

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП *DAPHNIA LONGISPINA* O.F. MÜLLER ИЗ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А.

Была изучена морфологическая изменчивость размерно-возрастных групп *D. longispina* из Телецкого озера. Отдельные размерно-возрастные группы дафний сравнивались между собой по комплексу пластических признаков, описывающих общую форму тела. Выявлено, что в процессе роста *D. longispina* некоторые морфологические признаки проявляют большую изменчивость, чем другие. Главным образом, это признаки, характеризующие форму головы и раковины. Показано, что при изучении популяционной морфологической изменчивости дафний необходимо учитывать размерно-возрастную изменчивость. Сравнение популяций дафний по шестым возрастным группам, характеризующихся ярко выраженными изменениями раковины, значительно искажает конечный результат.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема видовой идентификации многих видов дафний до настоящего времени остается актуальной. Сложность морфологической диагностики многих видов дафний заключается в их высокой полиморфности [1; 2]. Необычная фенотипическая пластичность *D. longispina* O.F. Müller, *D. galeata* Sars, *D. hyalina* Leydig и *D. cucullata* Sars представляет собой область интереса для систематиков, морфологов и гидробиологов. Поскольку выделение видов в пределах данной группы считается провизорным, то все они объединены в группу «longispina» [2]. Показано, что изменчивость дафний носит возрастной, индивидуальный, сезонный, межгодовой и локальный характер и проявляется в изменении формы тела и появлении различных выростов тела [1; 3; 4; 5; 6]. Высокая морфологическая изменчивость дафний порождает большие трудности в систематике, поскольку исследователи зачастую сталкиваются с непрерывным рядом изменчивых форм, что приводит к неоправданному выделению большого числа новых видов. К тому же форма тела дафний чаще всего описывается по качественным, а не количественным признакам, а изучение морфологической изменчивости дафний ограничивается набором анализируемых морфологических признаков (как правило, это длина тела, шлема и хвостовой иглы).

Между тем применение морфологической концепции при выделении видов возможно только при хорошей изученности популяционной структуры и внутривидовой изменчивости [7]. Общие закономерности изменчивости особей в популяциях можно выявить путем анализа больших выборок однотипных животных. Однако ввиду высокой изменчивости внешней формы тела многих кладоцер изучение внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости планктонных ракообразных по качественным признакам малоинформативно. Поскольку устоявшаяся схема промеров беспозвоночных животных отсутствует, статистический анализ их количественных морфологических признаков используется слабо. Лишь в немногих работах изменчивость дафний и некоторых других кладоцер оценивалась с помощью методов многомерной статистики на основе большого числа пластических, меристических и качественных признаков [8; 9; 10; 11; 12].

Цель данного исследования заключалась в изучении размерно-возрастной морфологической изменчивости *D. longispina* в Телецком озере по пластическим признакам, описывающим форму тела.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пробы дафний отобраны 22 июля 2007 г. в северо-западном плесе Телецкого озера, в придаточном водоеме. Этот водоем имеет временную связь с озером в период высокой воды, обильно зарастает хвощом и рдестом (до 90%), вода в нем в летний период прогревается до 20 °С. Пробы отбирали с помощью сети Апштейна (размер ячеи 125 мкм), процеживая через нее 100 л воды и сразу же фиксировали 5 % раствором формалина с сахарозой [13]. Идентификацию вида проводили по Определителю пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий [2]. Для статистического анализа морфологических признаков было сфотографировано 133 разноразмерных особи *D. longispina* в латеральном положении. Дальнейшие измерения были выполнены на полученных фотографиях в программе AxioVision по 19 морфологическим признакам, описывающим форму тела. При выборе признаков мы руководствовались работами, в которых были выполнены подобные измерения [8; 10; 11; 14; 15; 16].

