



УДК 575.23:582.951.4

Сезонная динамика фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам у особей различных половозрастных категорий *Epischura baicalensis*

О. О. Русановская, Е. Л. Ермаков

Иркутский государственный университет, Иркутск
E-mail: ermakov_eugeniy@mail.ru

Аннотация. Исследовали сезонную динамику числа антеннуальных щетинок (ЧЩА), длины цефалоторакса (ДЦФ), длины каудальной щетинки (ДКЩ) и длины пятой пары плавательных ног (ДН) у самок и самцов *E. baicalensis* VI, V и IV копепоидитных стадий. При этом из-за полового диморфизма ДКЩ не учитывали у взрослых самок, а ДН – у взрослых самцов. Показано, что за исключением ЧЩА у взрослых самцов и у особей обоего пола V копепоидитной стадии сезонная динамика статистически существенна. У каждого признака и половозрастной категории сезонное изменение имеет специфический характер. Оценка фенотипической структуры показала наличие двух классов (Н и В) по ЧЩА и трёх (Н, П и В) по морфометрическим признакам. Н-класс составили особи с низкими значениями признака, П-класс – с промежуточными и В-класс – с высокими. Сезонная динамика по ЧЩА определяется перегруппировкой особей в Н- и В-классах, по морфометрическим признакам важную роль играет количество особей в П-классе. Обсуждается возможность влияния на обнаруженную сезонную динамику по комплексу количественных морфологических признаков естественного отбора.

Ключевые слова: фенотипическая структура, сезонная динамика, количественные морфологические признаки, цефалоторакс, антеннуальные щетинки, каудальные щетинки, плавательные ноги, эпишура, Байкал.

Введение

Тематика морфологических исследований в биологии включает несколько направлений, среди которых можно выделить таксономическое и популяционное. Большинство работ, посвящённых морфологии байкальского эндемичного зоопланктонного ракообразного *Epischura baicalensis* Sars 1900, отдают явное предпочтение первому направлению [2; 8]. Популяционные исследования морфологии байкальской эпишуры имеют фрагментарный характер и не лишены противоречий [5; 6; 8]. Например, каковы факторы и механизмы, определяющие сезонную динамику размеров тела особей *E. baicalensis*? Согласно классической интерпретации, сезонные различия в размерах тела между «зимним» и «летним» поколениями у взрослых самок и науплий эпишуры [1; 2; 7], определяются исключительно влиянием экологических факторов, преимущественно температуры, а селекционно-генетические процессы не имеют к этому отношения. Эффективным способом прояснения проблемы могло бы стать исследование сезонной динамики фенотипической структуры по комплексу количественных

морфологических признаков у особей обоего пола и разных стадий *E. baicalensis*. Такую задачу мы поставили при организации настоящей работы, выдвинув встречную гипотезу, согласно которой модификационное влияние экологических факторов на сезонную динамику размеров тела старших копепоидитных стадий и взрослых рачков обоего пола сильно преувеличено, некоторое воздействие на неё оказывают селекционные процессы.

Материалы и методы

Материалом данного исследования стали рачки из сезонных зоопланктонных проб, которые отбирали 28 мая, 21 июля, 19 ноября и 2 декабря 2004 г. в пелагиали Южного Байкала на станции № 1 НИИ биологии, расположенной в бух. Большие Коты на расстоянии 2,7 км от берега (51°54'105'' с. ш., 105°04'235'' в. д.) в слое 0–250 м над глубинной отметкой 800 м. Отлов осуществляли сетью Джеди с диаметром входного отверстия 37,5 см, ячеи – 0,099 мм, после чего организмы наркотизировали карбонизированной водой и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Далее методом камеральной обработки проб с использованием оп-

ределителя [1] определяли особей самок и самцов *E. baicalensis* VI, V и IV копепоидитных стадий. Для морфологического анализа из каждой сезонной пробы отбирали по 50 самок и самцов VI, V и по 20 – IV стадии, в общей сложности проанализированы 960 особей.

Морфологические признаки отражают размеры и форму практически всех органов тела и оценка их сезонной динамики является очень эффективным подходом в исследовании реакции отдельных организмов и популяции в целом на изменение условий обитания [3; 12; 13]. Морфологический анализ включал оценку одного счётного и трёх мерных признаков: числа щетинок на 5-м и 6-м сегментах антенны (ЧЩА), длины цефалоторакса (ДЦФ), длины каудальной щетинки (ДКЩ) и длины 5-й пары плавательных ног (ДН). Признаки ЧЩА, ДКЩ и ДН измерялись с левой и правой сторон тела, за варианту принимали сумму измерений признака на особь. Вследствие резко выраженного полового диморфизма VI стадии (взрослые рачки) у самок не учитывали ДКЩ, а у самцов ДН. Оценивались самцы и самки *E. baicalensis* IV, V и VI (взрослые) копепоидитных стадий из

четырёх сезонных выборок 2004 г., соответственно условно обозначенных нами как весна, лето, осень и зима.

При статистической обработке использовали стандартные подходы – оценка средних арифметических и критерия хи-квадрат, однофакторный дисперсионный анализ и группировка данных [9].

Результаты

Задача оценки достоверности сезонной динамики исследованного комплекса количественных морфологических признаков у особей *E. baicalensis* различных стадий и полов решалась применением однофакторного дисперсионного анализа, где единственным фактором оценивал достоверность дисперсии между сезонными выборками. Результаты, представленные в таблице 1, показывают, что почти во всех случаях обнаружена статистически значимая сезонная динамика. Исключение составляет только ЧЩА у взрослых самцов и у особей обоего пола V копепоидитной стадии, в этих случаях достоверная сезонная динамика отсутствует.

Таблица 1

Дисперсионный анализ сезонной динамики количественных морфологических признаков у самок и самцов VI, V и IV копепоидитных стадий *E. baicalensis* из природной популяции Южного Байкала в 2004 г.

