. Achenbach L., Lampert W. Effects of elevated temperatures on threshold food concentrations and possible competitive abilities of differently sized cladoceran species // *Oikos*. 1997. Vol. 79. P. 469–476.
 29. Becker C., Boersma M. Resource quality effects on life histories of *Daphnia* // *Limnol. Oceanogr.* 2003. Vol. 48, N 2. P. 700–706.
 30. Acharya K., Kyle M., Elser J. J. Effects of stoichiometric dietary mixing on *Daphnia* growth and reproduction // *Oecologia*. 2004. Vol. 138, N 3. P. 333–340.
 31. Brett M. T., Muller-Navarra D. C., Park S. K. Empirical analysis of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45, N 7. P. 1564–1575.
 32. Wacker A., Martin-Creuzburg D. Allocation of essential lipids in *Daphnia magna* during exposure to poor food quality // *Functional Ecology*. 2007. Vol. 21, N 4. P. 738–747.

33. Elser J. J., Andersen T., Baron J. S., Bergstrom A. K., Jansson M., Kyle M., Nydick K. R., Steger L., Hessen D. O. Shifts in Lake N : P Stoichiometry and Nutrient Limitation Driven by Atmospheric Nitrogen Deposition // *Science*. 2009. Vol. 326, N 5954. P. 835–837.
34. Ferra-Filho A. S., Fileto C. U., Lopes N. P., Arcifa M. S. Effects of essential fatty acids and N and P-limited algae on the growth rate of tropical cladocerans // *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48. P. 759–767.
35. Sundbom M., Vrede T. Effects of fatty acid and phosphorus content of food on the growth, survival and reproduction of *Daphnia* // *Freshwater Biology*. 1997. Vol. 38. P. 665–674.

Differentiated Influence of the Quality of Seston (Content of C, N, P and Polyunsaturated Fatty Acids) on the Rate of Somatic and Generative Growth of *Daphnia*

A. P. TOLOMEEV¹, O. P. DUBOVSKAYA^{1,2}, N. N. SUSHCHIK^{1,2},
O. N. MAKHUTOVA¹, G. S. KALACHEVA¹

¹ *Institute of Biophysics SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok*

² *Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodniy ave., 79
E-mail: tolomeev@ibp.ru*

Data set obtained in 19 experiments aimed at the studies of the growth of *Daphnia* of *longispina* group at the natural seston of the Buigach water reservoir (Krasnoyarsk) was used to analyze the connection of the parameters of somatic and generative growth of animals with the amount and quality of food. Depending on the quality of seston, two models of the development of *Daphnia* were distinguished. It was demonstrated that in spite of the existing positive correlation between somatic and generative growth, a noticeable fraction of the variations of the specific rate of generative production is determined by external factors of the environment – the relative content of N and α -linolenic acid (N : C and ALA : C) in the seston.

Key words: *Daphnia*, food quality, somatic growth, generative growth, fatty acids, C : N : P.