Для изучения морфологической изменчивости *D. longispina* был выполнен анализ главных

компонент. Компоненты рассматривались как новые признаки, затем для них рассчитывались средняя величина и среднее отклонение. Для оценки степени морфологических различий между размерно-возрастными группами при их попарном сравнении использовали *t*-критерий Стьюдента. Сравнения с первой размерно-возрастной группой не проводились ввиду ее малочисленности. Для обработки цифрового материала использовали статистический пакет *Statistica v5*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые в Телецком озере представители рода *Daphnia* были зарегистрированы в 1989 г. и первоначально они были отнесены к виду *D. hyalina* [17]. В настоящее время, с учетом последних таксономических исследований этого рода, эти дафнии идентифицированы нами как *D. longispina*. В озере этот вид не достигает высокой численности и в пелагиали встречается чрезвычайно редко. Однако в придаточном водоеме, имеющем временную связь с озером, *D. longispina* довольно обильна в течение июля-августа, в период максимального прогрева воды. Вероятно, развитие дафний в Телецком озере ограничивается низкой температурой воды и низким количеством доступных кормовых объектов. По всей видимости, цикл развития этого вида в озере очень короткий, поскольку в конце июня отмечаются единичные ювенильные особи, а в середине августа – уже эфиппидальные самки. Несмотря на короткий жизненный цикл, выявлено, что в пространстве первых двух главных компонент выборка *D. longispina* из Телецкого озера разделилась на шесть размерно-возрастных групп, как и выборки близкородственного вида *D. galeata* из более теплых эвтрофных озер Чаны и Тоджа [16]. Большая часть изменчивости *D. longispina* также сосредоточена в первых двух компонентах, первая из которых отражает размерную изменчивость (рис. 1).

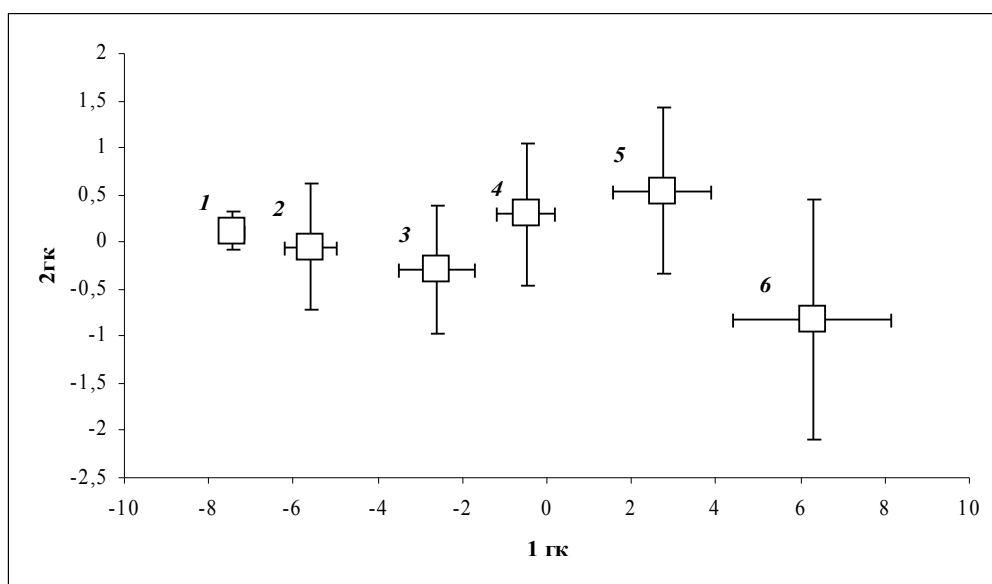


Рис. 1. Центроиды размерно-возрастных групп *D. longispina* из Телецкого озера по пластическим признакам в пространстве первых двух главных компонент; \pm среднеквадратичное отклонение. Условные обозначения: 1-6 – размерно-возрастные группы.

Анализ вкладов признаков во вторую компоненту показал, что в процессе роста дафний сильнее всего изменяются признаки головы (*l.cap.*, *O.cap.*, *r.m.v.*, *O.w.cap.*, *cap.d.*) и верхней части раковины (*r.W.v.*, *w.cap.d.*) (табл. 1).

Попарное сравнение размерно-возрастных групп дафний по пластическим признакам с помощью *t*-критерия Стьюдента показало, что такие признаки как *w.br.*, *O.cap.*, *O.m.v.*, *O.w.cap.*, *cap.d.*, *w.cap.d.*, *l.t.sp.* характеризуются высоким коэффициентом вариации (табл. 2). Данный факт свидетельствует о сильной изменчивости данных морфологических признаков в процессе роста *D. longispina*, что согласуется с данными, полученными в результате анализа главных компонент. Различия между размерно-возрастными группами дафний по этим признакам в большинстве случаев достоверны (табл. 3). Основные различия приходятся на ширину выводковой камеры, диаметр глаза, длину хвостовой иглы и на признак, описывающий изменение нижней части раковины с дорсальной стороны. Оставшиеся признаки менее вариабельны и различия между группами по ним незначительны.

