



УДК 575.23:582.951.4

Сезонная динамика половой структуры южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars на глубинах 0–50 м и 50–250 м в течение 2001–2004 гг.

Е. Л. Ермаков, О. О. Русановская

Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском госуниверситете, Иркутск
E-mail: ermakov_eugenу@mail.ru

Аннотация. Исследована сезонная динамика численности взрослых особей и соотношения самцов и самок в южно-байкальской природной популяции байкальской эпишуры *Epischura baicalensis* Sars на глубинах 0–50 м и 50–250 м в течение 2001–2004 гг. Наибольшие сезонные флуктуации численности взрослых особей и соотношения полов наблюдаются в поверхностной зоне. Весной высокая численность взрослых и близкое 1:1 соотношение полов наблюдаются в поверхностном слое, а летом – в глубинном. В 2004 г. в фазе пика численности на глубине 50–250 м отмечено превосходство самцов над самками, связанное с действием плотностно-зависимых факторов. Обсуждаются возможные варианты функционирования механизмов саморегуляции численности южно-байкальской популяции *E. baicalensis*

Ключевые слова: эпишура, зоопланктон, Байкал, соотношение полов, сезонная динамика, плотностно-зависимые факторы.

Введение

Несмотря на подробную изученность байкальской эпишуры (*Epischura baicalensis* Sars: Copepoda, Calanoida), наши знания о популяционной биологии этого вида остаются недостаточными [1; 14; 15]. Ранее на основании анализа сезонной динамики численности и возрастной структуры южно-байкальской природной популяции рачка нами были выделены три биологических сезона, соответствующих трём фазам популяционного цикла: росту, пику и депрессии [9–11].

В настоящей работе мы продолжили изучение популяционных показателей на том же материале, сосредоточив внимание на сезонной динамике соотношения полов и её взаимосвязи с популяционным циклом эпишуры. В литературе имеются некоторые сведения о половой структуре *E. baicalensis* [18], которые приводятся без комментариев, так как с точки зрения биоценотического подхода этот параметр является второстепенным [2; 12]. Сторонники популяционного подхода в экологии полагают [4; 5; 22], что соотношение полов в периоды размножения организмов является заметной составляющей репродуктивного потенциала, оказывая влияние на динамику численности популяции. Мы попытались проверить справедливость этих предположений в отношении при-

родной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала.

Для достижения поставленной цели необходимо было учесть невысокую численность взрослых особей эпишуры и их очень высокую вертикальную мобильность с выраженной суточной и сезонной ритмикой [1; 12]. Принимая во внимание вышеуказанные обстоятельства, мы провели анализ сезонной динамики численности взрослых рачков и соотношения полов в двух слоях воды, характеризующихся различной функциональностью в жизни взрослой эпишуры: поверхностном (0–50 м) и глубинном (50–250 м) [16; 17]. Исследование этих показателей в каждом слое отдельно позволяет интерпретировать их динамику с позиций биологической сезонности основных процессов жизнедеятельности и определить, связана ли она со сменой трёх фаз популяционного цикла *E. baicalensis*.

Материалы и методы

Материалами исследования стали сезонные зоопланктонные пробы, которые отбирали еженедельно в течение 2001–2004 гг. (кроме периода ледостава) в пелагиали Южного Байкала на станции № 1 в бух. Большие Коты, на расстоянии 2,7 км от берега (51°54'105'' с. ш., 105°04'235'' в. д.) в двух слоях воды: 0–50 и 0–

250 м. Всего проанализированы 116 сезонных выборок.

Отлов осуществляли сетью Джели с диаметром входного отверстия 37,5 см и размером ячеи 0,099 мм [17], после чего организмы наркотизировали карбонизированной водой и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Численность определялась счётным методом под микроскопом «Carl Zeiss Jena» при увеличении $10\times 6,3$ [13].

Для решения поставленных задач использовались дисперсионный анализ (двухфакторная схема с взаимодействием) и методы описательной статистики (средние арифметические и проценты с ошибками). Поскольку исследуемые выборки данных соответствовали распределению Пуассона, то для оценки достоверности применяли критерии Фишера (F-критерий) и Стьюдента (t-критерий) [19]. Для выделения биологических сезонов, а также фаз популяционного цикла использовали методику редукции выборки [3; 6–8; 20–22].

Результаты

Вначале дадим общую характеристику средней численности взрослых особей и соотношения полов на глубинах 0–50 м и 50–250 м (табл. 1). Во всех случаях, когда имелись достоверные различия, численность взрослых была выше в слое 0–50 м по сравнению с 50–250 м, а самок больше, чем самцов. Из данных таблицы 1 также видно, что чем выше численность взрослых особей на глубине 0–50 м, тем меньше соотношение полов смещено в пользу самок на глубине 50–250 м. Этот факт заставляет предположить, что численность взрослых особей в поверхностном слое воды зависит от интенсивности перемещения в этот биотоп самок с глубин 50–250 м. Следует также отметить специфическое соотношение анализируемых

показателей в 2004 г.: высокая численность особей взрослых на глубинах 0–50 м и отсутствие различий между численностью самок и самцов на глубинах 50–250 м.

