



УДК 575.2.591.4.591.524.12

Морфологическая изменчивость *Daphnia galeata* (Cladocera: Anomopoda) в озерах Тоджинской котловины (бассейн р. Большой Енисей)

Е. И. Зуйкова, Н. А. Бочкарёв

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

Аннотация. Проведено сравнительное изучение морфологии *Daphnia galeata* Sars из озер Тоджинской котловины (бассейн р. Большой Енисей) с целью изучения популяционной изменчивости. Выявлено, что практически все выборки дафний достоверно различаются между собой по линейным размерам, но сходны по числу латеральных анальных зубчиков и плодовитости. Высокая морфологическая изменчивость дафний обусловлена главным образом длиной шлема и лежит в пределах адаптивных возможностей этого высоко полиморфного вида.

Ключевые слова: *Daphnia galeata*, озерные популяции, морфологическая изменчивость.

Введение

Понятие изменчивости относится к числу основных биологических понятий, под которым понимают явление некоторого различия между собой близкородственных особей и групп особей в пределах вида [10]. Изменчивость затрагивает количественные и качественные признаки, а также параметры жизненного цикла. Изменения происходят под влиянием температуры, освещенности, количества доступных кормовых объектов, беспозвоночных и позвоночных хищников и пр. Данные о популяционной морфологической изменчивости как между соседними, так и географически удаленными популяциями позволяют выявить структурные элементы вида [6]. Определение фенотипически пластичных видов, например, в некоторых видовых комплексах кладоцер, исключительно по описательным признакам часто приводит к таксономическим ошибкам. В такой ситуации рекомендуется исследование большого числа диагностических признаков, в том числе и нетрадиционных для данной группы животных – пластических и меристических [3; 9]. При этом морфологические исследования должны проводиться на больших выборках, соответствующих по размерам объемам генеральных совокупностей водных беспозвоночных [5].

В данной работе сравнивались географически близкие популяции высоко полиморфного вида *D. galeata* по пластическим и меристическим признакам с целью изучения адаптивных

возможностей вида и пределов его биологической и морфологической изменчивости.

Материалы и методы

Пробы зоопланктона в озерах Тоджинской котловины собирали в конце июля – начале августа 2003 г. Пробы отбирали количественной сетью Джеди (диаметр 0,27 м, размер ячеек 125 мкм) на 3–4 пелагических станциях и фиксировали 5%-ным раствором формалина с сахарозой [14]. Обработку проб проводили в лаборатории по стандартной методике [7]. Для каждого озера определяли видовой состав зоопланктона, его численность и биомассу. Идентификацию дафний проводили по работам С. М. Глаголева [13], Д. Флоснера и К. Крауса [15]. Все исследуемые особи отнесены к виду *Daphnia (D.) galeata* Sars, 1864.

Из каждой озерной популяции дафний было сфотографировано 33–50 половозрелых самок пятой размерно-возрастной группы под микроскопом AxioScan при увеличении $\times 50$. Размерно-возрастную группу определяли посредством предварительного промера разно-размерных особей – до 150 экз. на каждую выборку. Затем в программе AxioVision цифровые изображения дафний измеряли по 16 морфологическим признакам, при выборе которых руководствовались работой С. Гецлер [12]. Для каждого признака рассчитывали средние значения, коэффициент вариации и среднеквадратичное отклонение. Плодовитость дафний определяли как среднее количество яиц в выводковой камере на одну самку. Достовер-

ность различий между выборками оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. При обработке цифрового материала использовали статистические пакеты программ Statistica 6 и Snedecor v.5.

Результаты и их обсуждение

Озера Тоджинской котловины относятся к бассейну р. Большой Енисей. Озера различаются по максимальной глубине и по прозрачности воды [2]. Температура поверхностного слоя воды в период сбора проб была наиболее высокой в озерах Борзу-Холь, Кадыш и Тоджа. Самое низкое значение электропроводности зарегистрировано в оз. Нойон-Холь, а самое высокое – в оз. Маны-Холь. Значения pH во всех исследованных водоемах близки к нейтральным.

