

УДК 592

## ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *DAPHNIA LONGISPINA* (CLADOCERA, CRUSTACEA) НА ОСТРОВЕ АСАФИЙ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ БЕЛОГО МОРЯ) МЕТОДАМИ КЛАССИЧЕСКОЙ И ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

© 2011 г. И. Л. Царёв, П. А. Волкова, С. М. Глаголев  
 Московская гимназия на Юго-Западе (№ 1543), Москва 119526, Россия  
 e-mail: avolkov@orc.ru

Поступила в редакцию 12.01.2010 г.

Ключевые слова: дафния, геометрическая морфометрия, классическая морфометрия.

Род *Daphnia* (O. F. Mueller 1785), относящийся к отряду *Daphniiformes* надотряда *Cladocera*, — одна из труднейших для систематики групп ракообразных. Этот род делится на два подрода: *Stenodaphnia* и *Daphnia* (предлагавшееся в последние годы выделение других подродов слабообосновано). Внутри подрода *Daphnia* выделяют среди прочих группу близкородственных видов *D. longispina*. Она включает в себя такие широко распространенные на территории Европы виды, как *D. hyalina* (Leydig 1860), *D. galeata* (G.O. Sars 1864), *D. cucullata* (G.O. Sars 1862), *D. longispina* s. str. (O.F. Mueller 1785) (Hebert et al., 1989, цит. по: Brancelj et al., 1996), *D. rosea* (G.O. Sars 1862), недавно переописанный вид *D. lacustris* (G.O. Sars 1862), выделенный без формального описания северный вид *D. umbra* (nomen nudum) (Taylor et al., 1996; Floßner, 2000; Schwenk et al., 2000, цит. по: Schwenk et al., 2004) и некоторые другие.

В последнее время в результате молекулярно-генетических исследований обнаружены видоспецифичные генетические маркеры и сформировано представление о том, что число генетически изолированных “линий” видового ранга превышает число “морфовидов” данной группы. В ряде случаев были пересмотрены и родственные отношения между видами; так, по данным молекулярно-генетических исследований *D. rosea* является видом-двойником *D. hyalina* (Gießler, 2001; Petrusek et al., 2008), в то время как по морфологическим признакам она более сходна с *D. longispina* s. str.

Морфологические различия между видами этой группы касаются в основном формы переднего края головы и рострума (Glagolev, 1986), а также ряда других более тонких признаков строения тела самок (Gießler, 2001). Делались также попытки использовать для морфологического разграничения видов этой группы признаки строения

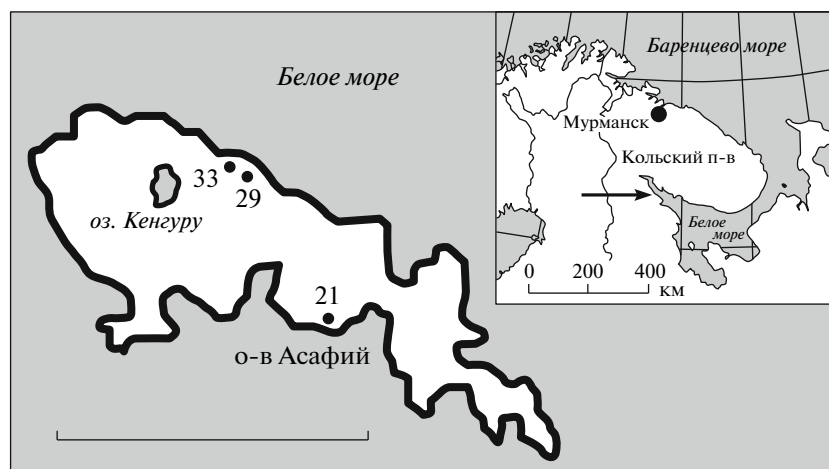


Рис. 1. Схема расположения исследованных водоемов на о-ве Асафий (Кемь-Лудский архипелаг, Кандалакшский залив Белого моря). На врезке указано местоположение о-ва Асафий. 21, 29, 33 — номера скальных “ванн”. Масштаб 1 км.