Стадия	Пол	Признак	Источник изменчивости	SS	df	MS	F
VI	♀♀	ЧЩА	Проба	16,70	3	5,57	3,40*
			Случайное	320,50	196	1,64	–
		ДЦФ	Проба	17,54	3	5,85	17,98***
			Случайное	63,76	196	0,33	–
		ДН	Проба	11,19	3	3,73	16,09***
			Случайное	45,46	196	0,23	–
	♂♂	ЧЩА	Проба	6,98	3	2,33	2,11
			Случайное	216,60	196	1,11	–
		ДЦФ	Проба	13,78	3	4,59	27,24***
			Случайное	33,04	196	0,17	–
		ДКЩ	Проба	26,67	3	8,89	14,80***
			Случайное	117,76	196	0,60	–
V	♀♀	ЧЩА	Проба	0,175	3	0,06	0,13
			Случайное	84,78	196	0,43	–
		ДЦФ	Проба	10,29	3	3,43	40,89***
			Случайное	16,43	196	0,08	–
		ДКЩ	Проба	101,90	3	33,97	90,24***
			Случайное	73,77	196	0,38	–
	ДН	Проба	12,83	3	4,28	25,71***	
		Случайное	32,61	196	0,17	–	
	♂♂	ЧЩА	Проба	2,65	3	0,88	1,55
			Случайное	111,90	196	0,57	–
		ДЦФ	Проба	3,92	3	1,31	29,17***
			Случайное	8,78	196	0,04	–

Стадия	Пол	Признак	Источник изменчивости	SS	df	MS	F
		ДКЩ	Проба	50,47	3	16,82	53,08***
			Случайное	62,12	196	0,32	–
		ДН	Проба	8,83	3	2,94	16,63***
			Случайное	34,69	196	0,18	–
IV	♀♀	ЧЩА	Проба	120,64	3	40,21	25,63***
			Случайное	119,25	76	1,57	–
		ДЦФ	Проба	1,61	3	0,54	3,79*
			Случайное	10,72	76	0,14	–
		ДКЩ	Проба	17,10	3	5,70	18,23***
			Случайное	23,78	76	0,31	–
		ДН	Проба	0,81	3	0,27	4,12**
			Случайное	5,01	76	0,07	–
	♂♂	ЧЩА	Проба	80,25	3	26,75	24,29***
			Случайное	83,70	76	1,10	–
		ДЦФ	Проба	3,90	3	1,30	13,33***
			Случайное	7,42	76	0,10	–
		ДКЩ	Проба	24,65	3	8,22	17,09***
			Случайное	36,54	76	0,48	–
		ДН	Проба	5,22	3	1,74	26,84***
			Случайное	4,93	76	0,06	–

Примечание: "*" – $P < 0,05$, "**" – $P < 0,01$, "***" – $P < 0,001$.

Сезонная динамика по ЧЩА статистически достоверна у взрослых самок и особей IV копепоидитной стадии. Общий ход сезонных изменений у этих половозрастных категорий сходен (рис. 1, А), т. е. по мере смены сезонов года от периода начала активной жизнедеятельности к зимовке происходит снижение ЧЩА. Тем не менее, при этом имеются весьма существенные различия между взрослыми самками и особями IV копепоидитной стадии. В первом случае мы видим последовательное снижение ЧЩА от весны к лету и далее к осени, затем при зимовке ЧЩА неожиданно принимает максимальные в году значения.

На рис. 1, Б–Г представлена сезонная динамика мерных морфологических признаков у самцов и самок VI, V и IV копепоидитной стадий байкальской эпишуры. Из этого следует, что характер изменения средних значений признаков по сезонам специфичен. Так, у взрослых самок из весенней выборки средние значения ДЦФ ниже, чем в остальных выборках. Низкими значениями ДЦФ характеризуются взрослые самцы из весенней и летней выборок, а в осенне-зимних сборах особи имеют более высокие значения признака. Примерно такой же характер обнаруживает сезонная динамика средних по данному признаку у самок и самцов IV стадии, зато для рачков V копепоидитной стадии свойственна обратная картина, т. е.

средние значения ДЦФ у рачков из весенней и летней выборок были больше, чем из осенней и зимней.

По ДКЩ сезонная динамика у самцов и самок V и IV стадий достаточно консервативна и в целом сводится к тому, что средние признака у особей из весенней и летней выборок выше, чем из осенней и зимней. При этом минимальные значения, как правило, характерны для особей из осенней выборки. Исключение составляют взрослые самцы, у которых ДКЩ в начале и в конце года (весенняя и зимняя выборки) короткая, а в летне-осенний период, напротив, длинная. Закономерность, выявленная для ДКЩ, характерна для сезонной динамики ДН у всех исследованных нами половозрастных категорий рачка, но в менее выраженной форме.

Картина сезонной динамики комплекса количественных морфологических признаков на общепопуляционном уровне даёт общее представление об особенностях сезонной динамики особей различных полов старших копепоидитных стадий. Для детального анализа факторов, в частности для оценки возможностей влияния на сезонную динамику количественных морфологических признаков байкальской эпишуры селекционно-генетических процессов, необходимо провести исследование фенотипической структуры популяции.