Таблица 1

Вклады пластических признаков выборки *D. longispina* в главные компоненты

Признак	Главные компоненты		Признак	Главные компоненты	
	I	II		I	II
<i>L</i>	0.25	-0.05	<i>m.v.cap.</i>	0.23	-0.11
<i>W</i>	0.24	-0.12	<i>Or</i>	0.24	0.12
<i>w.br.</i>	0.23	-0.15	<i>O.w.cap.</i>	0.20	0.61
<i>w.cap.</i>	0.25	0.01	<i>cap.d.</i>	0.23	0.28
<i>l.cap.</i>	0.23	0.32	<i>r.W.v.</i>	0.23	-0.26
<i>O.cap.</i>	0.20	-0.35	<i>w.cap.d.</i>	0.23	-0.23
<i>O</i>	0.23	0.01	<i>lt.sp.</i>	0.20	-0.10
<i>lr</i>	0.25	0.06	<i>d.lt.sp.</i>	0.24	-0.09
<i>O.m.v.</i>	0.18	-0.17	<i>v.lt.sp.</i>	0.24	-0.05
<i>r.m.v.</i>	0.23	0.28	Собственное число, %	83.78	4.86

Примечание: *L* - длина тела - расстояние между точкой наибольшей высоты головы и точкой прикрепления хвостовой иглы; *W* - максимальная ширина раковины; *w.br.* - ширина выводковой камеры – перпендикуляр от линии длины тела до дорсального края, который делит сегмент задне-нижней части раковины пополам; *w.cap.* - ширина головы – расстояние от кончика рострума до точки наибольшей выпуклости головы с дорсальной стороны, параллельное ширине раковины; *l.cap.* - длина головы – расстояние от точки наибольшей высоты головы до середины линии ширины головы; *O.cap.* - длина от центра глаза до точки наибольшей высоты головы; *O* - наибольший диаметр глаза; *lr* - длина рострума – расстояние от кончика рострума до точки наибольшей высоты головы; *O.m.v.* - расстояние от центра глаза до точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны; *r.m.v.* - расстояние от кончика рострума до точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны; *m.v.cap.* - расстояние от точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны до точки наибольшей высоты головы; *Or* - расстояние от центра глаза до кончика рострума; *O.w.cap.* - расстояние от центра глаза до середины линии ширины головы; *cap.d.* - расстояние от точки наибольшей высоты головы до линии ширины головы с дорсальной стороны; *r.W.v.* - расстояние от кончика рострума до линии ширины раковины с вентральной стороны; *w.cap.d.* - расстояние от линии ширины головы с дорсальной стороны до линии ширины раковины с дорсальной стороны; *lt.sp.* - длина хвостовой иглы – расстояние от кончика хвостовой иглы до точки прикрепления ее к раковине; *d.lt.sp.* - расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с дорсальной стороны; *v.lt.sp.* - расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с вентральной стороны

По результатам анализа главных компонент и сравнения размерно-возрастных групп по *t*-критерию Стьюдента видно, что различия между первой-четвертой группами незначительны, несмотря на высокую изменчивость дафний. Между старшими возрастными группами выявлены более существенные различия. Шестая размерно-возрастная группа наиболее сильно отличается от всех остальных. В целом следует отметить, что морфологическая изменчивость размерно-возрастных групп *D. longispina* имеет сходный характер с изменчивостью *D. galeata* [16].

Таким образом, при изучении популяционной, сезонной и межгодовой морфологической изменчивости дафний необходимо учитывать размерно-возрастную изменчивость. При этом анализировать можно только половозрелых особей четвертой-пятой групп. Сравнение популяций дафний по шестым возрастным группам, которые характеризуются максимальными линейными размерами и ярко выраженными изменениями раковины вследствие развития выводковой камеры, значительно искажает конечный результат.