Промеры половозрелых самок *Daphnia longispina* в различных водоемах на о-ве Асафий

Промер, мкм	“Ванна” № 33	Оз. “Кенгуру”	“Ванна” № 21	“Ванна” № 29
Общая длина тела	1138 ± 118	906 ± 112	999 ± 106	992 ± 106
Длина карапакса	627 ± 71	622 ± 87	573 ± 66	605 ± 75
Ширина карапакса	429 ± 60	431 ± 67	394 ± 48	428 ± 52
Длина тела	834 ± 111	776 ± 105	735 ± 76	766 ± 86
Высота шлема	195 ± 19	153 ± 24	161 ± 18	164 ± 18
Длина иглы	313 ± 63	143 ± 27	268 ± 46	229 ± 42
Диаметр глаза	83 ± 16	57 ± 10	63 ± 11	64 ± 9
Число особей	45	45	45	30

тела самцов (Glagolev, 1986), а также эфиппиумов — хитиновой оболочке, расположенной на спинной стороне тела самки и содержащей покоящиеся яйца (Flovner, 2000).

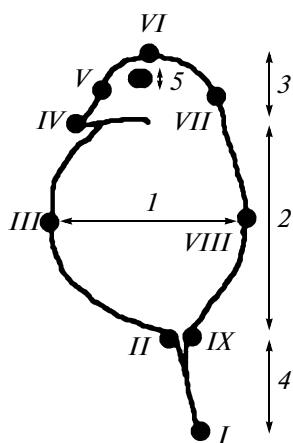
Разграничение близких видов этой группы по морфологическим признакам существенно затрудняет их значительная фенотипическая пластичность. Изменчивость таких морфологических параметров у дафний, как длина хвостовой иглы или форма головы, зависит от присутствия в воде хищников (как позвоночных, так и беспозвоночных) и концентрации растворенных в воде кайромонов (веществ, выделяемых хищниками), обилия пищи и других факторов (Giebler, 2001; Boeing, 2002). Так, появление рыб в водоеме вызы-

вает уменьшение размеров тела и увеличение относительной длины иглы в популяциях дафний (Spaak, Voersma, 1997), а наличие хищных личинок *Chaoborus flavicans* — изменение соотношений частот различных форм головы у особей разных размерных классов (Brancelj et al., 1996).

Хотя морфологическая изменчивость видов группы *D. longispina* подробно изучалась как в природе, так и в лабораторных условиях, обычно эти исследования касались единичных популяций дафний из крупных водоемов (King et al., 1995). Подобные работы на метапопуляциях дафний из мелких водоемов, которые в последнее время стали объектом интенсивных популяционно-генетических исследований, очень немногочисленны (Giebler, 2001; Haag et al., 2006).

Многие авторы, ранее изучавшие те или иные аспекты морфологической изменчивости дафний, сталкивались с проблемой адекватной характеристики одного из ключевых диагностических признаков — формы тела (Giebler, 2001). Для описания морфологической изменчивости дафний использовали отдельные абсолютные (Smakulska, Gorniak, 2004) или относительные (Ranta et al., 1993) промеры, но до сих пор практически не применяли методы геометрической морфометрии (позволяющие оценить форму объекта как таковую, без учета его линейных размеров: Bookstein, 1991). По этим причинам степень применимости морфологических критериев для разграничения природных популяций видов этой группы остается неочевидной.

В настоящем сообщении представлены результаты исследования морфологической изменчивости *D. longispina* s. str. в четырех водоемах на острове Белого моря. Мы попытались решить проблему адекватной характеристики формы тела дафний, описав ее с помощью двух альтернативных подходов: классической морфометрии (сово-



**Рис. 2.** Схема промеров при использовании классической морфометрии и расположение меток при использовании геометрической морфометрии: 1 — ширина тела, 2 — длина карапакса, 3 — высота шлема, 4 — длина иглы, 5 — диаметр глаза, 2 + 3 + 4 — общая длина тела (с иглой), 2 + 3 — длина тела без иглы. I–IX — порядковые номера меток, использованных при геометрической морфометрии (отмечены точками на контуре тела). Объяснение в тексте.