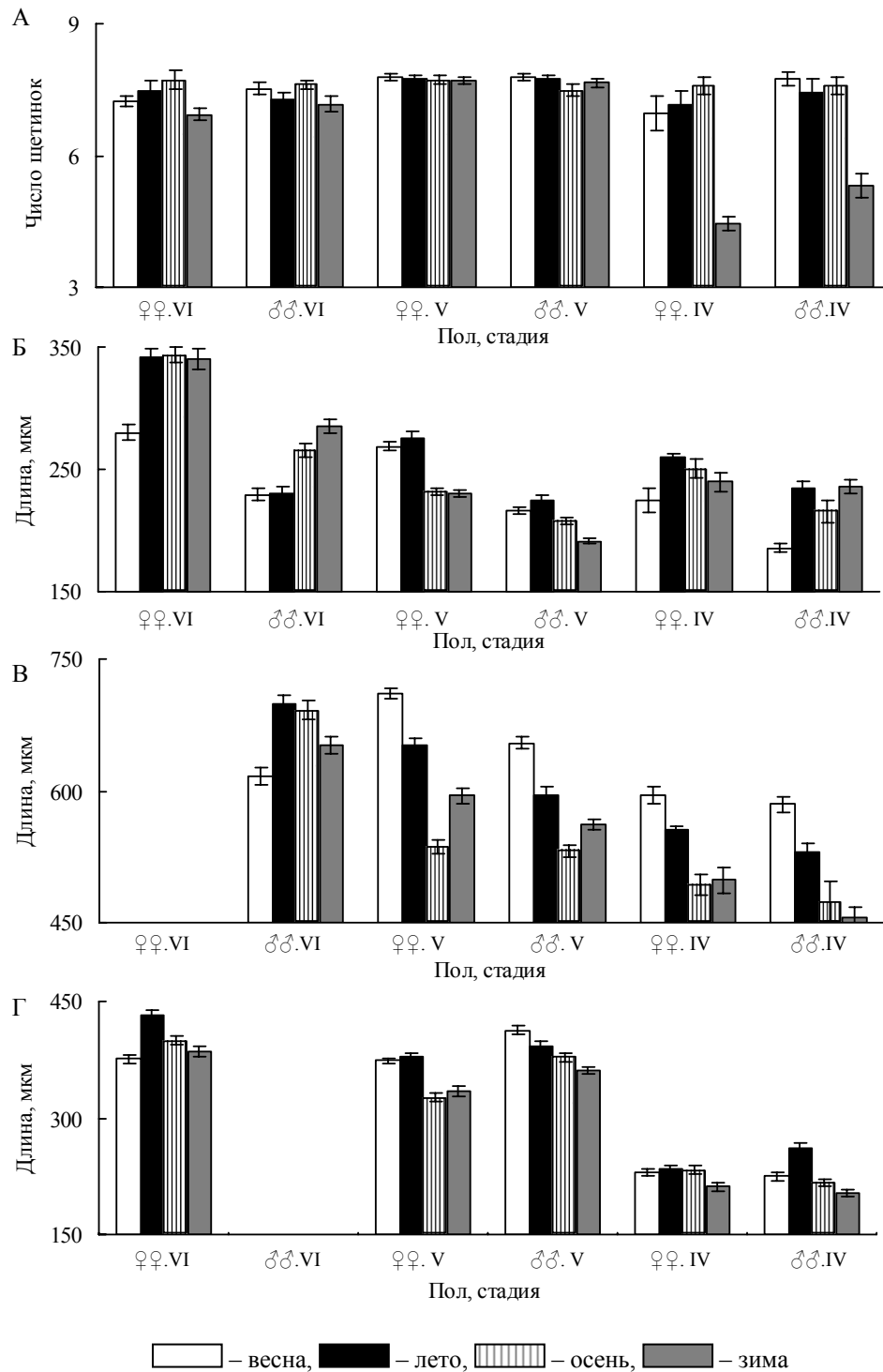


Рис. 1. Сезонная динамика средних арифметических количественных мерных морфологических признаков у особей байкальской эпишуры разных полов VI, V IV копеподитных стадий. А – ЧЩА, Б – ДЦФ, В – ДКЩ, Г – ДН

Для этого использовали стандартный метод статистической группировки данных [9]. При анализе сезонной динамики можно предложить два подхода в использовании этого метода. В первом случае каждая сезонная выборка ранжируется по индивидуальной шкале с последующим сравнением средних арифметических

классов, специфичных для каждого сезона [11]. Этот подход позволяет вскрыть некоторые закономерности фенотипической перегруппировки, но при этом он во многом повторяет общепопуляционный уровень. Второй подход, использованный нами, заключается в объединении всех сезонных выборок в единый массив

с последующей группировкой по общей шкале. В этом случае мы получаем универсальные фенотипические классы и можем судить о механизмах изменения средних на основании сезонной перегруппировки соотношения количества особей в этих классах. В нашем случае применение второго подхода привело к выделению двух фенотипических классов по счётному признаку ЧЩА с низкими (Н-класс) и высокими (В-класс) значениями признака. По мерным признакам были выделены три фенотипических класса: с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс) и высокими (В-класс) значениями признаков. Сведения о границах

классов представлены в табл. 2. Относительная «бедность» фенотипической структуры по ЧЩА объяснялась наличием одного модального класса (фена) – В-класса, остальные фены составляли, как правило, не более 10 % от общей численности особей и на этом основании мы объединили их в общий Н-класс, который может быть назван классом редких фенов. Этот класс характеризовался также и высокими значениями изменчивости. С другой стороны, небольшое количество классов по ЧЩА можно объяснить и сравнительно невысокими показателями изменчивости по этому признаку.

Таблица 2

Границы фенотипических классов *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам

Стадия	Пол	Признак	Фенотипический класс		
			Н	П	В
			Границы класса		
VI	♀♀	ЧЩА	3–6	–	7–9
		ДЦФ	2,3–3,2	3,3–4,1	4,2–5,0
		ДН	3,00–4,06	4,07–5,13	5,14–6,20
	♂♂	ЧЩА	3–6	–	7–9
		ДЦФ	1,9–2,6	2,7–3,3	3,4–4,0
		ДКЩ	5,20–6,53	6,54–7,87	7,88–9,20
V	♀♀	ЧЩА	3–6	–	7–9
		ДЦФ	2,10–2,63	2,64–3,17	3,18–3,70
		ДКЩ	5,40–6,46	6,47–7,53	7,54–8,60
		ДН	2,20–3,13	3,14–4,07	4,08–5,00
	♂♂	ЧЩА	4–6	–	7–9
		ДЦФ	1,90–2,26	2,28–2,64	2,64–3,00
		ДКЩ	4,7–5,8	5,9–6,9	7,00–8,00
		ДН	2,2–3,2	3,3–4,3	4,4–5,5
IV	♀♀	ЧЩА	2–6	–	7–8
		ДЦФ	1,5–2,06	2,07–2,63	2,64–3,20
		ДКЩ	3,6–4,93	4,94–6,27	6,28–7,60
		ДН	1,7–2,16	2,17–2,63	2,64–3,10
	♂♂	ЧЩА	4–6	–	7–8
		ДЦФ	1,8–2,26	2,27–2,73	2,74–3,20
		ДКЩ	4,0–5,13	5,14–6,27	6,28–7,40
		ДН	1,9–2,46	2,47–3,03	3,04–3,60

Выраженной сезонной динамики по признаку ЧЩА у взрослых самок и самцов, а также особей V копепоидитной стадии не обнаруживается: в течение всех четырёх исследованных сезонов В-класс был модальным, а Н-класс – субмодальным (рис. 2, А–Г). Согласно критерию хи-квадрат, эти изменения статистически недостоверны: взрослые самки – $\chi^2 = 5,25$, взрослые самцы – $\chi^2 = 5,51$, самки V стадии – $\chi^2 = 2,38$, самцы V стадии – $\chi^2 = 6,50$. Во всех этих случаях $df = 3$, а $P > 0,05$. У особей IV копепоидитной стадии изменение фено-

типической структуры по ЧЩА обнаруживает чёткую, статистически достоверную закономерность (рис. 2, Д, Е; $\chi^2 = 153,38$ – у самок, $\chi^2 = 188,8$ – у самцов, в обоих случаях $df = 3$, $P < 0,001$). Как и в предыдущих случаях, структура включает только два фенотипических класса – Н- и В-классы. Весной, летом и осенью доминирует В-класс, относительная численность особей в котором колеблется от 70 до 90 % у самок и 90 % – у самцов. Зимой доминируют особи Н-класса, у самок – полностью (100 %), у самцов – почти полностью (95 %).