Пелагический зоопланктон озер Тоджинской котловины представлен главным образом типичными обитателями пелагиали глубоких горных озер. Вид *D. galeata* входил в комплекс доминантов во всех водоемах, за исключением оз. Маны-Холь, где его плотность была 0,40 тыс. экз./м³. Размеры тела дафний (без шлема и хвостовой иглы) варьировали от 0,68 до 1,18 мм и по этому признаку выявлены достоверные различия практически между всеми популяциями, за исключением особей из озер Борзу-Холь и Тоджа. Поскольку линейные размеры дафний и их темп роста в значительной степени зависят от количества доступных кормовых объектов [16], то их линейные размеры могут быть важным дискриминирующим признаком при характеристике популяционной изменчивости и в некоторой мере свидетельствовать о трофности водоема. Величина средней плодовитости дафний была невысокой и составляла от 1 до 3 яиц на самку в разных популяциях. Между выборками дафний из озер Нойон-Холь – Борзу-Холь, Шурам-Холь – Кадыш и Борзу-Холь – Маны-Холь не обнаружено достоверных различий по плодовитости. Число латеральных анальных зубчиков на постабдомене дафний варьировало от 8 до 13. При попарном сравнении дафний по этому признаку не выявлено значимых различий между выборками из озер Нойон-Холь – Кадыш, Шурам-Холь – Кадыш и Борзу-Холь – Тоджа.

Все дафнии характеризовались заостренным шлемом. При этом в одних озерах дафнии были внешне более однообразными, например, в озерах Шурам-Холь и Кадыш. В других озерах зарегистрированы дафнии как с высоким, так и с низким заостренным шлемом – Нойон-

Холь, Борзу-Холь, Маны-Холь и Тоджа. По нашим данным, заостренный шлем у *D. galeata* всегда наблюдается у ювенильных особей, но с возрастом его размеры уменьшаются [1]. Этот факт также отмечен для дафний из оз. Глубокого [4; 13]. В озерах Тоджинской котловины дафнии проявляют высокую изменчивость данного признака по длине (*l. helm*) и степени наклона (*m. v. helm.*) (табл.). Высокая изменчивость выявлена также по признаку, характеризующему расположение глаза и по длине хвостовой иглы. Низкий уровень изменчивости зарегистрирован для ширины раковины, максимальной ширины головы, диаметра глаза и длины рострума. Различия между выборками дафний достоверны по большинству признаков ($P \geq 0,001$) и в некоторых случаях достигают подвидового уровня ($CD \geq 1,28$), главным образом за счет наиболее изменчивых из них.

D. galeata из озер Тоджинской котловины близка по числу латеральных анальных зубчиков и форме вентрального края головы к европейским популяциям и популяциям из водоемов Байкальского региона [11; 13; 15]. Сравнение линейных размеров тела дафний из тоджинских озер с другими популяциями затруднительно, поскольку в разных работах использованы различные способы промеров. Однако эти величины имеют примерно равные средние значения или лежат в одних и тех же пределах. По сравнению с популяциями из водоемов Байкальского региона *D. galeata* из тоджинских озер характеризуется большими размерами шлема и меньшими размерами хвостовой иглы и более высокой изменчивостью этих признаков. Плодовитость «тоджинских» дафний имеет более низкие значения.

Заключение

При высокой изменчивости некоторых морфологических признаков дафнии из озер Тоджинской котловины характеризуются определенной степенью сходства. Высокая изменчивость длины шлема и хвостовой иглы указывает на их низкую таксономическую значимость. Менее изменчивые признаки (ширина раковины, диаметр глаза, длина рострума) наиболее пригодны в качестве диагностических. Мы считаем, что географический фактор играет незначительную роль в проявлении морфологических различий между популяциями, а изменчивость особей лежит в пределах адаптивных возможностей этого высоко полиморфного вида и определяется экологическими условиями водоемов.

Таблица

Сравнительная характеристика *D. galeata* из озер Тоджинской котловины по пластическим признакам