Таким образом, численность взрослых особей и соотношение полов в поверхностном и глубинном слоях воды имеют общий характер и устойчиво воспроизводятся в течение четырёх лет. В какой мере обнаруженные закономерности определяются сезонной динамикой исследованных показателей?

Для ответа на этот вопрос вначале необходимо установить факт наличия достоверной сезонной динамики численности взрослых особей и соотношения полов на глубинных горизонтах 0–50 м и 50–250 м. С этой целью использовали двухфакторный дисперсионный анализ, где фактор «сезон» оценивал дисперсию численности взрослых особей по сезонам, фактор «пол» – дисперсию численности особей разного пола, а взаимодействие «сезон – пол» – достоверность сезонного изменения соотношения полов. Применив эту схему для каждого слоя отдельно, мы обнаружили, что сезонная динамика численности взрослых всегда статистически достоверна (табл. 2). Фактор «пол» для глубин 0–50 м оказался достоверным в 2002–2004 гг. и недостоверным в 2001 г. Для глубин 50–250 м достоверных отличий численности самок и самцов не выявлено. Взаимодействие «сезон – пол» в поверхностном слое достоверно всегда, в глубинном – в 2003 и 2004 гг. Результаты дисперсионного анализа вполне определённо указывают на наличие влияния сезонной смены условий жизни на общую численность взрослых особей и соотношение полов, а также на взаимодействие двух последних показателей.

Таблица 1

Годовая динамика численности взрослых особей и соотношения полов в популяции *E. baicalensis* на глубинах 0–50 м и 50–250 м

Год	Численность взрослых особей, экз/м ³ в глубинных горизонтах		Соотношение полов, % в глубинных горизонтах	
			0–50 м	50–250 м
	0–50 м	50–250 м	♀♀ : ♂♂	♀♀ : ♂♂
2001	0,43±0,051	0,33±0,025	57,5:42,5±3,02***	52,7:47,3±1,24**
2002	0,17±0,025	0,21±0,024	75,7:24,3±3,39***	59,9:40,1±1,93***
2003	0,27±0,032	0,10±0,014***	58,1:41,9±3,19***	57,3:42,7±2,92***
2004	0,43±0,060	0,23±0,023**	63,2:36,8±1,97***	51,1:48,9±1,65

Примечание: астериками в данной и последующих таблицах обозначена степень достоверности различий численности взрослых особей между глубинными горизонтами, а также между самками и самцами: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$

Таблица 2

Дисперсионный анализ сезонной динамики половой структуры
южно-байкальской природной популяции *E. baicalensis*
в поверхностном (0–50 м) и глубинном (50–250 м) горизонтах

Год	Источник изменчивости	0–50 м				50–250 м			
		SS	df	MS	F	SS	df	MS	F
2001	Общая	35224,99	173	203,61	–	145655,06	173	841,94	–
	Проба	23598,67	28	842,81	71,27 ***	70864,01	28	2530,86	4,51 ***
	Пол	0,79	1	0,79	0,01	163,96	1	163,96	0,48
	Взаимодействие	10253,74	28	366,20	30,97 ***	9469,59	28	338,20	0,60
	Случайная	1371,80	116	11,83	–	65157,51	116	561,70	–
2002	Общая	9038,02	161	56,14	–	145415,98	161	903,20	–
	Проба	4226,68	26	162,56	8,56 ***	87918,09	26	3381,46	7,76 ***
	Пол	722,62	1	722,62	9,22 **	854,50	1	854,50	2,32
	Взаимодействие	2038,43	26	78,40	4,13 ***	9560,75	26	367,72	0,84
	Случайная	2050,29	108	18,98	–	47082,65	108	435,95	–
2003	Общая	5062,13	119	42,54	–	23516,43	119	197,62	–
	Проба	4233,36	19	222,81	65,20 ***	20993,56	19	1104,92	495,51 ***
	Пол	113,48	1	113,48	4,88 *	315,70	1	315,70	2,96
	Взаимодействие	441,89	19	23,26	6,81 ***	2028,78	19	106,78	47,89 ***
	Случайная	273,40	80	3,42	–	178,39	80	2,23	–
2004	Общая	41589,25	179	232,34	–	233650,66	179	1305,31	–
	Проба	34729,67	29	1197,57	131,33 ***	96259,00	29	3319,28	5,43 ***
	Пол	1198,98	1	1198,98	7,61 ***	1097,72	1	1097,72	0,51
	Взаимодействие	4566,33	29	157,46	17,27 ***	62872,61	29	2168,02	3,54 ***
	Случайная	1094,26	120	9,12	–	73421,33	120	611,84	–

В то же время наличие чётких сезонных различий в численности взрослых особей и соотношении полов позволяет перейти к решению вопроса о характере обнаруженной сезонной динамики. Поскольку в использованном нами материале количество сезонных проб за год колеблется от 28 до 32, возникает объективная необходимость выделения реально существующих биологических сезонов для последующего сравнения характерных для них значений исследуемых популяционных показателей.