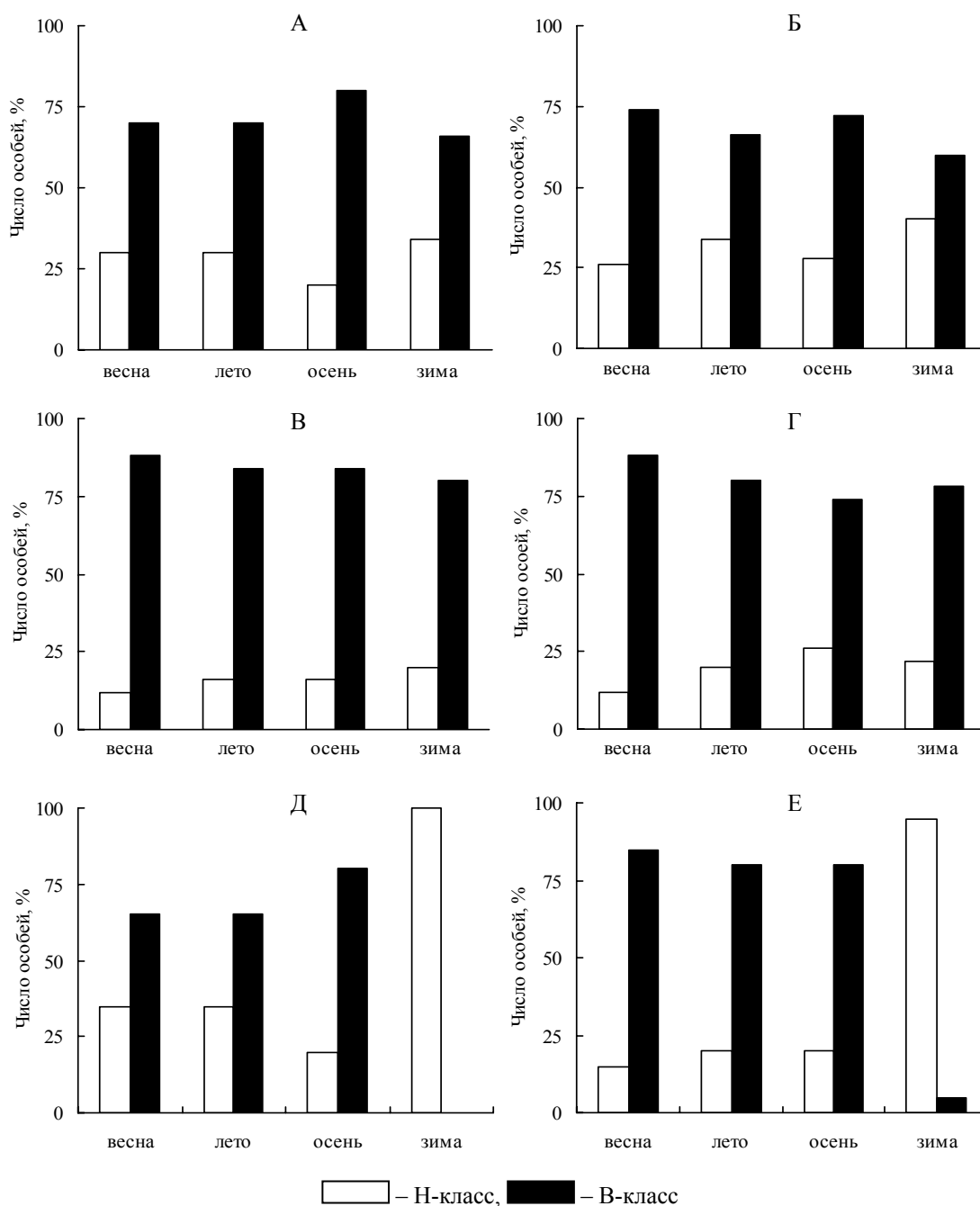


Рис. 2. Сезонная динамика фенотипической структуры по ЧЦА. А – самки VI, Б – самцы VI, В – самки V, Г – самцы V, Д – самки IV, Е – самцы IV

Сезонные изменения ДЦФ у взрослых самок и самцов объясняются соответствующими перегруппировками фенотипической структуры (рис. 3, А, Б). Так, вначале сезона активной жизнедеятельности (весна) как у самок, так и самцов в популяции доминируют особи с небольшими размерами признака (Н-класс), у самцов этот класс доминирует также и летом, что соответствует сезонной динамике средних значений ДЦФ. В течение трёх остальных сезонов года (лето, осень и зима) у самок доминируют особи II-класса, у самцов такая картина характерна для осени и зимы. В-класс, в со-

став которого вошли особи с высокими средними значениями ДЦФ, весной в обоих случаях отсутствовал, по другим сезонам у самок не обнаружил закономерных изменений, у самцов от лета к зиме последовательно увеличивался. Описанные изменения статистически достоверны: взрослые самки – $\chi^2 = 85,44$, взрослые самцы – $\chi^2 = 106,65$. В обоих случаях $df = 6$, а $P < 0,001$. Следовательно, сезонное изменение ДЦФ у взрослых самок и самцов определяется соотношением особей в двух фенотипических классах – с низкими и промежуточными значениями признака.