Признак	оз. Нойон-Холь (n = 49)			оз. Шурам-Холь (n = 34)			оз. Борзу-Холь (n = 45)		
	$X \pm m$	s	CV,%	$X \pm m$	s	CV,%	$X \pm m$	s	CV,%
	1			2			3		
<i>L</i>	969,49±8,75	61,22	6,31	1177,7±6,26	36,49	3,10	1085,7±5,60	37,56	3,46
<i>W</i>	55,44±0,40	2,81	5,07	52,10±0,39	2,25	4,31	52,62±0,40	2,68	5,10
<i>w. br.</i>	13,04±0,26	1,79	13,70	13,57±0,25	1,45	10,70	17,56±0,37	2,46	14,00
<i>w. cap.</i>	36,70±0,24	1,68	4,57	37,47±0,23	1,35	3,61	36,75±0,31	2,06	5,60
<i>l. cap.</i>	65,82±0,71	4,94	7,50	66,02±0,90	5,24	7,93	67,73±1,07	7,18	10,60
<i>l. helm.</i>	34,69±0,80	5,60	16,10	35,03±0,73	4,27	12,20	25,87±0,79	5,32	20,60
<i>lr</i>	87,08±0,61	4,26	4,89	82,31±0,59	3,43	4,17	84,92±0,77	5,14	6,06
<i>O</i>	18,95±0,22	1,57	8,27	19,08±0,21	1,25	6,56	20,55±0,25	1,67	8,13
<i>m. v. cap.</i>	40,67±0,50	3,50	8,60	38,20±0,52	3,02	7,91	39,89±0,50	3,35	8,39
<i>m. v. helm.</i>	67,61±1,37	9,57	14,10	56,65±0,80	4,66	8,23	55,55±0,92	6,16	11,10
<i>Or</i>	57,91±0,45	3,18	5,49	52,68±0,36	2,08	3,94	54,39±0,47	3,14	5,78
<i>w. cap.d.</i>	35,99±0,37	2,61	7,25	36,83±0,64	3,73	10,10	38,52±0,69	4,63	12,00
<i>l. t. sp.</i>	37,52±0,70	4,92	13,10	28,84±0,54	3,12	10,80	34,00±0,63	4,20	12,40
<i>d. l. t. sp.</i>	42,24±0,41	2,84	6,71	40,04±0,58	3,38	8,43	41,64±0,63	4,21	10,10
<i>v. l. t. sp.</i>	56,35±0,58	4,03	7,16	53,84±0,40	2,32	4,30	51,11±0,53	3,58	6,99
<i>l. cl.</i>	10,81±0,10	0,70	6,43	10,44±0,09	0,53	5,06	9,90±0,13	0,87	8,79
<i>L</i>	1150,0±6,96	49,20	4,28	677,99±7,59	44,25	6,53	1073,1±3,34	19,20	1,79
<i>W</i>	52,95±0,31	2,22	4,18	55,50±0,54	3,16	5,70	55,33±0,35	2,00	3,61
<i>w. br.</i>	16,68±0,20	1,42	8,49	16,58±0,60	3,49	21,10	17,82±23	1,33	7,43
<i>w. cap.</i>	40,04±0,31	2,19	5,47	35,00±0,44	2,59	7,39	40,14±0,24	1,39	3,47
<i>l. cap.</i>	66,78±0,92	6,50	9,73	56,85±1,09	6,36	11,20	57,16±0,53	3,05	5,33
<i>l. helm.</i>	44,86±0,68	4,82	10,7	5,74±0,17	0,96	16,80	12,41±0,43	2,49	20,1
<i>lr</i>	84,76±0,72	5,07	5,98	79,20±1,06	6,20	7,82	77,19±0,56	3,23	4,18
<i>O</i>	19,03±0,24	1,71	8,97	21,5±0,31	1,80	8,36	18,09±0,16	0,92	5,1
<i>m. v. cap.</i>	43,09±0,50	3,51	8,14	35,03±0,95	5,52	15,80	33,71±0,32	1,85	5,49
<i>m. v. helm.</i>	53,08±0,83	5,87	11,1	38,51±1,23	7,19	18,70	40,29±0,49	2,83	7,02
<i>Or</i>	52,62±0,40	2,86	5,44	56,40±0,56	3,26	5,77	53,25±0,54	3,08	5,78
<i>w. cap. d.</i>	34,59±0,51	3,63	10,5	34,91±0,40	2,31	6,61	37,07±0,45	2,56	6,9
<i>l. t. sp.</i>	35,50±0,51	3,64	10,3	38,22±0,92	5,35	14,00	35,69±0,58	3,33	9,34
<i>d. l. t. sp.</i>	42,78±0,49	3,45	8,07	49,18±0,54	3,12	6,35	44,83±0,53	3,06	6,83
<i>v. l. t. sp.</i>	52,25±0,39	2,79	5,34	58,68±0,46	2,69	4,59	52,81±0,37	2,12	4,02
<i>l. cl.</i>	10,53±0,08	0,56	5,31	11,82±0,17	1,02	8,60	9,49±0,13	0,74	7,76

Примечания: *L* – длина тела – расстояние между точкой наибольшей высоты головы и точкой прикрепления хвостовой иглы; *W* – максимальная ширина раковины; *w. cap.* – ширина головы; *w. br.* – ширина выводковой камеры; *l. cap.* – длина головы – расстояние от точки наибольшей высоты головы до середины линии ширины головы; *l. helm.* – длина шлема – расстояние от точки наибольшей высоты головы до кончика шлема; *l. r.* – длина роострума – расстояние от кончика роострума до точки наибольшей высоты головы; *O* – диаметр глаза; *m. v. cap.* – расстояние от точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны до точки наибольшей высоты головы; *m. v. helm.* – наклон шлема – расстояние от точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны до кончика шлема; *Or* – расстояние от центра глаза до кончика роострума; *l. t. sp.* – длина хвостовой иглы – расстояние от кончика хвостовой иглы до точки прикрепления ее к раковине; *d. l. t. sp.* – расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с дорсальной стороны; *v. l. t. sp.* – расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с вентральной стороны; *l. cl.* – длина анальных коготков.

Литература

1. Зуйкова Е. И. Сезонная морфологическая изменчивость *Daphnia galeata* Sars в водоемах различного типа / Е. И. Зуйкова, Н. А. Бочкарёв // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология : материалы Всерос. шк.-конф. (8–12 октября 2007 г.) / Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина. – Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. – С. 255–260.
2. Зуйкова Е. И. Характеристика пелагического зоопланктона крупных озер Тоджинской котловины (бассейн р. Большой Енисей, Республика Тыва) / Е. И. Зуйкова, Н. А. Бочкарёв // Журн. биол. внутр. вод, – 2009. – № 1. – С. 53–61.
3. Коровчинский Н. М. Современное состояние и проблемы систематики ветвистоусых ракообразных / Н. М. Коровчинский // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. – СПб. : Гидрометеиздат, 1992. – С. 4–45.
4. Котов А. А. Образование головных шипиков у молоди дафний в пелагиали и прибрежье озера Глубокого / А. А. Котов // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере им. И. Ю. Зюграфа. – 2002. – Т. 8. – С. 137–141.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1980. – 293 с.
6. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М. : Мир, 1968. – 598 с.
7. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. – Л. : ГосНИОРХ, 1984. – 34 с.
8. Питулько С. И. Локальная изменчивость и адаптивные стратегии доминирующих видов байкальских планктонных ракообразных (Cladocera) / С. И. Питулько // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 2001. – С. 16–28.
9. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития / Н. Н. Смирнов [и др.] // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология : материалы Всерос. шк.-конф. (Нижний Новгород, 8–12 октября 2007 г.) / Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина. – Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. – С. 5–73.
10. Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения / Ю. А. Филипченко. – М. : Наука, 1978. – 240 с.
11. Шевелёва Н. Г. Виды рода *Daphnia* (Cladocera, Daphniidae) в озере Байкал и водохранилищах Ангаро-Енисейского бассейна / Н. Г. Шевелёва, Г. И. Помазкова, М. П. Бакина // Зоол. журн., 1994. Т. 73. Вып. 9. – С. 12–23.
12. Giebler S. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group / S. Giebler // Hydrobiologia. – 2001. – Vol. 442. – P. 55–66.
13. Glagolev S. M. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species / S. M. Glagolev // Hydrobiologia. – 1986. – Vol. 141. – P. 55–82.
14. Haney J. F. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera / J. F. Haney, D. J. Hall // Limnol. Oceanogr. – 1973. – Vol. 18, N 2. – P. 331–333.
15. Flößner D. On taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea: Cladocera) / D. Flößner, K. Kraus // Hydrobiologia. – 1986. – Vol. 137. – P. 97–115.
16. Urabe J. Effect of food conditions on the net production of *Daphnia galeata*: separate assessment of growth and reproduction / J. Urabe // Bull. Plankton Soc. Japan. – 1988. – Vol. 35, N 2. – P. 159–174.

Morphological variability in *Daphnia galeata* populations (Cladocera: Anomopoda) from the lakes of the Todza Depression (the Bol'shoi Yenisei River basin)

E. I. Zuykova, N. A. Bochkarev

Institute for Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk

Abstract. Comparative study on the morphology of *Daphnia galeata* Sars populations from the lakes of the Todza depression have carried out. It is revealed, that practically all samples from the different populations were differed among themselves in body length. We did not find any differences in the number of anal teeth and fertility between most of the populations. *D. galeata* showed high morphological variability in helmet length and some traits of head. We assume that variability of *D. galeata* is population-level variation and determines by ecological conditions of the lakes.

Key words: *Daphnia galeata*, lacustrine populations, morphological variability.

Зуйкова Елена Ивановна
Институт систематики и экологии
животных СО РАН
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11,
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
тел. (383) 217–02–14,
E-mail: ih@eco.nsc.ru

Бочкарёв Николай Анатольевич
Институт систематики и экологии
животных СО РАН
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11,
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
тел. (383) 217–02–14,
E-mail: ih@eco.nsc.ru

Zuykova Elena Ivanovna
Institute for Systematics and Ecology of
Animals SB RAS
11 Frunze st., Novosibirsk, 630091
Ph. D. of Biology, senior research scientist
phone (383) 217–02–14
E-mail: ih@eco.nsc.ru

Bochkarev Nikolai Anatolyevitch
Institute for Systematics and Ecology of
Animals SB RAS
11 Frunze st., Novosibirsk, 630091
Ph. D. of Biology, senior research scientist
phone (383) 21–02–14
E-mail: ih@eco.nsc.ru