Таблица 2

Морфологическая характеристика размерно-возрастных групп *D. longispina* из Телецкого

Признак	2 группа			3 группа			4 группа			5 группа			6 группа		
	X	σ	$C, \%$	X	σ	$C, \%$	X	σ	$C, \%$	X	σ	$C, \%$	X	σ	$C, \%$
<i>L</i>	462.4± 7.4	30. 4	7	590.1± 5.3	35. 0	6	683.0± 5.4	30. 0	4	803.6± 8.7	49. 0	6	944.5±1 2.3	54. 8	6
<i>W</i>	48.7±1. 2	4.8	10	47.6±0. 4	2.0	4	48.9±0. 4	2.3	5	50.0±0. 5	2.9	6	53.4±0.6	2.7	5
<i>w.br.</i>	9.3±0.3	1.2	13	9.0±0.2	1.1	13	9.5±0.3	1.4	15	11.1±0. 3	1.5	14	14.8±0.6	2.7	18
<i>w.cap.</i>	37.0±0. 4	1.7	4	37.5±0. 5	2.6	7	37.6±0. 3	1.8	5	37.4±0. 3	1.8	5	37.8±0.4	1.9	5
<i>l.cap.</i>	22.6±0. 6	2.4	11	21.1±0. 3	1.8	9	21.0±0. 3	1.8	9	21.2±0. 3	1.9	9	19.1±0.5	2.3	12
<i>O.cap.</i>	8.3±0.4	1.5	18	8.1±0.2	1.3	16	7.4±0.2	1.1	15	7.4±0.1	0.8	11	7.8±0.3	1.2	16
<i>O</i>	9.5±0.3	1.1	11	8.7±0.1	0.7	8	8.1±0.1	0.6	8	8.5±0.1	0.5	6	8.0±0.1	0.5	6
<i>lr</i>	28.3±0. 3	1.3	5	28.0±0. 4	2.0	7	27.6±0. 3	1.4	5	27.3±0. 3	1.7	6	26.9±0.4	1.8	7
<i>O.m.v.</i>	7.7±0.3	1.2	16	8.4±0.2	1.2	14	6.9±0.3	1.4	21	6.9±0.2	1.4	20	7.4±0.3	1.4	19
<i>r.m.v.</i>	17.5±0. 4	1.5	8	16.8±0. 3	1.5	9	17.3±0. 2	1.3	7	17.2±0. 2	1.4	8	15.6±0.3	1.5	10
<i>m.v.cap.</i>	11.8±0. 3	1.2	10	11.9±0. 2	1.4	11	11.1±0. 2	1.3	12	11.3±0. 2	1.2	10	11.8±0.2	1.0	9
<i>Or</i>	21.0±0. 4	1.4	7	21.1±0. 3	2.0	9	21.1±0. 3	1.5	7	20.9±0. 3	1.6	8	20.2±0.4	1.8	9
<i>O.w.cap.</i>	15.7±0. 7	2.7	17	13.9±0. 4	2.1	15	14.9±0. 3	1.9	13	15.4±0. 3	1.9	12	12.6±0.6	2.5	20
<i>cap.d.</i>	31.4±0. 8	3.1	10	28.6±0. 5	3.0	11	29.0±0. 5	2.8	10	28.8±0. 5	3.1	11	27.1±0.6	2.9	11
<i>r.W.v.</i>	35.5±0. 7	3.1	9	35.9±0. 6	3.3	9	35.5±0. 5	3.0	8	35.2±0. 5	2.8	8	37.6±0.8	3.6	10
<i>w.cap.d.</i>	33.6±0. 8	3.4	10	34.5±0. 5	2.6	7	34.2±0. 4	2.4	7	33.2±0. 4	2.1	6	35.3±0.6	2.7	8
<i>l.t.sp.</i>	36.1±0. 7	3.0	8	30.9±0. 5	3.0	10	29.3±0. 6	3.4	12	28.3±0. 5	3.1	11	27.2±0.8	3.7	14
<i>d.l.t.sp.</i>	42.1±1. 1	4.6	11	44.8±0. 3	1.9	4	45.1±0. 4	2.1	5	46.4±0. 4	2.5	5	48.2±0.5	2.2	5
<i>v.l.t.sp.</i>	57.8±0. 6	2.7	5	58.5±0. 4	2.4	4	59.4±0. 4	2.1	3	59.4±0. 4	2.1	4	58.6±0.5	2.1	4

озера

Таблица 3

Значимость различий (*P*) размерно-возрастных групп *D. longispina* из Телецкого озера по пластическим признакам по *t*-критерию Стьюдента