Для выделения качественных различий сезонных проб использовали метод редукиции выборки. Он был разработан ранее для оценки сезонной динамики структуры природной популяции дрозофилы и дафнии по количественным признакам [3; 6; 7]. Суть метода такова. Вначале сезонные пробы за каждый год ранжировались по определённому показателю, который должен соответствовать двум критериям: во-первых, он должен быть связан с дисперсией по исследуемому фактору в рамках выбранной схемы дисперсионного анализа, т. е. по взаимодействию «проба – пол»; во-вторых, этот показатель должен быть универсальным для решения поставленных в исследовании задач. В данном случае он должен иметь

отношение и к численности взрослых особей, и к соотношению полов. Именно поэтому был выбран показатель относительного количества (в %) взрослых самцов на глубине 0–50 м.

Кроме того, нам важно было выяснить, соответствуют ли выделенные в настоящем исследовании биологические сезоны фазам популяционного цикла эпишуры. Для этого мы использовали результаты применения редукиции выборки при ранжировании сезонных проб по относительной численности (в %) науплиусов. Количество науплиусов, с одной стороны, является неотъемлемым элементом возрастной структуры и круглый год составляет значительную часть общей численности популяции, с другой – этот показатель косвенно может отражать темпы репродукции популяции [1; 16].

Далее из общего массива данных удаляли пробы с высокими и низкими значениями % самцов или науплий и вновь подвергали редуцированную выборку дисперсионному анализу. Эту операцию следует повторять до тех пор, пока в оставшемся после редукиции массиве взаимодействие «проба – стадия» станет достоверным. Затем необходимо подвергнуть дисперсионному анализу отсечённые группы проб с высокой и низкой долей науплиусов. Если в

них взаимодействие факторов окажется недостоверным, то делается вывод о наличии трёх качественно различных групп (классов) сезонных проб, что и наблюдалось в действительности.

На следующем этапе оценивали половую структуру и численность взрослых на глубинах 0–50 м и 50–250 м в классах сезонных проб, выделенных с использованием метода редукции выборки при ранжировании относительной численности самцов (первый подход), а также относительной численности науплиусов (вто-

рой подход). Результаты представлены в таблицах 3 и 4.

Прежде всего, подчеркнём, что результаты обоих подходов качественно не различаются. В обоих случаях чётко выделяются три класса сезонных проб, ранее [9] идентифицированные нами как популяционные фазы роста, пика и депрессии (см. табл. 4), соответствующие трём биологическим сезонам: весне, лету и осени (см. табл. 3).

Таблица 3

Сезонная динамика половой структуры и численности взрослых особей *E. baicalensis* на глубинах 0–50 м и 50–250 м

Год	Биологический сезон	Плотность взрослых особей, экз/м ³ на глубинах:		Соотношение полов, % на глубинах:	
		0–50 м	50–250 м	0–50 м	50–250 м
				♀♀ : ♂♂	♀♀ : ♂♂
2001	весна	0,77±0,100	0,36±0,017	47,8:52,2±4,52	53,9:46,1±1,61
	лето	0,35±0,047	0,52±0,059	61,2:38,8±4,19	50,1:49,9±1,50
	осень	0,08±0,014	0,22±0,029	64,4:35,6±6,52	54,1:45,9±3,16
2002	весна	0,35±0,034	0,28±0,048	54,6:45,4±3,61	60,1:39,9±2,29
	лето	0,19±0,052	0,36±0,046	74,6:25,4±5,70	57,2:42,8±3,94
	осень	0,10±0,013	0,10±0,016	92,5:7,5±3,17	63,3:36,7±2,52
2003	весна	0,40±0,050	0,19±0,018	52,4:47,6±1,70	57,5:42,5±1,90
	лето	0,16±0,044	–	75,4:24,6±10,9	–
	осень	0,20±0,034	0,09±0,005	59,2:40,8±5,88	57,0:43,0±5,57
2004	весна	1,55±0,145	0,22±0,024	63,2:36,8±2,06	51,7:48,3±4,04
	лето	0,21±0,021	0,22±0,026	62,8:37,2±2,99	50,9:49,1±1,78
	осень	0,18±0,018	0,27±0,061	63,8:36,2±3,78	51,2:48,8±3,89

Из таблиц 3 и 4 видно, что на глубинах до 50 м максимальная численность взрослых особей наблюдается весной, в фазе роста, а в более глубоких слоях (50–250 м) – летом, в фазе пика. Соотношение полов ближе всего к 1:1 в поверхностном слое во время фазы роста (биологическая весна), во время пика и депрессии (биологические лето и осень) это соотношение последовательно смещается в сторону численного преимущества самок.

