



УДК 595.324.2

Цикломорфоз у двух видов байкальских дафний

С. И. Питулько¹, В. М. Корзун²

¹Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

²Иркутский государственный университет, Иркутск

E-mail: pitulko@inbox.ru

Аннотация. Изучено распространение морфотипов у двух видов дафний *Daphnia galeata* и *D. hyalina* в акватории озера Байкал. Показано, что на проявление цикломорфных морфологических изменений влияют условия в различных участках озера и плотность хищника *Leptodora kindti*. Высокая плотность лептодоры приводит к возрастанию доли шипового морфотипа и уменьшению нормального.

Ключевые слова: дафния, цикломорфоз, морфотип, морфологическая изменчивость, высота шлема, длина хвостовой иглы.

Введение

Цикломорфоз – смена отличающихся друг от друга последовательных поколений особей вида в связи с сезонными различиями в условиях жизни. Это один из наиболее известных адаптивных механизмов, связанных с влиянием селективного хищничества [1; 3; 4; 5], и обычен у среднеразмерных дафний, одинаково подверженных влиянию позвоночных и беспозвоночных хищников [1]. Эти кладоцеры экологически очень пластичны и поэтому широко распространены в литоральной и пелагической зонах водоемов [4]. Так, в популяции дафний одного вида в водоеме могут иметься сезонные морфы, иногда описывавшиеся как новые виды. Даже использование для описания особей гамогенетического поколения (размножающихся половым путем самцов и самок) не снимает всех этих трудностей.

Как правило, в популяциях шлемообразующих видов представлены два морфотипа «нормальный» (или типовой) и «шиповой» [1; 6; 7]. Нормальный морфотип доминирует в популяциях при отсутствии хищников весной и осенью, шиповой морфотип преобладает летом, при высоких плотностях беспозвоночных хищников (циклопоид, лептодоры, хаоборуса, нотонекты). Для планктона заливов и мелководий Байкала в середине лета характерно присутствие крупного беспозвоночного хищника – ветвистоусого рачка лептодоры *Leptodora kindti* (Focke, 1844).

Материалы и методы

Рачков (*D. galeata*, *D. hyalina* Leydig, 1860, *L. kindti*) собирали сетью Джеди в пелагиали и заливах оз. Байкал в августе–сентябре 1993, 1995 и 1997 гг. на 27 станциях. Пробы фиксировали в 4%-ном формалине. Основу массива данных составили выборки из двух крупных заливов (Баргузинского и Чивыркуйского – ст. 10–25), а также пелагиали Среднего Байкала (ст. 5–9). Использованы сборы из открытого побережья в районе Ушканьих островов (ст. 19), Южного Байкала (ст. 1–4) и открытой части Северного Байкала (ст. 26, 27). Плотность рачков *L. kindti* рассчитывали на 1 м³ по стандартной методике [2].

У *D. galeata* и *D. hyalina* изучали морфологическую изменчивость. Для этого измеряли длину тела, высоту шлема и рассчитывали отношение между этими признаками. По абсолютной и относительной высоте шлема дифференцировали нормальный и шиповой морфотипы [1; 9] (рис. 1). Анализировали частоту встречаемости нормального и шипового морфотипов в пробах из различных участков акватории озера. Полученные выборки дафний разбивали на зрелых, предзрелых и ювенильных самок. Всего исследовано 2 023 особей *D. galeata* и 401 – *D. hyalina*.

Результаты и обсуждение

В единовременных сборах *D. galeata* из различных мест акватории оз. Байкал при наличии *L. kindti* преобладает шиповой морфотип, наоборот, в пробах с отсутствием или низ-

кой ее численностью преимущественно обнаруживается нормальный морфотип дафнии. Зависимость частоты встречаемости морфотипов дафнии от пресса данного хищника по всей совокупности полученного материала без учета времени и места сбора определялась с помощью коэффициентов ранговой корреляции Спирмена между плотностью лептодоры и долей шипового морфотипа *D. galeata*. Эти величины для зрелых, предзрелых и ювенильных дафний соответственно составили: 0,82, 0,71 и 0,85 (во всех случаях $P < 0,001$). Такие данные свидетельствуют о тесной положительной связи между исследуемыми показателями. Увеличение пресса хищника приводит к возрастанию доли шипового морфотипа *D. galeata*.