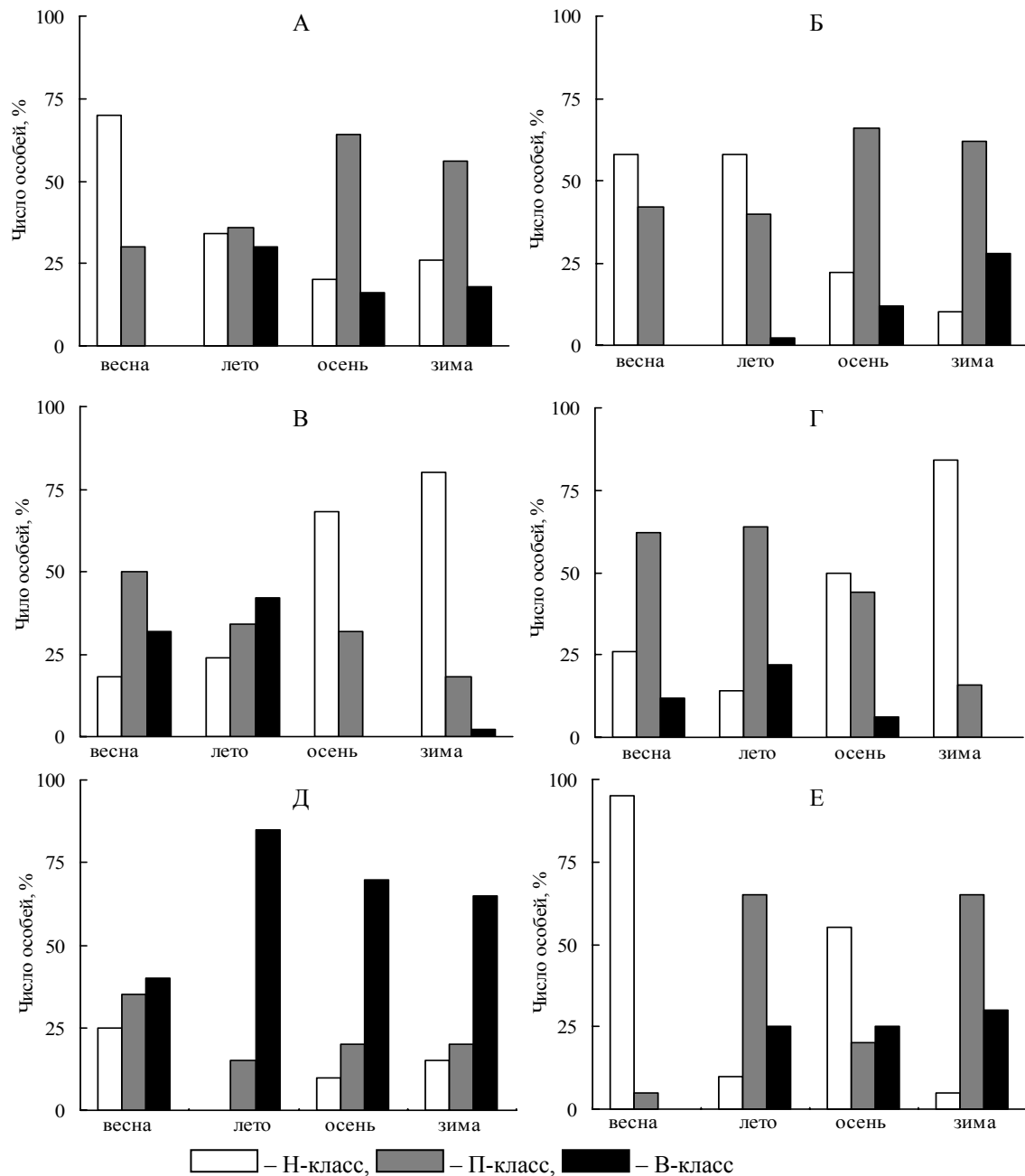


Рис. 3. Сезонная динамика фенотипической структуры по ДЦФ. А – самки VI, Б – самцы VI, В – самки V, Г – самцы V, Д – самки IV, Е – самцы IV

По сравнению с взрослыми рачками самки и самцы V копепоидитной стадии обладают иными особенностями сезонного изменения ДЦФ, что объяснимо ввиду инвертированного характера сезонной динамики средних значений (рис. 3, В, Г). Заметим также, что и в этих случаях обнаруженная сезонная динамика фенотипической структуры статистически достоверна: $\chi^2 = 147,35$ – у самок, $\chi^2 = 124,02$ – у самцов, в обоих случаях $df = 6$, а $P < 0,001$. В течение весны модальным является П-класс, летом у самок модальным становится В-класс, у самцов же остаётся П-класс. Осенью и зимой

как у самок, так и самцов модальным является Н-класс, что и определяет низкие значения признака в эти сезоны года. Отметим, что В-класс осенью и зимой представлен очень незначительно, либо отсутствует вовсе. Таким образом, в осенне-зимний период у самок и в течение всего года у самцов V копепоидитной стадии посезонная динамика средних значений ДЦФ определяется изменением соотношения особей в Н- и П-классах; у самок весной и летом – в П- и В-классах.

Фенотипическая структура по ДЦФ у самок IV копепоидитной стадии имеет важную отли-

чительную особенность – в течение всех трёх сезонов модальным является В-класс, поэтому сезонное изменение средних значений ДЦФ определяется динамикой количества особей из этого класса (рис. 3, Д). Сезонная динамика статистически значима: $\chi^2 = 52,15$ – у самок, $\chi^2 = 231,68$ – у самцов, в обоих случаях $df = 6$, а $P < 0,001$. Весной этот класс включает примерно 50 % всех особей в популяции, летом уже 90 %, а осенью и зимой несколько снижается, оставаясь всё же выше 60 %. Общий вид фенотипической структуры популяции по этому признаку у самцов IV копепоидитной стадии принципиально иной (рис. 3, Е). Численность особей В-класса в этом случае никогда не превышает 25 %, сезонное изменение средних значений ДЦФ у самцов этой стадии определяется изменением соотношения особей в Н- и П-классах. При этом весной и осенью модальным является Н-класс, летом и зимой – П-класс.

Признак ДКЩ у взрослых самцов обнаруживает специфическую черту – число особей в Н- и П-классах по сезонам меняется параллельно, обладая максимальными показателями весной, снижаясь к лету и осени, а затем снова увеличиваясь зимой (рис. 4, А). При этом весной П-класс имеет модальный статус, а Н-класс – субмодальный; зимой П-класс также модальный. Количество особей в В-классе меняется в направлении, обратном вышесказанному: будучи малочисленным весной, этот класс становится модальным летом и осенью, зимой становясь субмодальным при новом снижении численности. Следовательно, в этом случае сезонная динамика формируется за счёт перегруппировки всех трёх классов, причём численность П-класса имеет большое значение в течение всего года, а особи крайних классов – в соответствующие сезоны: Н-класса – весной и зимой, а В-класса от лета к зиме.

У самок и самцов V копепоидитной стадии весной и летом модальным по ДКЩ является В-класс, субмодальным – П-класс, а осенью и зимой П-класс становится модальным, а Н-класс – субмодальным (рис. 4, Б, В).

По ДКЩ у самок IV копепоидитной стадии сезонная динамика фенотипической структуры имеет следующий вид: весной модальным является В-класс, а на протяжении всех остальных сезонов – П-класс (рис. 4, Д). Важно также подчеркнуть, что модальный класс включает от

70 до 90 % и более от общей численности популяции. У самцов почти каждая сезонная выборка имеет специфическую моду по данному признаку: весной – это В-класс, летом – П-класс, а осенью и зимой – Н-класс (рис. 4, Е). Можно также заметить, что весной структура включает только два класса (П- и В-) в примерно равном соотношении, летом численность модального П-класса составляет 90 %, а осенью и зимой относительная численность модального Н-класса снижается до 60 %.

По ДН у взрослых самок в течение всего года доминирующим является П-класс, хотя его доля в популяции варьирует по сезонам от 55 % до 85 % (рис. 5, А). Доля особей Н-класса, наоборот, незначительна и не превышает 25 %, чаще – значительно ниже. Наибольшую сезонную динамику обнаруживает В-класс, доля которого варьирует в очень больших пределах существенно повышаясь от весны к лету, а затем резко снижаясь к осени. Следовательно, в данном случае сезонная динамика средних значений признаков определяется динамическим соотношением особей в П- и В-классах.