В этом же направлении наблюдается последовательное сокращение численности взрослых особей. На глубинах 50–250 м соотношение полов поддерживается на уровне, близком к 1:1 в течение всего года. Отметим, что в фазе пика количество самок и самцов в этом слое фактически одинаково.

Эти тенденции несколько менее чётко проявляются в 2003 и 2004 гг. В 2003 г. летом зоо-

планктонные пробы по техническим причинам отбирались только в слое 0–50 м (см. табл. 3 и 4).

В 2004 г. сезонная динамика характеризуется рядом необычных особенностей. Во-первых, в фазе роста в слое 0–50 м наблюдается максимальная за весь 4-летний период наблюдений численность взрослых, а самок значительно больше, чем самцов. Во-вторых, в слое 50–250 м обнаружена достоверная сезонная динамика соотношения полов, что для этих глубин нехарактерно. Как следствие, в фазе пика в глубинном слое в 2004 г. самцов больше самок, что особенно хорошо показывает второй подход (см. табл. 4). Наконец, в этом году, в отличие от 2001 и 2002 гг., отсутствуют достоверные различия между численностью взрослых в фазах пика и депрессии как в слое 0–50 м, так и в слое 50–250 м (см. табл. 3; 4).

Таблица 4

Динамика численности взрослых особей и соотношения полов *E. baicalensis* на глубинах 0–50 м и 50–250 м при смене фаз популяционного цикла

Год	Фазы популяционного цикла	Плотность взрослых особей, экз/м ³ на глубинах:		Соотношение полов, % на глубинах:	
		0–50 м	50–250 м	0–50 м	50–250 м
				♀♀ : ♂♂	♀♀ : ♂♂
2001	рост	0,53±0,049	0,33±0,022	53,5 : 46,5±4,31	53,0 : 47,0±1,58
	пик	0,64±0,147	0,47±0,068	61,0 : 39,0±4,23	54,1 : 45,9±3,62
	депрессия	0,10±0,018	0,21±0,032	59,7 : 40,3±6,93	51,1 : 48,9±1,37
2002	рост	0,41±0,016	0,20±0,034	53,4 : 46,6±4,38	58,6 : 41,4±3,24
	пик	0,15±0,040	0,27±0,039	73,3 : 26,7±5,28	58,2 : 41,8±3,31
	депрессия	0,09±0,013	0,10±0,016	92,5 : 7,5±3,17	63,3 : 36,7±2,52
2003	рост	0,40±0,050	0,19±0,018	52,4 : 47,6±1,70	57,5 : 42,5±1,90
	пик	0,16±0,044	–	74,6 : 25,4±5,70	–
	депрессия	0,18±0,033	0,09±0,005	61,1 : 36,4±5,53	55,1 : 42,0±5,32
2004	рост	0,92±0,160	0,21±0,020	66,4 : 33,6±2,38	51,7 : 48,3±2,74
	пик	0,22±0,027	0,25±0,040	62,4 : 37,6±3,68	46,3 : 53,7±1,86
	депрессия	0,20±0,023	0,22±0,064	61,7 : 38,3±3,49	54,3 : 45,7±3,18

Несмотря на некоторые различия, вышеописанные результаты одинаково справедливы для первого и второго подходов, что говорит, с одной стороны, об универсальности самого метода, а с другой – демонстрирует взаимосвязи внутри комплекса популяционных параметров: возрастной и половой структуры, общей численности популяции и численности взрослых особей.

Обсуждение

Итак, проведённый в настоящей работе анализ сезонной динамики численности взрослых и половой структуры свидетельствует о том, что высокие значения первого популяционного показателя и соотношение 1:1 второго, характерны для тех биотопов, где в данный биологический сезон происходит размножение [1]. Так, для глубин 0–50 м максимальная численность взрослых и соотношение полов, равное 1:1, характерно для периода биологической весны, в фазе роста популяции. Биологическим летом, в фазе пика численности популяции для глубин 50–250 м характерны максимальные в году для этого слоя плотность взрослых и соотношение полов 1:1. Это наблюдение позволяет предположить, что именно такие значения исследованных популяционных показателей у байкальской эпишуры способствуют активизации репродукции, что отмечено и в отношении других видов ракообразных [26]. С другой стороны, если игнорировать сезонные различия половой структуры в поверхностном и глубинном биотопах, можно заключить, что для природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала характерно количественное превос-

ходство самок над самцами (см. табл. 1), что вообще типично как для планктонных, так для бентосных ракообразных [18; 24; 25; 29; 31].