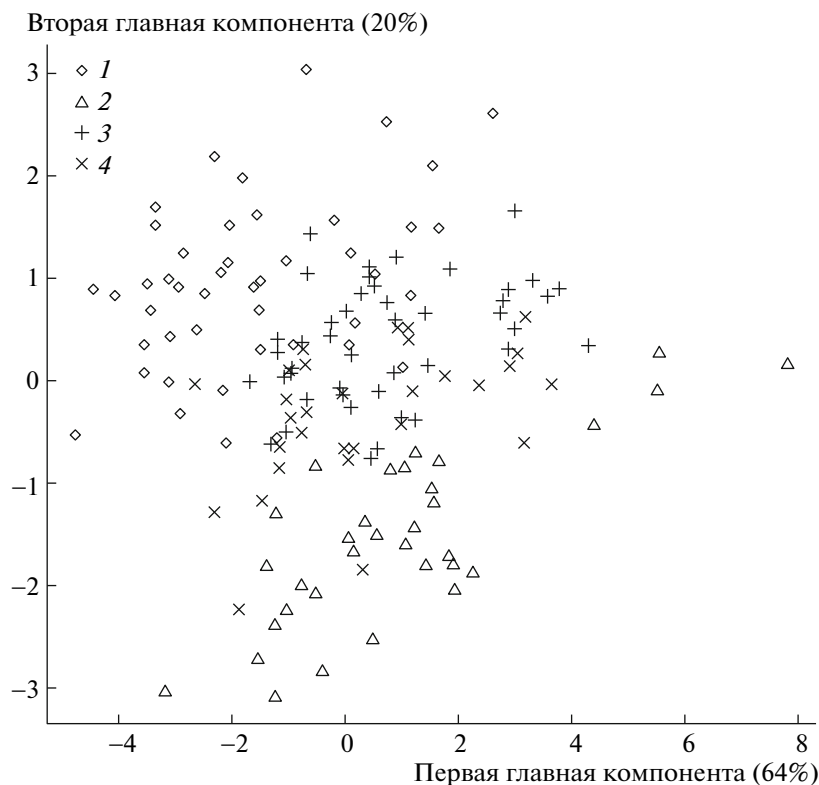


Рис. 3. Распределение особей *Daphnia longispina* в пространстве первых двух главных компонент матрицы морфологических промеров: 1 – образцы из скальной “ванны” № 33, 2 – образцы из оз. “Кенгуру”, 3 – образцы из скальной “ванны” № 21, 4 – образцы из скальной “ванны” № 29.

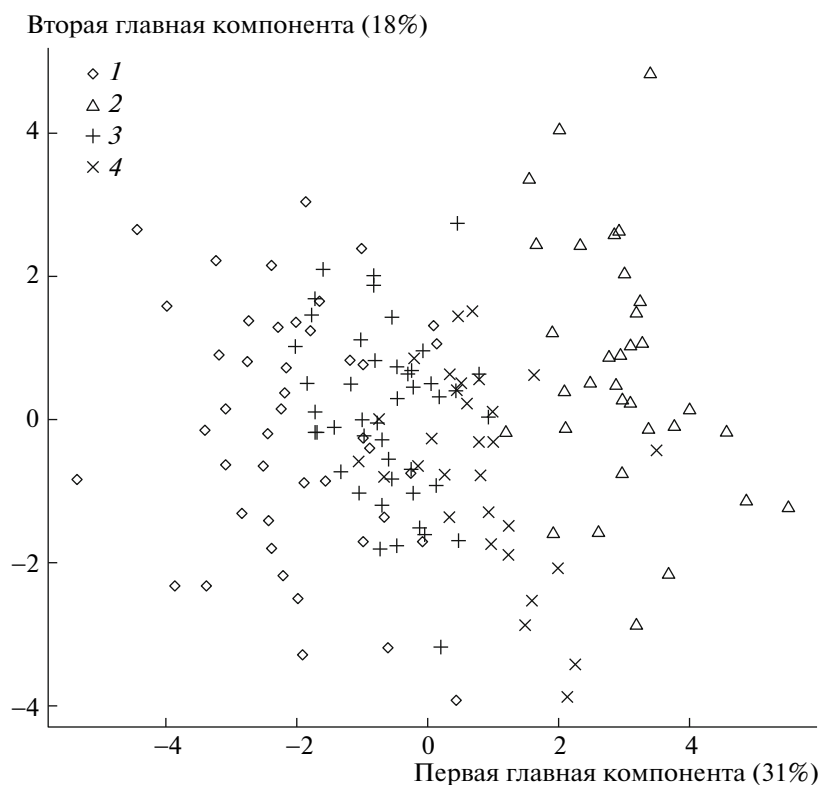
купности линейных промеров тела) и геометрической морфометрии.