Сезонная динамика фенотипических классов по ДН у особей V копепоидитной стадии имеет характер, сходный с динамикой ДКЩ, но численность особей Н-класса в этом случае очень незначительна и изменение средних значений признака в течение всего года определяется соотношением особей в П- и В-классах (рис. 5, Б, В). При этом как у самок, так и у самцов в весенне-летний период доминируют особи В-класса, а летом и осенью – П-класса.

По ДН у самок IV копепоидитной стадии сезонная динамика определяется количеством особей, составляющих П-класс (рис. 5, Д). Его численность меняется от 65 % (лето) до 90 % (зима). Количество особей, входящих в состав двух остальных классов ни в одной сезонной пробе не поднимается выше 30 %, при этом В-особи отсутствуют зимой, а Н-особи – летом и осенью. У самцов IV копепоидитной стадии в течение весны, осени и зимы модальным является Н-класс, а летом этот статус принадлежит П-классу (рис. 5, Е). Особи В-класса встречаются только летом и их количество не превышает 25 %. Таким образом, сезонная динамика средних значений ДН у самцов IV копепоидитной стадии определяется соотношением особей Н- и П-классов.

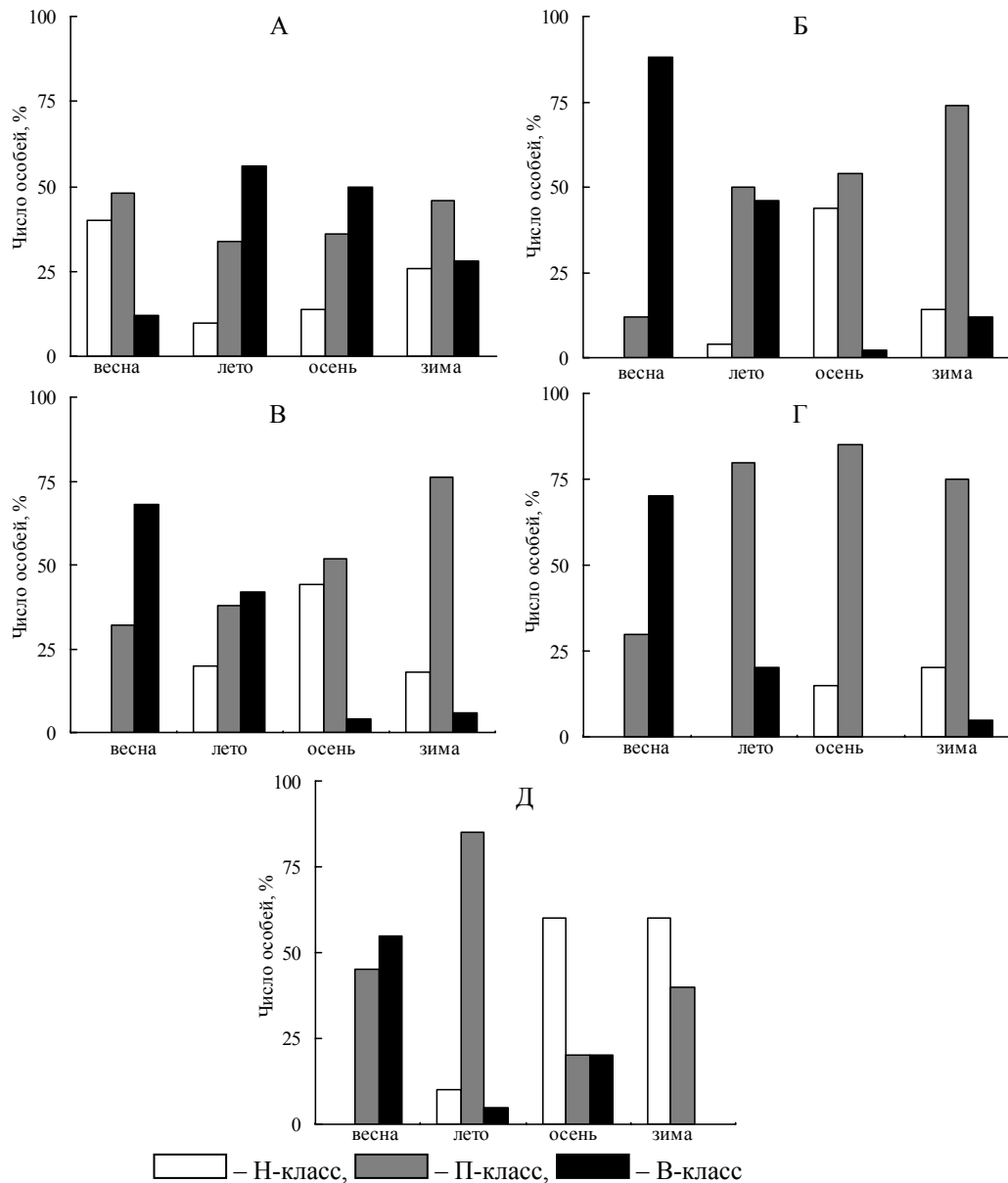


Рис. 4. Сезонная динамика фенотипической структуры по ДЦФ. А – самцы VI, Б – самки V, В – самцы V, Г – самки IV, Д – самцы IV

Обсуждение

Результаты наших исследований сезонной динамики особей различных половозрастных категорий по признаку ДЦФ можно рассматривать как подтверждение сведений о том, что взрослые самки весной мелкие, а летом – крупные, поскольку ДЦФ – это признак, в наибольшей степени связанный с размерами тела. Примерно такая же картина характерна для взрослых самцов и IV копепоидитной стадии. Однако наличие крупных особей V копепоидитной стадии в начале активного периода жизнедеятельности и мелких – в конце несколько

противоречит концепции зависимости размеров тела эпишуры от температуры развития на стадии науплий. Полученным результатам можно дать двойное объяснение. Во-первых, наличие в подлёдный период мелких взрослых особей и крупных рачков V копепоидитной стадии свидетельствует об «ускоренном» прохождении развития V стадии в этот сезон года. Вследствие этого превращение во взрослых особей не сопровождается существенным увеличением размеров тела.