Таким образом, полученные нами результаты изучения сезонной динамики возрастной и половой структуры природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала и её взаимосвязи с изменением численности и плотности дают возможность представить следующую картину. В подлёдный период (биологическая весна), когда плотность популяции эпишуры очень низка, количество взрослых особей максимально в году, соотношение полов близко к 1:1 (табл. 5). Эта ситуация благоприятствует интенсивному размножению и потому во время роста в популяции доминируют науплии, составляя в разные годы от 75 % до 95 % общей численности. Науплии в благоприятных условиях низкой плотности и доступности пищи быстро растут, поэтому к наступлению биологического лета относительное количество особей копепоидитных стадий увеличивается, продолжается возрастание и численности науплий в результате активного размножения. Итогом такой популяционной динамики становится достижение популяцией в фазе пика максимума численности и плотности. Высокая плотность благоприятствует выживанию более крупных и обладающих более широким пищевым спектром копепоидитов, выживаемость науплий резко падает. Относительная численность взрослых особей в этот период также снижается, соотношение полов смещается в сторону преимущества самок. Однако на глубинах 50–250 м, где летом происходит размножение эпишуры, соотношение полов поддер-

живается на уровне 1:1. Причиной этого является накопление на глубинах 50–250 м взрослых самцов, что в 2004 г. приводит даже к аномальному для эпишуры преимуществу самцов над самками. В общем, ситуация, когда в популяциях ракообразных соотношение полов смещается в пользу самцов, свидетельствует о

влиянии экстремальных факторов [23; 27; 30; 32]. В нашем случае таким фактором может быть высокая численность взрослых особей. На основании этих наблюдений можно говорить о включении в фазе пика плотностно-зависимых механизмов, ограничивающих рост численности южно-байкальской популяции *E. baicalensis*.

Таблица 5

Показатели, характеризующие три фазы популяционного годового цикла в южно-байкальской природной популяции *E. baicalensis*

Показатели	Фазы популяционного цикла		
	Рост	Пик	Депрессия
1. Общая численность, тыс. экз/м ³	1,9	6,5	2,6
2. Соотношение науплиусы:копеподиты	9:1	3:2	1:2
3. Кол-во взрослых особей, % от общей численности	25,5	6,4	7,5
4. Соотношение самки:самцы	1:1	3:2	3:2

Примечания: данные усреднены по 4-м годам и для удобства округлены: численность – до десятых, соотношение – до единиц

В фазе депрессии происходит снижение общей численности популяции, численности науплий, численность взрослых особей и соотношение полов существенно не изменяются. Это является результатом действия плотностно-зависимых факторов, снижающих интенсивность роста популяции, но поддерживающих в стабильном состоянии численность взрослых и соотношение полов на уровне, неблагоприятном для размножения и останавливающим таким образом рост популяции.

Ранее в ходе анализа взаимосвязи соотношения полов и численности природной популяции дреозофилы было установлено, что весной, в фазе роста доминируют самки, а летом и осенью, в фазах пика и депрессии соотношение полов близко 1:1 [5; 22]. Другими словами, у дреозофилы численное превосходство самок над самцами сопровождается интенсивным ростом популяции, а соотношение полов, близкое 1:1 свидетельствует о снижении темпов репродукции и о запуске механизмов ограничения численности. Аналогичная ситуация описана и для других видов беспозвоночных [4; 22]. Как следует из результатов настоящей работы, для байкальской эпишуры характерен обратный характер динамики половой структуры. Одной из причин этого, на наш взгляд, является то, что высокая численность и плотность взрослых особей (имаго) у дреозофилы подавляет плодовитость и снижает выживаемость. У байкальской эпишуры точно таким же эффектом обладает численность и плотность всей популяции, в которой доля взрослых очень невелика. Более того, динамика численности всей популяции

отрицательно связана с динамикой численности взрослых (см. табл. 5). Высокая численность взрослых у эпишуры, по-видимому, увеличивает вероятность встречи репродуктивных партнёров, что для популяций планктонных организмов, характеризующихся сильным рассеиванием в толще воды, весьма актуально [4]. Таким образом, увеличение численности популяции сопровождается снижением численности взрослых особей, что можно объяснить снижением их выживаемости. Поскольку при снижении численности взрослых в фазе пика соотношение полов смещается в пользу самок, можно сделать вывод, что при увеличении плотности всей популяции эпишуры наиболее существенно сокращается численность и выживаемость взрослых самцов. Как показано в настоящей работе, этот процесс можно объяснить перемещением самцов в глубинные биотопы, что даёт нам возможность по-новому взглянуть на широко известный факт суточных вертикальных миграций байкальской эпишуры [1; 10–12; 16–18].