**Сбор материала.** Половозрелые самки *Daphnia longispina* собраны из пресных водоемов на о-ве Асафий Кемь-Лудского архипелага Кандалакшского залива Белого моря (66°25'30" с.ш., 33°50'20" в.д.). Одна из проб взята из безымянного озера, названного нами “Кенгуру”, три другие – из наскальных “ванн” (рис. 1, таблица). Наскальные “ванны” представляют собой небольшие заполненные водой углубления в прибрежных скалах. Сбор проб из наскальных “ванн” проводили в последней декаде июля – первой декаде августа 2008 г. Проба из оз. “Кенгуру” взята в конце июля 2007 г.

**Классическая морфометрия.** При использовании классической морфометрии мы описывали внешнюю форму тела дафнии с помощью совокупности семи линейных промеров: (1) расстояние между двумя наиболее удаленными точками на теле (кончик иглы и вершина шлема), (2) расстояние между двумя наиболее удаленными точками карапакса (у основания иглы и на переднем крае), (3) расстояние между двумя точками на наибольшем перпендикуляре к длине карапакса, (4) расстояние между основанием иглы и верхушкой шлема, (5) длина иглы, (6) высота шлема и

(7) диаметр глаза (рис. 2). Измерения проводили с помощью программы ScopeFoto и камеры MYscope DCM300 (Webbers) при увеличении  $\times 10$ . С помощью этого же оборудования все измеренные дафнии были сфотографированы для анализа формы их тела.

**Геометрическая морфометрия.** Для характеристики формы тела дафнии методом тонких пластинок мы использовали 9 меток, расположенных на контуре тела (подробнее об использованном методе см. Павлинов, 2001). Для фиксации меток использовали не только биологически (конец иглы, кончик рострума), но и геометрически обоснованные точки: часть меток ставили в точках наибольшей кривизны контура (рис. 2). Координаты точек снимали с изображений и записывали в файл данных с помощью экранного дигитайзера tpsDig (Rohlf, 2001b). Координаты эталонной конфигурации, а также значения главных, относительных и частных трансформаций, характеризующие меру отличия образца от эталона, вычисляли с помощью программы tpsRelw (Rohlf, 2001a). Исходные координаты экземпляров нормировали относительно эталонной конфигурации прокрустовым наложением, коэффициент шкалирования альфа принимали равным 0. Редактирование и конвертирование файлов данных



**Рис. 4.** Распределение особей *Daphnia longispina* в пространстве первых двух главных компонент матрицы частных деформаций (результаты геометрической морфометрии): 1 – образцы из скальной “ванны” № 33, 2 – образцы из оз. “Кенгуру”, 3 – образцы из скальной “ванны” № 21, 4 – образцы из скальной “ванны” № 29.

производили с помощью вспомогательной программы tpsUtil (Rohlf, 2000).

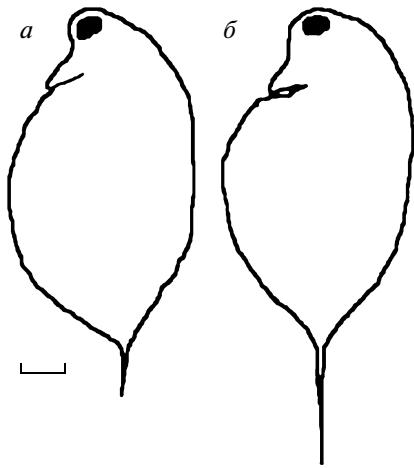
**Статистический анализ.** Из каждой пробы исследовано по 30–45 половозрелых (с партеногенетическими яйцами в выводковой камере) самок (таблица). Достоверность различий между морфологическими признаками дафний из разных водоемов оценена однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA) с последующим применением Tukey honest significant difference test. Ординацию исследованных образцов проводили методом анализа главных компонент, так как мы имели дело с непрерывными переменными матриц морфологических признаков (классическая морфометрия) и относительных деформаций (геометрическая морфометрия). Для вычислений и графического представления результатов использовали компьютерную статистическую среду R (R Development Core Team, 2004).

Анализ главных компонент позволил выделить три группы особей по совокупности морфологических признаков (рис. 3). Это группа особей из скальной “ванны” № 33, группа особей из оз. “Кенгуру” и группа, включающая в себя образцы из “ванн” № 29 и 21. Наибольшие морфо-

логические различия отмечены между дафниями из оз. “Кенгуру” и из скальной “ванны” № 33. Образцы из двух других ванн занимали по совокупности морфологических признаков промежуточное положение между двумя этими группами. Различия в морфологии дафний из соседних “ванн” (№ 29 и 33) оказалась больше, чем в ваннах, находящихся на противоположных берегах острова (№ 29 и 21), см. также рис. 1. Наиболее четко три выделенные группы разграничены по следующим признакам: общая длина тела, длина и ширина карапакса, диаметр глаза и, в особенности, длина иглы (таблица).

По результатам геометрической морфометрии особи из исследованных водоемов сходным образом разделены на три группы (рис. 4). Особенно заметно выделенные группы различались по относительной длине хвостовой иглы и положению наибольшей ширины тела (рис. 5).

Таким образом, нам удалось выявить структурированность морфологической изменчивости *D. longispina* s. str. Дафнии из разных водоемов в среднем различаются по морфологии больше, чем дафнии, обитающие в одном водоеме. При этом пространственная близость водоемов не



**Рис. 5.** Контуры карапакса половозрелых самок *Daphnia longispina* из оз. "Кенгуру" (а) и скальной "ванны" № 33 (б). Масштаб 100 мкм. Хорошо видны различия по форме карапакса и относительной длине хвостовой иглы.

обуславливает большего морфологического сходства дафний из этих водоемов. Наличие подобной структуры морфологической изменчивости необходимо учитывать при разграничении близкородственных видов группы *D. longispina*.

Ранее было показано, что фенотипическая и генотипическая изменчивость у видов группы *D. longispina* в значительной степени скоррелированы (Gießler, 2001), хотя и далеко не всегда (Petrusek et al., 2008). Выявленная нами структурированность морфологической изменчивости *D. longispina* s. str. совпадает с характером генетической изменчивости популяций этого вида в скальных "ваннах" островов Балтийского моря (Naag et al., 2006). Высокий уровень генетической обособленности популяций дафний, обитающих в соседних "ваннах", по-видимому, объясняется главным образом "эффектом основателя": все дафнии одной "ванны" являются потомками всего нескольких особей, первыми попавших в этот водоем (Naag et al., 2006).

Основные внешние факторы, обуславливающие морфологическую изменчивость, еще предстоит выявить, хотя она также может быть в значительной степени обусловлена "эффектом основателя". Задача будущих исследований — сравнить морфологическую и генетическую изменчивость изученных популяций, а также выявить динамику межпопуляционных морфологических различий.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Сбор материала проводился в рамках Беломорской экспедиции Московской гимназии на Юго-Западе (№ 1543) на территории Кандалакш-

ского государственного природного заповедника. Мы признательны Е.В. Елисейевой, С.В. Сухову, Ю. Быкову и С. Иванову за помощь в сборе материала, а также П.Н. Петрову за большой вклад в обсуждение полученных результатов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павлинов И.Я., 2001. Геометрическая морфометрия — новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов // Информационные технологии в исследованиях биоразнообразия. СПб. С. 65–90.
- Brancelj A., Celhar T., Sisko M., 1996. Four different head shapes in *Daphnia hyalina* (Leydig) induced by the presence of larvae of *Chaoborus flavicans* (Meigen) // *Hydrobiologia*. V. 339. P. 31–45.
- Boeing W., 2002. Costs and benefits of *Daphnia* antipredator behavior and consequences on community stability. [Электронный ресурс] [http:// etd.lsu.edu/docs/available/etd-0711102-063741/unrestricted/Boeing\\_dis.pdf](http://etd.lsu.edu/docs/available/etd-0711102-063741/unrestricted/Boeing_dis.pdf)
- Bookstein F.L., 1991. Morphometric tools for landmarks data. N. Y.: Cambridge University Press. 435 p.
- Floßner D., 2000. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Leiden: Backhuys Publishers. 428 p.
- Gießler S., 2001. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group // *Hydrobiologia*. V. 442. P. 55–66.
- Glagolev S.M., 1986. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species. *Hydrobiologia*. V. 141. P. 55–82.
- Haag C.R., Riek M., Hottinger J.W., Pajunen V.I., Ebert D., 2006. Founder events as determinants of within-island and among island genetic structure of *Daphnia* metapopulations // *Heredity*. V. 96. P. 150–158.
- King C., Miracle M., Vicente E., 1995. Large Hardy-Weinberg equilibrium deviations in the *Daphnia longispina* of Lake El Tobar // *Hydrobiologia*. V. 307. P. 15–23.
- Petrusek A., Hobæk A., Nilssen J.P., Skage M., Černý M. et al., 2008. Taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda) // *Zoologica Scripta*. V. 37. Iss. 5. P. 507–519.
- R Development Core Team., 2004. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing [Electronic resource]. [http:// www.R-project.org](http://www.R-project.org)
- Ranta E., Bengtsson J., McManus J., 1993. Growth, size and shape of *Daphnia longispina*, *D. magna* and *D. pulex* // *Ann. Zool. Fennici*. V. 30. P. 299–311.
- Rohlf F.J., 2000. tpsUtil — TPS utility program. N. Y.: State Univ. at Stony Brook. [Electronic resource]. [http:// life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/) — 2001a. tpsRelw: relative warps. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.23. [Electronic resource]. [http:// life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/) — 2001b. tpsDig. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.23. [Electronic resource]. [http:// life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)