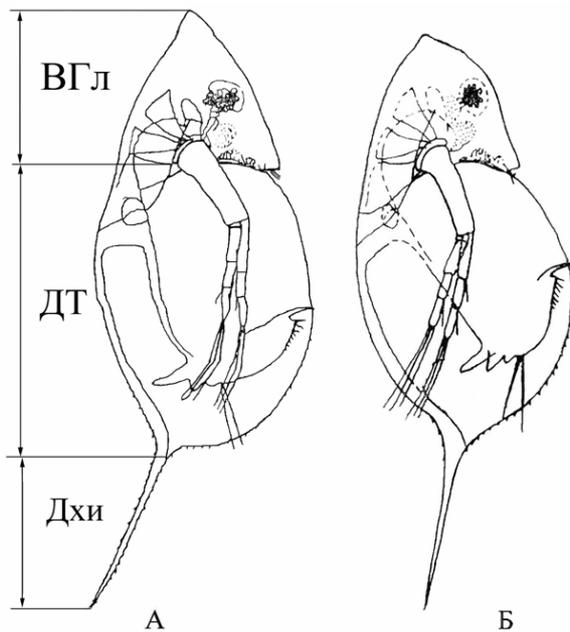


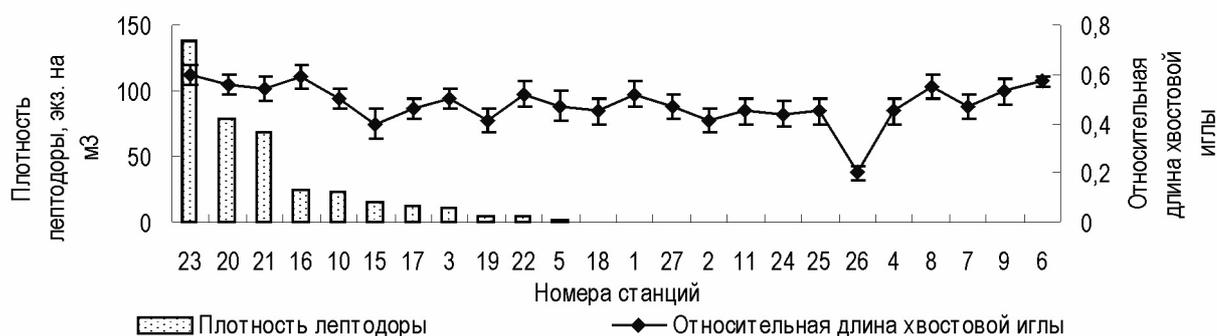
Рис. 1. Морфотипы *D. galeata* из оз. Байкал. А – шиповой и Б – нормальный, ВГл – высота шлема, ДТ – длина тела, Дхи – длина хвостовой иглы

Частоты встречаемости шипового и нормального морфотипов *D. galeata* в двух совокупностях выборок (при воздействии хищника и без него) по всему исследованному материалу достоверно различались. Оценка различий распределений из совокупностей при наличии лептодоры, показала, что значения χ^2 для зрелых, предзрелых и ювенильных дафний составили, соответственно, 64,66 ($df = 11$, $P < 0,001$), 25,68 ($df = 11$, $P < 0,01$) и 25,60 ($df = 11$, $P < 0,01$). В группе выборок при отсутствии лептодоры они равны 18,90 ($df = 11$, $P > 0,05$), 15,84 ($df = 10$, $P > 0,05$) и 143,05 ($df = 11$, $P < 0,001$).

Это свидетельствует о том, что в пробах, в которых была зарегистрирована *L. kindti*, частота встречаемости нормальных и шиповых морфотипов *D. galeata* широко варьирует, а в сборах, где хищник не обнаружен, структура населения дафний на зрелой и предзрелой стадиях однородна. В первом случае имеющиеся результаты можно объяснить большой изменчивостью плотности лептодоры в исследованных выборках – от 0,7 до 138,0 экз. на 1 м^3 . Во втором случае полученные статистические оценки показывают, что различные неконтролируемые нами факторы не оказывают существенного влияния на частоту встречаемости рассматриваемых морфотипов дафнии на зрелой и предзрелой стадиях. Хотя следует подчеркнуть, что на столь обширной исследованной акватории Байкала условия существования рачков, естественно, неоднородны. Вполне вероятно, что неодинаковые условия сказываются на ювенильных особях, поскольку выборки на данной стадии развития при отсутствии хищника существенно различаются. При этом более высокая частота встречаемости шипового морфотипа в целом характерна для Баргузинского и Чивыркуйского заливов, тогда как в других исследованных районах озера их доля ниже.