Как известно [1; 16] взрослые рачки и особи копеподитных стадий совершают масштабные ежесуточные вертикальные пищевые миграции. В тёмное время суток они перемещаются к поверхности для питания, в светлое – укрываются от хищников на глубинах. В летнее время рачкам приходится совершать более длительные миграции из-за неблагоприятных температурных условий в поверхностном слое воды. Для взрослых рачков это усугубляется необходимостью участвовать в размножении, которое в это время года происходит на значи-

тельных глубинах. С другой стороны, известно [22], что более крупные размеры у членистоногих способствуют большей миграционной и двигательной активности. На основании этого можно предположить, что чем крупнее особи копепоидных стадий и взрослых, тем успешнее их вертикальные миграции летом. По этой причине взрослые самцы проигрывают конкуренцию самкам и либо гибнут, либо перемещаются в глубинные горизонты, где в это время формируются благоприятные для размножения эпишуры условия – высокая численность взрослых и соотношение полов, близкое к 1:1. Следует обратить внимание на то, что факт накопления взрослых самцов на глубинах означает их меньшую двигательную активность и голодание, что, вероятно, также свидетельствует в пользу предположения о снижении их выживаемости в период фазы пика. Это, а также пространственная разрозненность самок и самцов, снижает возможную интенсивность репродукции байкальской эпишуры в фазе пика численности. Интересно отметить, что у дрезофилы при аналогичных условиях большей выживаемостью обладают самцы, которые также меньше самок [22]. Этот факт можно объяснить тем, что самцы, имея меньшую по сравнению с самками потребность в пище, у дрезофилы не ограничены доступностью пищевых ресурсов, которая у эпишуры связана с необходимостью осуществлять миграции.

Имея более мелкие по сравнению с самками размеры тела, самцы, вероятно, проигрывают в конкуренции за пищу не только самкам, но и особям старших копепоидных стадий [8; 10; 28], которых особенно много в фазе пика и депрессии. Снижение численности взрослых особей и смещение соотношения полов приводит к резкому сокращению интенсивности размножения, что сказывается на численности науплий. Кроме того, выживаемость науплий резко уменьшается в фазе пика, при высокой плотности популяции, что можно объяснить влиянием конкуренции с копепоидитами.

Интересным исключением из обнаруженной нами картины сезонной динамики численности взрослых особей и половой структуры *E. baicalensis* является 2004 г., когда численность взрослых биологической весной (в фазе пика) в слое 0–50 м очень высока, а самок значительно больше самцов. Этот факт трудно объяснить воздействием плотностно-зависимых механизмов, скорее всего это вызвано влиянием температурных или трофических условий. Зато при переходе от фазы роста

к фазе пика численность взрослых особей в этом году падает наиболее существенно, нежели в любой другой год в рамках исследованного временного отрезка, а соотношение полов в слое 50–250 м характеризуется преимуществом самцов, что для эпишуры вообще аномально. Эти наблюдения вполне определённо указывают на действие плотностно-зависимых факторов. Однако в этом случае механизм их воздействия аналогичен тому, что был обнаружен ранее в популяции дрезофилы. Таким образом экстремально высокая плотность взрослой эпишуры приводит к обострению конкуренции за пищевые ресурсы в подлёдный период. Поскольку в этот сезон года размножение и питание эпишуры осуществляется в одном и том же биотопе – глубинах 0–50 м, то необходимость в длительных вертикальных миграциях отсутствует. Возможно, в данной ситуации они продиктованы только воздействием хищников и потому менее интенсивны. Допустимо предположить, что в этих условиях, как и у дрезофилы, конкурентное преимущество получают взрослые самцы, что и приводит к необычному для эпишуры преимуществу самцов над самками, наблюдаемое во время фазы пика одновременно с резким снижением численности взрослых особей.

Заключение

В природной популяции эпишуры из Южного Байкала, как правило, самок больше, чем самцов. Наибольшие флуктуации соотношения полов по сезонам наблюдаются в поверхностном (0–50 м) слое. Высокая численность взрослых и соотношение полов, близкое 1:1 характерно для тех биотопов, где в текущую популяционную фазу происходит размножение, т. е. биологической весной – на глубинах 0–50 м, а летом 50–250 м.

Ключевыми популяционными показателями, запускающими механизмы регуляции колебаний численности, являются численность/плотность всей популяции и численность/плотность взрослых особей. В подлёдный период (биологическая весна для байкальской эпишуры) высокая численность взрослых увеличивает вероятность встречи репродуктивных партнёров, что способствует максимальному использованию возможностей размножения и приводит к быстрому росту популяции. Косвенным свидетельством этого является высокое количество особей науплиальных стадий. Ко времени наступления биологического лета популяция эпишуры достигает пика

численности/плотности и в ней возрастает конкуренция. Копеподиты вытесняют науплий из-за большей двигательной активности и обладания более широким пищевым спектром. Влияние конкуренции среди копеподитов и взрослых у эпишуры в этот период специфически трансформируется активизацией вертикальных миграций в связи с неблагоприятными температурными условиями поверхностных горизонтов. В этих условиях конкурентное преимущество получают более крупные особи, способные к более активным перемещениям и потому лучше питающиеся. Взрослые самцы, обладая мелкими размерами, способны к менее активным миграциям и задерживаются на глубинах 50–250 м дольше самок, что приводит к их накоплению в этом биотопе. Отказываясь от интенсивных пищевых миграций, самцы голодают. Эти процессы приводят к резкому снижению численности популяции за счёт науплий и взрослых самцов. Это, а также пространственная изоляция взрослых самцов и самок, возникающая из-за различий в пищевом поведении, резко снижают темпы репродукции, что означает включение плотностно-зависимых процессов, тормозящих дальнейший рост численности. В фазе депрессии численность взрослых и соотношение полов остаются примерно на том же уровне, что и в фазе пика, но очень низкое количество науплий означает, что процесс размножения сведён к минимуму, а снижение численности популяции говорит само за себя.