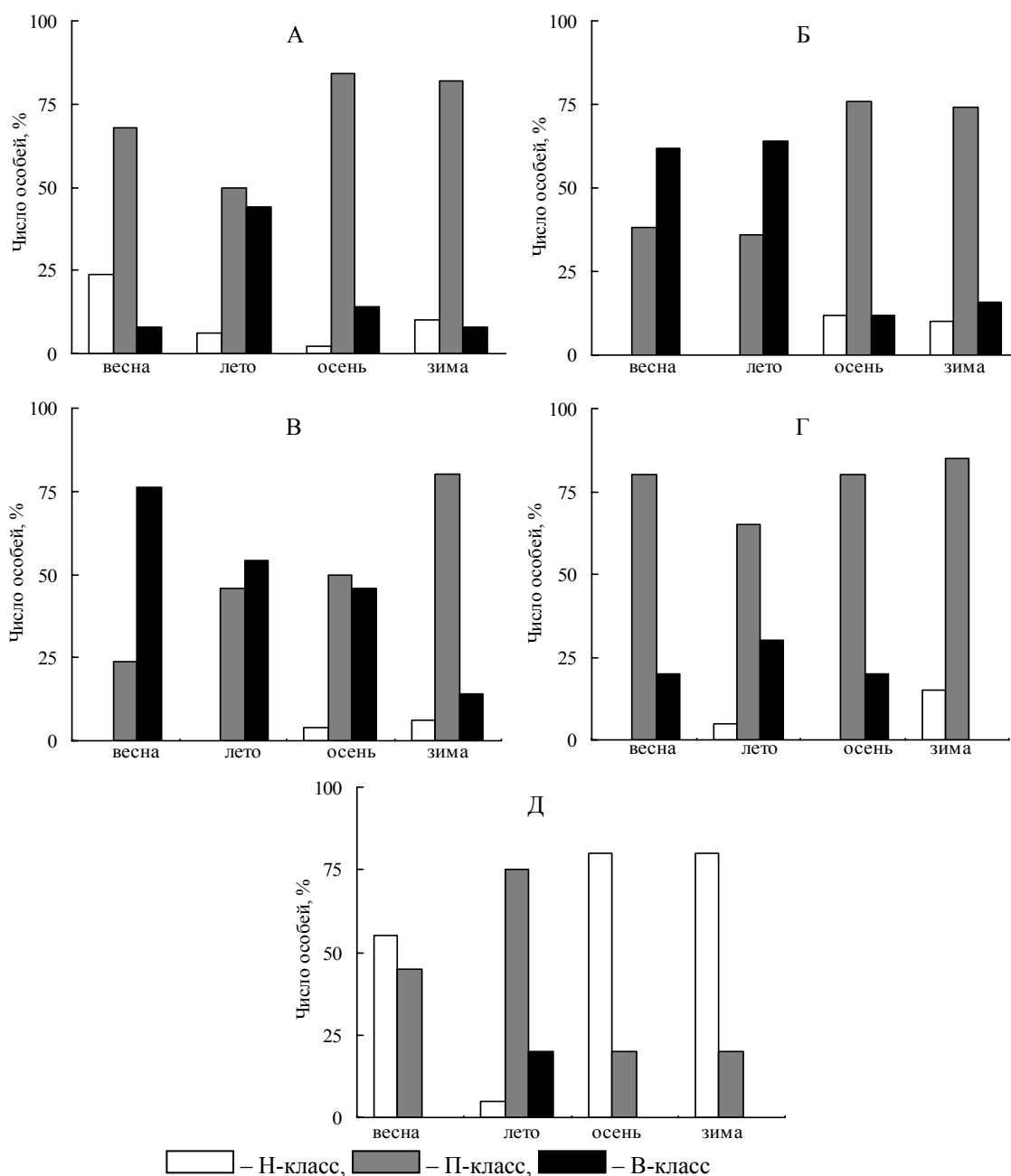


Рис. 5. Сезонная динамика фенотипической структуры по ДН. А – самки VI, Б – самки V, В – самцы V, Г – самки IV, Д – самцы IV

Во-вторых, в летний период, когда взрослые особи, особенно самки – крупные, они «выигрывают» конкуренцию за пищу у особей V копепоидитной стадии. Как результат, последние мельчают. Оба объяснения не противоречат друг другу и, на наш взгляд, могут рассматриваться как доказательства наличия сезонного отбора по размерам тела особей в изученной природной популяции байкальской эпишуры.

Каудальные щетинки играют важную роль в движении эпишуры. Следовательно длина этого органа может свидетельствовать об интенсивности миграций. Большая ДКЩ в весенне-летний период может рассматриваться как

показатель интенсивных суточных миграций. Малая ДКЩ в осенне-зимний период объясняется тем, что в это время эпишура погружается в глубинные горизонты и зимует, суточные миграции при этом прекращаются.

У взрослых самок ДН играет роль в размножении, поскольку его функция – удержание яйцевого мешка. Можно полагать, что чем длиннее орган, тем больше яиц может вмещать яйцевой мешок. Таким образом, самки весной и летом, обладая большей ДН, могут характеризоваться и большей плодовитостью, чем осенью и зимой, во время зимовки. Любопытно отметить, что весной размеры взрослых самок

(ДЦФ) мелкие и ДН большая, летом оба признака высокие, а осенью и зимой – низкие. Таким образом, если относительные размеры ДН могут сказываться на общей плодовитости, можно предположить, что весной эпишура имеет большую плодовитость, чем летом. Эти выводы в общем согласуются с данными литературных источников [1; 2; 7].

Признак ЧЩА обладает неясной физиологической функцией, во всяком случае, по сравнению с исследованными нами морфометрическими признаками эпишуры. Известно, что счётные признаки, по сравнению с мерными, обладают более чёткой генетической детерминацией [4]. Кроме того, у представителей других таксонов членистоногих, например, насекомых, эти признаки обладают более высокой изменчивостью [4]. Для ЧЩА у байкальской эпишуры, как видим, это нехарактерно. В этой связи можно полагать, что последовательное снижение ЧЩА в течение сезона активной жизнедеятельности у взрослых самок и особей V копепоидитной стадии можно рассматривать как сезонный отбор, отрицательно сопряжённый с динамикой ДЦФ.

Оценка фенотипической структуры по изученным признакам показывает, что её сезонная динамика статистически достоверна (исключая ЧЩА). Такая динамика определяет и сезонное изменение средних арифметических. При этом специфичной особенностью фенотипической структуры по каждому признаку является наличие классов, определяющих наблюдаемую картину сезонной динамики средних значений. Так, по признаку ДЦФ среди различных половозрастных категорий старших копепоидитных стадий *E. baicalensis* к определяющим классам можно отнести классы особей с промежуточными и низкими значениями признака. Для самок V и IV стадий важную роль в динамике играют особи II- и В-классов. Если учесть, что ДЦФ – признак, наиболее тесно связанный с размерами тела, то наши результаты находятся в некотором противоречии с данными Э. Л. Афанасьевой [2].