Проведенные исследования показали, что изменчивость длины хвостовой иглы у дафний в Байкале имеет свою специфику. Наибольшая ее длина зафиксирована не только при высокой плотности хищника (ст. 23, 20, 21, 16, 10), но также в створах заливов (ст. 22), открытой пелагиали (ст. 8) и прибрежном мелководье (ст. 1, 9, 27) (рис. 2). Вероятно, ее длина определяется еще какими-то факторами предположительно гидродинамического характера [8]. По всему исследованному материалу средняя длина хвостовой иглы в присутствии хищника составила $0,50 \pm 0,01$ и без хищника $0,47 \pm 0,01$ и различается достоверно ($t_{st} = 2,14$; $P < 0,05$).

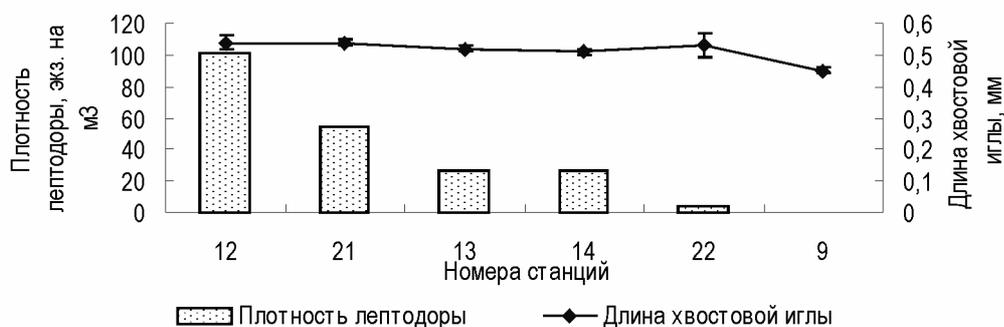
По относительной длине хвостовой иглы (отношение длины хвостовой иглы к длине тела) получен такой же результат, как по длине хвостовой иглы, кроме ст. 6 (прибрежное мелководье). Различия по относительной длине хвостовой иглы у рачков из выборок с хищником и без хищника отсутствуют, поскольку у рачков в присутствии хищника наблюдается увеличение длины тела ($0,50 \pm 0,02$ и $0,48 \pm 0,01$, соответственно) (рис. 3).

Рис. 2. Длина хвостовой иглы у зрелых рачков *D. galeata* из оз. Байкал и плотность хищникаРис. 3. Относительная длина хвостовой иглы у зрелых особей *D. galeata* из оз. Байкал и плотность хищника

По другому исследованному виду дафнии – *D. hyalina* – имеется гораздо меньший материал. Однако полученные результаты позволяют сделать заключение о связи плотности *L. kindti* и доли морфотипов у этого вида. В 1997 г. рачки были собраны в Баргузинском заливе на трех станциях (12, 13, 14). Плотность лептодоры на первой из них была выше примерно в четыре раза, чем на двух других. Количество особей *D. hyalina* шипового морфотипа на всех возрастных стадиях было больше в выборке со ст. 12 по сравнению с таковыми со ст. 13 и 14.

Статистически значимые различия выявлены между предзрелыми особями, отловленными на ст. 12 и 13, 12 и 14 ($t = 2,29$; $P < 0,05$ и $t = 2,36$; $P < 0,05$), а также между ювенильными рачками со ст. 12 и 14 ($t = 5,61$; $P < 0,001$).

Длина хвостовой иглы у *D. hyalina* в выборках с хищником больше, чем в в выборках без хищника (рис. 4). Таким образом, у *D. hyalina* наблюдается сходный с *D. galeata* по этому признаку тип реакции на присутствие лептодоры.

Рис. 4. Длина хвостовой иглы у *D. hyalina* из оз. Байкал и плотность хищника

Заключение

Проведенные исследования показали, что население двух видов дафний (*D. galeata* и *D. hyalina*) в Байкале представлено двумя морфотипами – нормальным и шиповым. Их количественное соотношение связано с присутствием беспозвоночного хищника – *L. kindti*. С ростом плотности хищника частота встречаемости шипового морфотипа увеличивается, а нормального, наоборот, падает. В популяциях, не подвергающихся влиянию лептодоры, как правило, на всех стадиях развития доминирует нормальный морфотип, шиповой морфотип может отсутствовать, что выражено у ювенильных рачков в пробах из Среднего и Южного Байкала. Из этого следует, что нормальный морфотип при отсутствии или слабом прессе хищника обладает определенным селективным преимуществом. При сильном прессе хищника наблюдается существенное преобладание шипового морфотипа. Большему прессу со стороны хищника подвергаются рачки уже на ювенильной стадии развития, имеющие «уязвимые» размеры тела менее 1 мм. В присутствии хищника у обоих видов дафний наблюдается удлинение хвостовой иглы.

Литература

1. Гиляров А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.

2. Киселёв И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Введение и общие вопросы планктологии / И. А. Киселёв. – Л. : Наука, 1969. – Т. 1. – 658 с.

3. Black R. W. What is Cyclomorphosis / R. W. Black, L. B. Slobodkin // *Freshwater Biology*. – 1987. – Vol. 18, № 2. – P. 373–378.

4. Branstrator D. H. Predict diet composition from body length the zooplankton predator *Leptodora kindti* / D. H. Branstrator // *Limnol. Oceanogr.* – 1998. – Vol. 43, № 3. – P. 530–535.

5. Dodson S. I. Zooplankton competition and predation: An experimental test of the size-efficiency hypothesis / S. I. Dodson // *Ecology*. – 1974. – Vol. 55, № 3. – P. 605–613.

6. Havel J. E. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs / J. E. Havel // *Limnol. Oceanogr.* – 1985. – Vol. 30, № 4. – P. 853–861.

7. Jeschke M. Density-dependent effect of prey defences / M. Jeschke, R. Tollrian // *Oecologia*. – 2000. – Vol. 23, № 2. – P. 291–296.

8. Laforsh Ch. Extreme helmet formation in *Daphnia cucullata* induced by small-scale turbulence / Ch. Laforsh, R. Tollrian // *J. of Plankton Research*. – 2004. – Vol. 26, № 1. – P. 81–87.

9. Ranta E. Size and shape of *Daphnia longispina* in rock-pool / E. Ranta, S. Tjossem // *Hydrobiologia*. – 1987. – Vol. 145, № 2. – P. 259–268.

Study of cyclomorphosis in two baikalian daphniid species

S. I. Pitulko¹, V. M. Korzun²

¹Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, ²Irkutsk State University, Irkutsk
E-mail: pitulko@inbox.ru

Abstract. Distribution of two species of daphnia morphotypes in Lake Baikal area: *Daphnia galeata* and *D. hyalina*, and influence of invertebrate predator *Leptodora kindti* have been studied. It has been shown that the degree of cyclomorphic morphological variations is controlled by the conditions in different lake parts and a density of *Leptodora*. High predators density result in the increase of the spined and decrease of normal morphotype of daphnia.

Key words: daphnia, cyclomorphosis, morphotype, head height, tail spine length.

Питулько Сергей Илларионович
Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, а/я 4199
ведущий инженер
тел. (3952) 42–82–18
E-mail: pitulko@inbox.ru

Pitulko Sergey Illarionovitch
Limnological Institute SB RA S
3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033
leading engineer
Phone: (3952) 42–82–18
E-mail: pitulko@inbox.ru

Корзун Владимир Михайлович
Иркутский государственный университет
664003 г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5
доктор биологических наук
профессор кафедры ботаники и генетики
тел. (3952) 24–18–55
E-mail: vkorzun@inbox.ru

Korzun Vladimir Mikhaylovitch
Irkutsk State University
5 Sukhe-Bator St., Irkutsk, 664003
D. Sc. of Biology
Prof.
phone: (3952) 24–18–55
E-mail: vkorzun@inbox.ru