Таков классический механизм действия плотностно-зависимых факторов в природной популяции эпишуры. Однако в нашей работе установлено, что возможна модификация этого сценария, вызванная, вероятно, вмешательством внешних экологических факторов, например, температуры и/или обеспеченности пищей. Так, если эти факторы благоприятствуют сохранению высокой численности перезимовавших копеподитов и взрослых эпишур, то плотностно-зависимые факторы, ограничивающие рост численности, могут включиться уже биологической весной, в подлёдный период. Как следствие, в фазе пика численность эпишуры сравнительно невелика. Специфическим признаком этого сценария является численное превосходство самцов над самками, особенно хорошо заметное на глубинах 50–250 м.

Работа выполнена при финансовой поддержке Аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала

высшей школы (2009–2011 гг.)», проект № 2.1.1/10146.

Литература

1. Афанасьева Э. Л. Биология байкальской эпишуры / Э. Л. Афанасьева. – Новосибирск : Наука, 1977. – 144 с.
2. Бигон М. Экология: особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
3. Генотипическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма / Е. Л. Ермаков [и др.] // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 2. – С. 239–248.
4. Гиляров А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
5. Гречаный Г. В. Изменение полового состава популяции дрозофилы при динамике численности / Г. В. Гречаный, М. В. Погодаева // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1349–1353.
6. Гречаный Г. В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по счётным морфологическим признакам и её сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 12. – С. 1619–1629.
7. Гречаный Г. В. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и её сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Журн. общей биологии. – 2004. – Т. 65, № 1. – С. 39–51.
8. Ермаков Е. Л. Сезонная динамика количественных мерных морфологических признаков *Epischura baicalensis* в южнобайкальской природной популяции / Е. Л. Ермаков, О. О. Русановская // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2010. – Т. 3, № 1. – С. 86–91.
9. Ермаков Е. Л. Оценка сезонной динамики численности и возрастной структуры южнобайкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars с использованием дисперсионного анализа / Е. Л. Ермаков // Сиб. экол. журн. – 2011. – Т. 18, № 1. – С. 51–58.
10. Ермаков Е. Л. Влияние трофических условий на сезонную динамику популяционной структуры и численности в южнобайкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars / Е. Л. Ермаков, О. О. Русановская, Г. И. Кобанова // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2009. – Т. 2, № 2. – С. 87–90.
11. Ермаков Е. Л. Сезонная динамика численности и механизмы её саморегуляции южнобайкальской природной популяции эпишуры / Е. Л. Ермаков, О. О. Русановская, Н. А. Левина // Материалы междунар. науч.-практ. конф. «Вопросы дальнейшего развития регионов России в условиях мирового финансового кризиса». – Шарья, 2009. – Т. 2. – С. 60–63.
12. Кожова О. М. Экологический мониторинг озера Байкал / О. М. Кожова, А. М. Бейм. – Новосибирск : Наука, 1993. – 350 с.