- Schwenk K., Junttila P., Rautio M., Bastiansen F., Knapp J. et al., 2004. Ecological, morphological, and genetic differentiation of *Daphnia* (Hyalodaphnia) from the Finnish and Russian Subarctic // Limnology and Oceanography. V. 49. № 2. P. 532–539.
- Smakulska J., Gorniak A., 2004. Morphological variation in *Daphnia cucullata* Sars with progressive eutrophication of a polymictic lowland reservoir // Hydrobiologia. V. 526. P. 119–127.
- Spaak P., Boersma M., 1997. Tail spine length in the *Daphnia galeata* complex: costs and benefits of induction by fish // Aquatic Ecology. V. 31. P. 89–98.
- Taylor D.J., Hebert P.D.N., Colbourne J.K., 1996. Phylogenetics and evolution of the *Daphnia longispina* group (Crustacea) based on 12s rDNA sequence and allozyme variation // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 5. P. 495–510.

**INVESTIGATION OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY  
OF *DAPHNIA LONGISPINA* (CLADOCERA, CRUSTACEA)  
ON ASAFII ISLAND (KANDALAKSHA GULF, THE WHITE SEA)  
USING METHODS OF CLASSICAL AND GEOMETRIC MORPHOMETRY**

**I. L. Tsarev, P. A. Volkova, S. M. Glagolev**

*Moscow South-West high school № 1543, Moscow 119526, Russia*

*e-mail: avolkov@orc.ru*

The genus *Daphnia* (Daphniiformes, Cladocera) is one of the most difficult for the identification of crustacean groups. The *Daphnia longispina* group is distinguished among other groups of species within the subgenus *Daphnia*. Morphological differences of species within this group are mainly the shape of the front edge of head and the shape of rostrum. Delimitation of close species by morphological characteristics is rather difficult due to their considerable phenotypic plasticity. One of the key diagnostic indicators – the shape of *Daphnia* body was not adequately characterized because of its high morphological variability. The paper presents the results of studying the morphological variability of *D. longispina* s. str. from four reservoirs on an island of the White Sea. Two alternative approaches were used: classical morphometry (combination of linear measurements of body) and geometric morphometry (description of body shape *per se*, not taking into account its linear sizes). Fertile females of *D. longispina* were sampled from fresh-water reservoirs on Asafii Island of the Kem-Ludskii Archipelago (Kandalaksha Gulf, the White Sea). One of the samples was taken in late July 2007 from Kenguru Lake (the name is given by the authors); three other samples were taken in the last decade of July – first decade of August, 2008 from the rock pools. While using the classic morphometry, seven linear measurements were used. For the characterization of the *Daphnia*'s body shape of by the thin plate spline method, nine landmarks located on the outer body contour were applied. 30–45 replicates for each sample were used. Principal component analysis based on the combination of linear measurements allowed distinguishing three groups of individuals. These groups differed by the following parameters: total body length, length and width of carapace, diameter of eye and, and especially, length of tail spine; the distinguished groups differed in the relative length of tail spine and location of the maximum body width. The morphological variability of *Daphnia* from various reservoirs, on average, was higher than that for *Daphnia* from the same reservoir. At the same time, the spatial proximity of the reservoirs does not stipulate the morphological similarity of *Daphnia* from these reservoirs. The morphological variability should be taken into account under the differentiation of closely species of the *D. longispina* group.