Признак	2-3	2-4	2-5	2-6	3-4	3-5	3-6	4-5	4-6	5-6
<i>L</i>	-	-	-	0.001	*	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
<i>W</i>	-	-	0.001	0.001	-	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
<i>w.br.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>w.cap.</i>	*	0.01	*	0.001	-	-	0.01	0.01	0.01	0.001
<i>l.cap.</i>	-	0.01	0.01	-	*	0.01	-	-	-	-
<i>O.cap.</i>	0.01	0.001	0.001	0.001	0.001	-	0.001	0.001	-	0.01
<i>O</i>	-	-	0.01	0.01	-	-	-	-	-	-
<i>lr</i>	-	*	0.01	-	0.001	0.001	0.01	0.01	-	-

<i>O.m.v.</i>	-	-	-	0.01	-	-	0.01	0.01	0.001	0.001
<i>r.m.v.</i>	-	-	-	-	0.01	0.01	-	-	*	-
<i>m.v.cap.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-
<i>Or</i>	0.01	-	-	0.001	-	*	0.01	0.01	0.001	0.001
<i>O.w.cap.</i>	0.01	0.01	0.01	0.001	-	-	-	-	*	-
<i>cap.d.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01
<i>r.W.v.</i>	-	-	-	-	-	*	-	-	-	0.01
<i>w.cap.d.</i>	0.001	0.001	0.001	0.001	-	0,01	0.01	0.01	*	-
<i>дююююзю</i>	0.01	0.01	0.001	0.001	-	0.01	0.001	0.001	0.001	0.01
<i>вюдюююызю</i>	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: 2; 3; 4; 5; 6 – размерно-возрастные группы дафний (см. рис. 1); * достоверность $P \leq 0.05$

Литература

1. Коровчинский Н.М. Современное состояние и проблемы систематики ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. С. 4-45.
2. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.2. Ракообразные / Пред. С.Я. Цалолыхина. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. 627 с.
3. Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
4. Glagolev S.M. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species // Hydrobiologia, 1986. V. 141. P. 55-82.
5. Котов А.А. Сравнительный анализ морфологии Аномопода (Crustacea. Branchiopoda). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1998. 1998. 21 с.
6. 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. V. 49. P. 87-97.
7. Северцов А.С. Современные концепции вида // Бюлл. Моск. О-ва испытателей природы. Отд. Биол., 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 3-15.
8. Gießler S., Mader E., Schwenk K. Morphological evolution and genetic differentiation in *Daphnia* species complexes // J.Evol.Biol., 1999. V. 12. P. 710-723.
9. Gießler S. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group // Hydrobiologia, 2001. V. 442. P. 55-66.
10. Duffy M.A., Tessier A.J., Kosnik M.A. Testing the ecological relevance of *Daphnia* species designations // Fresh. Biol., 2004. V. 49. P. 55-64.
11. Микитчак Т. Морфологічна, розмірно-вікова та вагова характеристики популяції *Daphnia* (*Daphnia*) *longispina* О.Ф.Мюллер оз. Журавлине (Сколівські Бескиди) // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна, 2004. Вип. 37. С. 149-158.
12. 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. 370 с.
13. Haney J.F., Hall D.J. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera // Limnol. Oceanogr., 1973. V. 18. No. 2. P. 331-333.
14. Шевелева Н.Г., Помазкова Г.И., Бакина М.П. Виды рода *Daphnia* (Cladocera. Daphniidae) в озере Байкал и водохранилищах Ангаро-Енисейского бассейна // Зоол. журн., 1994. Т. 73. Вып. 9. С. 12-23.
15. Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны. М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 410 с.
16. Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Сезонная морфологическая изменчивость *Daphnia galeata* Sars в водоемах различного типа // 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. С. 255-260.
17. Зуйкова Е.И. Современное состояние зоопланктонного сообщества Телецкого озера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1998. 20 с.

**MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF INSTARS OF *DAPHNIA LONGISPINA* O.F. MÜLLER
FROM LAKE TELETSKOYE**

Zuykova E.I., Bochkarev N.A.

Morphological variability of the instars of *D. longispina* from Lake Teletskoye has been investigated. The different instars were compared among themselves on a complex of the plastic traits describing of the body shape. It is found out, that during growth of *D. longispina* some morphological traits show more considerable variability than others. Mainly, it is the traits describing of the head and shell shape. It is necessary to take into consideration of instars variability of daphnia at studying of them population morphological variability. Comparison of different populations should not carry out on the sixth age groups of daphnia with strongly pronounced changes of a shell.