13. Кожова О. М. Инструкция по обработке проб планктона счётным методом / О. М. Кожова, Н. Г. Мельник. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 1978. – 51 с.
14. Кожова О. М. Популяционные аспекты исследования зоопланктона оз. Байкал / О. М. Кожова, Б. К. Павлов // Прогнозирование экологических процессов. – Новосибирск : Наука, 1986. – Гл. 3, разд. 8. – С. 132–138.
15. Кожова О. М. Популяционный подход к оценке устойчивости гидробионтов / О. М. Кожова, Б. К. Павлов. // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. – Новосибирск : Наука, 1988. – Гл. 2, разд. 4. – С. 63–69.
16. Наумова Е. Ю. Жизненные циклы и морфология представителей рода *Epischura* Forbes, 1882 (Copepoda: Calanoida) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. Ю. Наумова. – Иркутск, 2006. – 23 с.
17. Павлов Б. К. Оценка состояния популяций *Epischura baicalensis* Sard в озере Байкал при осуществлении экологического мониторинга / Б. К. Павлов, Е. В. Пислегина // Материалы 1-го междунар. симп.: «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран». – Новосибирск, 2004. – С. 120–123.
18. Павлова Г. Д. Закономерности горизонтального распределения зоопланктона Байкала : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г. Д. Павлова. – Иркутск, 1995. – 23 с.
19. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.
20. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и её связь с плодовитостью / Г. В. Гречаный [и др.] // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 4. – С. 464–470.
21. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и её сезонное изменение / Г. В. Гречаный [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1341–1348.
22. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций / Г. В. Гречаный [и др.]. – Иркутск : Иркут. ун-т, 2004. – 302 с.
23. V-chromosomes and male-biased sex ratio with paternal inheritance in the fairy shrimp *Branchipus schaefferi* (Crustacea, Anostraca) / L. Beladjal [et al.] // Heredity. – 2002. – Vol. 88. – P. 356–360.
24. Evidence for seasonal mate limitation in populations of an intertidal amphipod, *Corophium volutator* (Pallas) / Mark R. Forbes [et al.] // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2006. – Vol. 60. – P. 87–95.
25. Kevrekidis Theodoros Population dynamics, growth and reproduction of *Corophium insidiosum* (Crustacea: Amphipoda) at low salinities in Monolimni lagoon (Evros Delta, North Aegean Sea) / Theodoros Kevrekidis // Hydrobiologia. – 2004. – Vol. 522. – P. 117–132.
26. Litulo C. Population biology and breeding period of the sand-bubbler crab *Dotilla fenestrata* (Brachyura: Ocypodidae) from Southern Mozambique / C. Litulo, Y. Mahanjane, F. L. M. Mantelatto // Aquatic Ecology. – 2005. – Vol. 39. – P. 305–313.
27. Örnólfssdóttir Erla Björk Spatial and temporal variation of benthic Cladocera (Crustacea) studied with activity traps in Lake Myvatn, Iceland / Erla Björk Örnólfssdóttir and Arni Einarsson. // Aquatic Ecology. – 2004. – Vol. 38. – P. 239–251.
28. Siegel V. Sex-ratio, seasonality and long-term variation in maturation and spawning of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the German Bight (North Sea) / V. Siegel, U. Damm, T. Neudecker // Helgol. Mar. Res. – 2008. – Vol. 62. – P. 339–349.
29. Spaak Piet The influence of fish kairomones on the induction and vertical distribution of sexual individuals of the *Daphnia galeata* species complex / Piet Spaak, Maarten Boersma // Hydrobiologia. – 2001. – Vol. 442. – P. 185–193.
30. The effect of temperature on sex ratio in the isopod *Porcellionides pruinosus*: Environmental sex determination or a by-product of cytoplasmic sex determination? / Thierry Rigaud [et al.] // Evolutionary Ecology. – 1997. – Vol. 11. – P. 205–215.
31. Yu Ok Hwan Life history and reproduction of the amphipod *Synchelidium trioostegitum* (Crustacea, Oedicerotidae) on a sandy shore in Korea / Ok Hwan Yu, Hae-Lip Suh // Mar. Biol. – 2006. – Vol. 150. – P. 141–148.
32. Zupo V. How do dietary diatoms cause the sex reversal of the shrimp *Hippolyte inermis* Leach (Crustacea, Decapoda) / V. Zupo, P. Messina // Mar. Biol. – 2007. – Vol. 151. – P. 907–917.

Seasonal dynamics of the adults number and the sex ratio in natural *Epischura baicalensis* Sars population of South Baikal at depths of 0–50 and 50–250 m during 2001–2004

E. L. Ermakov, O. O. Rusanovskaya

Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. Seasonal dynamics of the adult copepods number and the sex ratio in a natural *Epischura baicalensis* population of South Baikal at depths 0–50 m and 50–250 m during 2001–2004 was investigated. Most seasonal fluctuations of the adults number and the sex ratio in upper layer were observed. In spring high adults number and sex ratio clearly to 1:1 at upper layer but in summer – at depths 50–250 m were observed. In 2004 the peak phase at depths 50–250 the male domination above females was noted that due to action density-dependent factors. The pos-

sible variants of density-dependent mechanisms to control number in a natural *Epischura baicalensis* population of South Baikal were discussed.

Key words: Lake Baikal, epischura, sex ratio, zooplankton, seasonal dynamics, density-dependent factors.

Ермаков Евгений Леонидович
Научно-исследовательский институт биологии
при ИГУ
664003, г. Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
тел. (3952)24–30–77
E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru

Ermakov Evgeny Leonidovitch
Irkutsk State University
Research Institute for Biology
3 Lenin St., Irkutsk, 664003
Ph. D. of Biology,
senior research scientist
phone: (3952)24–30–77
E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru

Русановская Ольга Олеговна
Иркутский государственный университет
664011, г. Иркутск, ул. К. Маркса
аспирант
тел.: (3952)24–30–77
E-mail: live.oly@mail.ru

Rusanovskaya Ol'ga Olegovna
Irkutsk State University
1 Karl Marx St., Irkutsk, 664003
doctoral student
phone: (3952)24–30–77
E-mail: live.oly@mail.ru