Согласно последним данным, статистическое распределение взрослых самок по общим размерам тела летом обладает бимодальностью, при которой количество особей с промежуточными размерами ничтожно мало, зато численность особей с мелкими и крупными размерами тела, наоборот, очень велика. Согласно нашим данным, количество особей с промежуточными размерами тела весьма существенно в течение всего года, сезонная дина-

мика размеров тела определяется изменением соотношения либо особей с мелкими и промежуточными размерами тела, либо перегруппировкой классов особей с промежуточными и крупными размерами тела. Следовательно, имеет место более «мягкий» сценарий изменения соотношения классов особей с различными размерами тела. С другой стороны, выше отмеченная бимодальность справедливо считалась важным аргументом в пользу утверждения о прямом влиянии экологических факторов, главным образом температуры, на сезонную динамику размеров тела [2; 8]. Отсутствие перерывов в распределении признака позволяет утверждать об отсутствии выраженного прямого воздействия сезонно меняющихся экологических факторов. Как существенное дополнение можно предложить влияние естественного отбора. В этом случае влияние температуры воды и характеристик фитопланктонного сообщества может быть двояким. В этом случае, с одной стороны, экологические факторы могут прямо воздействовать на особей, влияя на динамику количественных признаков путём модификаций, а с другой – являться селективными факторами, приводящими к изменению средних размеров особей в популяции [10].

Специфической чертой фенотипической структуры по ДКЩ, в отличие от ДЦФ, является существенно большее количество особей с высокими значениями признака, хотя и в этом случае бимодальность в распределении признака также отсутствует, а вклад особей с промежуточными значениями в сезонную динамику фенотипической структуры весьма существен. Если наша гипотеза о селективном влиянии температуры и пищевых ресурсов на размеры тела является справедливой, то доминирование рачков Н-класса по ДЦФ, а В-класса по ДКЩ можно интерпретировать как отбор в пользу мелких особей с длинной каудальной щетинкой. Такие морфологические особенности, на наш взгляд, являются выгодными при необходимости преодолевать большие расстояния во время вертикальных пищевых миграций.

Особенности фенотипической структуры по ДН и её сезонной динамики в общих чертах повторяют основные особенности, отмеченные для ДЦФ и ДКЩ, но при этом признак мало изменчив и сезонная динамика по нему выражена довольно слабо.

Заключение

Представленные сведения позволяют предполагать, что характер влияния экологических факторов на сезонную динамику комплекса количественных морфологических признаков может быть двояким. С одной стороны, эти факторы могут действовать прямо, влияя на скорость развития организма за счёт модификационных эффектов. Именно такой механизм долгое время считался единственно возможным [1; 2; 7]. Однако, учитывая специфический характер сезонной динамики отдельных признаков у особей разных половозрастных категорий, приходится признать, что это влияние в значительной мере подвержено случайным флуктуациям и на его основе трудно объяснить закономерное, из года в год повторяющееся сезонное изменение размеров тела взрослых особей. Таким образом, селективное влияние экологических факторов на сезонную динамику количественных морфологических признаков также следует признать весьма вероятным.

Работа поддержана грантом Минобробразования РФ № 14.В37.21.1252 по теме «Анализ и прогноз состояния экосистемы озера Байкал в условиях глобальных изменений» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг.

Литература

1. Атлас и определитель пелагиобиев Байкала (с краткими очерками по их экологии) / О. А. Тимошкин [и др.]. – Новосибирск: Наука, Сиб. издат. фирма РАН, 1995. – 694 с.
2. Афанасьева Э. Л. Биология байкальской эпишуры / Э. Л. Афанасьева. – Новосибирск: Наука, 1977. – 144 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. Ермаков Е. Л. Сезонная динамика структуры природной популяции *Drosophila melanogaster* Mg. : дис. ... канд. биол. наук / Е. Л. Ермаков; Иркут. гос. ун-т. – Иркутск, 2000. – 176 с.

5. Ермаков Е. Л. Влияние трофических условий на сезонную динамику популяционной структуры и численности в южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars / Е. Л. Ермаков, О. О. Русановская, Г. И. Кобанова // Изв. ИГУ, Сер. Биология. Экология. – 2009. – Т. 2, № 2. – С. 87–90.

6. Ермаков Е. Л. Оценка сезонной динамики численности и возрастной структуры южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars с использованием дисперсионного анализа / Е. Л. Ермаков // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18, № 1. – С. 51–58.

7. Кожова О. М. Экологический мониторинг озера Байкал / О. М. Кожова, А. М. Бейм. – Новосибирск: Наука, 1993. – 350 с.

8. Наумова Е. Ю. Жизненные циклы и морфология представителей рода *Epischura* Forbes, 1882 (Copepoda: Calanoida): автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. Ю. Наумова; Лимнол. ин-т СО РАН. – Иркутск, 2006. – 23 с.

9. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.

10. 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.

11. 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.

12. Morphological analysis of some cryptic species in the *Acanthocyclops vernalis* species complex from North America / S. I. Dodson [et al.] // Hydrobiologia. – 2003. – Vol. 500. – P. 131–143.

13. Belmonte G. Copepod fauna (Calanoida and Cyclopoida) in small ponds of the Pollino National Park (South Italy), with notes on seasonality and biometry of species / G. Belmonte, G. Alfonso, S. Moscatello // J. Limnol. – 2006. – Vol. 65, N 2. – P. 107–113.

Seasonal dynamics of phenotypic structure on quantitative morphologic traits in different age-sex categories of *Epischura baicalensis*

E. L. Ermakov, O. O. Rusanovskaya

Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. Seasonal dynamics of antennal bristles number (ABN), cephalothorax length (CL), caudal chaeta length (CCL) and the fifth pair swimming legs length (FPSLL) in females and males *E. baicalensis* VI, V and IV copepodites stages was study. Under this, throughout sex dimorphism CCL in adult females and FPSLL in adult males were not accessed. It was shown, that, with except ABN in adult males and specimen both sexes of V copepodites stages, seasonal dynamics was statistical significance. On every trait and age-sex category a seasonal changing have a specific character. The access of phenotypic structure presence of two classes (L and H) on ABN and three classes (L, M and H) on morphometric traits were shown. L-classes were consisted the specimen with low values of trait, M-classes – with medium and H-classes – with high. Seasonal dynamics on ABN was determined by transformation of individual number in L- and H-classes, on morphometric traits individual number in M-class a play important

rule. A possibility of influence on obtaining seasonal dynamics natural selection on set quantitative morphological traits was discussed.

Key words: phenotypic structure, seasonal dynamics, quantitative morphologic traits, cephalothorax, antennal bristles, caudal chaeta, swimming legs, epischura, Baikal.

Русановская Ольга Олеговна
Иркутский государственный университет
664011, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
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

Ермаков Евгений Леонидович
Научно-исследовательский институт
биологии 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 Leonidovich
Irkutsk State University
Research Institute for Biology
3 Lenin St., Irkutsk, 664003
Ph. D. in Biology,
senior research scientist
phone: (3952)24-30-77
E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru