

Оценка сезонной динамики численности и возрастной структуры южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars с использованием дисперсионного анализа

Е. Л. ЕРМАКОВ

Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском госуниверситете
664003, Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24
E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru

АННОТАЦИЯ

По материалам ежедекадных сборов зоопланктонных проб в слое воды 0–250 м в течение 2001–2004 гг. исследовалась сезонная динамика численности и возрастной структуры природной популяции *Epischura baicalensis* Sars, 1900 (Copepoda, Calanoida) из Южного Байкала. Дисперсионным анализом установлена статистическая достоверность сезонных изменений численности и соотношения науплиусов, копеподитов и взрослых. Методом редукции выборки идентифицировано три фазы популяционного цикла: рост, пик и депрессия численности, соответствующие трем биологическим сезонам. Обсуждается важность полученных данных для изучения механизмов регуляции численности популяции *E. baicalensis*.

Ключевые слова: озеро Байкал, зоопланктон, дисперсионный анализ, численность, популяция.

При исследовании динамики численности и возрастной структуры популяций, а также факторов, их определяющих, в экологии можно выделить два подхода: биоценотический (экосистемный) и популяционный [1–2].

В рамках биоценотического подхода исследователи связывают факторы, описывающие состояние среды обитания популяции, с отдельными популяционными параметрами, в том числе численностью и возрастной структурой [3–7]. Как следствие, эти показатели анализируются изолированно друг от друга, что существенно затрудняет объективную оценку сезонной периодичности. Именно такой подход традиционно доминирует у байкаловедов при анализе сезонной динамики численности и возрастной структуры популяций *Epischura baicalensis* Sars, 1900 (Copepoda, Calanoida) [8–17].

Популяционное направление рассматривает показатели численности и структуры популяции, в том числе возрастной, с точки зрения их взаимовлияния и функциональной взаимосвязи в общей системе механизмов регуляции колебаний численности [1, 18]. Это означает, что выделение сезонных периодов (биологических сезонов) в отношении отдельных популяций должно основываться на комплексном анализе нескольких (как минимум двух) популяционных параметров. Их синхронное изменение и должно быть критерием смены сезонов в жизни популяции. Поскольку сезонная динамика численности популяций беспозвоночных в умеренных широтах характеризуется общими закономерностями [1, 19], можно выдвинуть предположение, что биологические сезоны *E. baicalensis* соответствуют трем фазам популяционного

сезонного цикла этого организма: роста пика и депрессии.

Ключом к успешному решению данной проблемы ввиду ее сложности и слабой изученности становится усовершенствование существующих и разработка новых статистических методов и подходов к оценке популяционных показателей.

Поэтому в настоящей работе предпринята попытка оценить сезонную динамику численности и возрастной структуры южно-байкальской природной популяции *E. baicalensis* с помощью дисперсионного анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом данного исследования стали сезонные зоопланктонные пробы, которые отбирали ежедекадно (в течение 2001–2004 гг., кроме периодов ледостава) в пелагиали Южного Байкала на станции № 1 НИИ биологии, расположенной в пос. 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 глубиной 800 м. Всего проанализировано 116 сезонных выборов.

Отлов осуществляли сетью Джели с диаметром входного отверстия 37,5 см, ячеи – 0,099 мм [14], после чего организмы наркотизировали карбонизированной водой и фиксировали в 4%-м растворе формальдегида.

Общеизвестно, что существуют объективные причины, приводящие к возникновению многочисленных погрешностей при оценке численности и структуры популяции зоопланктонтов [13], значительных даже при отлове с помощью самых современных методов и приспособлений [20–22]. В отношении *E. baicalensis* это связано с репрезентативностью выборки популяции при облове поверхностного 250-метрового слоя и ошибки из-за недолюбов младших науплиальных стадий сетью с диаметром ячеи более 0,080 мм [8, 13–15]. Для минимизации указанных ошибок в рамках настоящего исследования проведено модифицирование процедуры учета численности зоопланктона по результатам камеральной обработки проб.

Как известно [16], для учета реальной численности зоопланктона берется сумма подсчетов пробы, которая затем преобразуется в единицы численности:

$$X = \frac{\Sigma N \cdot V \cdot 9}{\Sigma N \cdot 1000}, \quad (1)$$

где X – реальная численность по всем подсчетам; ΣN – сумма организмов во всех подсчетах; ΣV – сумма объемов порций по всем подсчетам; V – объем пробы; 9 – кратность площади, вырезаемой сетью с диаметром входного отверстия 37,5 см к 1 м²; 1000 – коэффициент перевода в тыс. экз.

В этом случае совершенно игнорируется наличие случайной изменчивости, что является одной из методологических проблем современных отечественных экологических исследований [23]. Мы модифицировали формулу (1) таким образом, чтобы получить реальную численность по каждому подсчету отдельно, что позволяет учитывать случайную изменчивость между подсчетами:

$$x_i = \frac{n_i \cdot V \cdot 9}{v_i \cdot 1000}, \quad (2)$$

где x_i – реальная численность i -го подсчета; n_i – количество организмов в i -м подсчете; v_i – объем порции i -го подсчета; остальные обозначения – как и в формуле (1).

Эта простая модификация выводит оценку численности популяции на качественно новый уровень, вполне отвечающий общепризнанным статистическим стандартам. В настоящей работе учитывали результаты двух подсчетов организмов в каждой сезонной пробе.

Для оценки численности *E. baicalensis* обычно используется размерность экз./м² [14, 15], однако этот показатель дает очень высокие значения численности и, как следствие, завышает уровень ее реальной сезонной изменчивости [24, 25]. Поэтому в настоящей работе использован показатель экз./м³ [8, 15]. Специфика расчета используемого показателя позволяет избавиться от изменчивости численности эпишуры из-за вертикальных миграций данного зоопланктона [8, 13, 14, 26, 27], поскольку исследование этого фактора в задачи работы не входило.

При оценке возрастной структуры южно-байкальской популяции *E. baicalensis* не учитывали численность младших возрастных стадий (оргонауплий), так как данная возрастная категория характеризуется резкими и труднообъяснимыми скачками численности, вплоть до полного отсутствия организмов. Возможно, что эти колебания связаны с низ-

кой выживаемостью и продолжительностью развития ортонауплий [17, 21] что, в свою очередь, ограничивает функциональную значимость этой возрастной категории в популяционных процессах. Поэтому для решения задач настоящего исследования принималось допущение, что возрастная группа науплий состоит только из метанауплиусов.

Возрастная структура в настоящей работе рассматривалась как состоящая из трех возрастных групп: науплий, копеподитов и взрослых, соответствующих трем главным этапам индивидуального развития рачка. Эти группы формировали путем суммирования численности особей всех метанауплий, копеподитов и взрослых рачков, учтенных в данной пробе. Детальный анализ, когда в качестве отдельных структурных компонентов оценивается численность рачков каждой науплиальной, копеподитной стадий, а также взрослых самок и самцов, по-видимому, мало перспективен для выявления генеральных тенденций, характерных для сезонных перестроек возрастной структуры.

Результаты обработаны дисперсионным анализом [25], методом редукции выборки [18, 28] с использованием программы Microsoft Excel 2007 © Корпорация Майкрософт (Microsoft Corporation).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящем исследовании применяли двухфакторную схему дисперсионного анализа со взаимодействием, в которой фактор “проба” оценивал дисперсию отобранных проб по общей численности рачка, фактор “стадия” – дисперсию численности науплиусов, копеподитов и взрослых особей, и взаимодействие, отражающее дисперсию изменения количественного соотношения рачков разных возрастных стадий в разных пробах.

Оказалось, что за четыре года дисперсия по обоим факторам и их взаимодействию с высокой достоверностью отличалась от случайной ($P < 0,001$). Другими словами, анализ фактора “проба” показал, что численность популяции весьма существенно изменяется по сезонам, а результаты по фактору “стадия” свидетельствуют о достоверных различиях численности рачков различных воз-

растных стадий в исследованный 4-летний период.

Наиболее интересным результатом было обнаружение статистически значимого взаимодействия факторов “проба – стадия”, поскольку оно свидетельствует о зависимости изменения соотношения численности различных возрастных стадий рачка от даты взятия проб (табл. 1).

Для выделения качественных различий характера установленной взаимосвязи использовали метод редукции выборки. Он разработан для оценки сезонной динамики структуры природной популяции дрозофилы и дафнии по количественным признакам [28, 29]. Суть метода такова. Вначале данные за четыре года объединяли и подвергали дисперсионному анализу по описанной выше схеме, чтобы убедиться в достоверности взаимодействия после объединения годовых выборок. Процедура объединения данных различных лет позволяет установить общую шкалу за весь исследуемый отрезок времени, что увеличивает объективность метода. После этого все сезонные пробы ранжировали по определенному показателю, который должен соответствовать двум критериям. Во-первых, он должен отражать дисперсию по исследуемому фактору в рамках выбранной схемы дисперсионного анализа, т. е. по взаимодействию “проба – стадия”. Во-вторых, этот показатель должен быть универсальным для решения поставленных в исследовании задач. В данном случае он должен иметь отношение и к общей численности популяции, и к ее возрастной структуре. Именно поэтому выбрано относительное количество (доля от общей численности популяции, %) особей науплиальных стадий. С одной стороны, количество науплиусов является неотъемлемым элементом возрастной структуры и круглый год составляет значительную часть общей численности популяции [15, 30], с другой – этот показатель косвенно может отражать темпы репродукции популяции [8, 15].

На следующем этапе из общего массива данных удаляли пробы с высокими и низкими значениями доли науплиусов и вновь подвергали редуцированную выборку дисперсионному анализу. Эту операцию следует повторять до тех пор, пока в оставшемся пос-

Дисперсионный анализ численности и возрастной структуры в южно-байкальской природной популяции *E. baicalensis*

Год	Источник изменчивости	SS	df	MS	F
2001	Общая	40 378 046	260	155 300	–
	Проба	16 584 753	28	592 313	17,14 ***
	Стадия	6 403 663	2	3 201 831	15,76 ***
	Взаимодействие	11 377 280	56	203 166	5,88 ***
	Случайная	6 012 351	174	34 554	–
2002	Общая	48 187 222	242	199 121	–
	Проба	11 484 337	26	441 705	6,90 ***
	Стадия	11 541 348	2	5 770 674	20,28 ***
	Взаимодействие	14 798 029	52	284 577	4,45 ***
	Случайная	10 363 508	162	63 972	–
2003	Общая	13 771 714	269	51 196	–
	Проба	3 889 210	29	134 111	15,78 ***
	Стадия	2 262 101	2	1 131 051	10,95 ***
	Взаимодействие	5 989 121	58	103 261	12,15 ***
	Случайная	1 631 282	192	8496	–
2004	Общая	21 192 557	269	78 783	–
	Проба	6 355 634	29	219 160	18,35 ***
	Стадия	4 420 727	2	2 210 364	15,51 ***
	Взаимодействие	8 265 885	58	142 515	11,93 ***
	Случайная	2 293 248	192	11 944	–

Примечание. *** – $P < 0,001$.

ле редукции массиве взаимодействие “проба – стадия” станет недостоверным. Затем необходимо подвергнуть дисперсионному анализу отсеченные группы проб с высокой и низкой долей науплиусов. Если в них взаимодействие факторов окажется недостоверным, то делается вывод о наличии трех качественно различных групп (классов) сезонных проб, что и получилось в действительности.

Итак, после обработки данных вышеуказанным методом оказалось, что сезонные пробы за исследованный четырехлетний период по доле науплиусов группируются в три класса: с высоким (В-класс), промежуточным (П-класс) и низким (Н-класс) относительным количеством рачков науплиальных стадий. Затем сезонные пробы, принадлежащие к каждому классу, распределили по годам, чтобы сравнить показатели возрастной структуры и численности проб из разных классов по каждому году отдельно. Кроме того, с помощью этой операции предполагалось выяснить, охватывают ли пробы, составляющие определенный выделенный класс, один и тот же сезон в течение всех четырех лет или подобная закономерность отсутствует. Для этого распределенные по каждому году груп-

пы проб, входящих в состав В-, П- и Н-классов, протестировали по следующим показателям: общая численность популяции; соотношение (%) науплиусы/копеподиты и относительное количество взрослых рачков (доля от общей численности популяции, %), а также определили принадлежность проб к сезонам года. Результаты сведены в табл. 2.

Как видно из таблицы, каждый выделенный класс в пределах соответствующего года характеризуется специфической возрастной структурой и численностью и приурочен к определенному сезону. Так, пробы В-класса с высоким относительным количеством науплиусов обладают также высоким относительным количеством взрослых особей, но небольшим относительным количеством копеподитов и низкой общей численностью популяции. Все они взяты в зимне-весенний период – с января по апрель. Пробы с промежуточным относительным количеством науплиусов (П-класс) характеризуются низким относительным количеством взрослых особей, но высокой численностью популяции и промежуточным относительным количеством особей копеподитных стадий. Эти пробы отобраны с мая по сентябрь. Пробы, вошедшие в Н-класс,

Сезонная динамика возрастной структуры и численности южно-байкальской природной популяции *E. baicalensis* за 2001–2004 гг.

Год	Класс проб	Общая численность популяции, тыс. экз./м ³	Соотношение, %		Относительное кол-во взрослых, % от общей	Сезон года
			науплиусов	копеподитов		
2001	В	2,02 ± 0,121	86,40 ± 1,827	13,60 ± 1,827	22,61 ± 1,599	Зима-весна
	П	7,37 ± 0,722	48,91 ± 2,231	51,09 ± 2,231	8,59 ± 1,061	Весна-лето
	Н	3,01 ± 0,382	32,73 ± 3,093	67,27 ± 3,093	9,95 ± 0,928	Осень-зима
2002	В	2,78 ± 0,486	83,59 ± 6,351	16,41 ± 6,351	13,03 ± 1,599	Зима-весна
	П	4,99 ± 0,477	58,13 ± 3,161	41,87 ± 3,161	5,00 ± 0,729	Весна-лето
	Н	2,44 ± 0,243	24,83 ± 2,022	75,17 ± 2,022	5,55 ± 0,567	Осень-зима
2003	В	0,78 ± 0,055	74,09 ± 2,788	25,91 ± 2,788	37,95 ± 2,867	Зима-весна
	П	10,36 ± 1,566	45,79 ± 3,776	54,21 ± 3,776	3,67 ± 0,506	Весна-лето
	Н	1,86 ± 0,207	27,90 ± 2,201	72,10 ± 2,201	3,72 ± 0,312	Осень-зима
2004	В	2,02 ± 0,207	69,29 ± 2,163	30,71 ± 2,163	28,27 ± 1,779	Зима-весна
	П	3,38 ± 0,355	52,42 ± 1,797	47,58 ± 1,797	8,21 ± 0,533	Весна-лето
	Н	2,93 ± 0,240	16,98 ± 0,990	83,02 ± 0,990	10,92 ± 0,950	Осень-зима

по всем протестированным показателям имеют низкие значения, только относительное количество копеподитов высокое. Материал этих проб отлавливали в осенне-зимний период с октября по декабрь. Важно подчеркнуть, что специфические особенности возрастной структуры, численности и сезона, свойственные каждому из трех выделенных классов проб, повторяются из года в год на протяжении всего исследованного четырехлетнего периода.

Статистическим методом, широко используемым для оценки параметров временных рядов, в том числе по популяционным показателям, в гидробиологии является корреляционный анализ [31–33]. Не отрицая очевидных достоинств этого метода, допустимо предположить, что использование дисперсионного анализа может оказаться не менее перспективным.

Дисперсионный анализ хорошо зарекомендовал себя в популяционных исследованиях гидробионтов по количественным признакам [29, 34, 35]. Поскольку эти исследования являются экспериментальными, то в них можно учесть довольно жесткие требования, предъявляемые дисперсионным анализом к структуре материала. Напротив, при натуральных исследованиях эти требования обеспечить значительно труднее, тем не менее работы такие есть, и посвящены они структурному анализу сообществ, в том числе зоопланктонных [30, 36, 37]. Следовательно, объек-

тивных причин, препятствующих использованию дисперсионного анализа при исследовании временной динамики структуры популяции зоопланктона, по-видимому, не существует. Между тем среди работ, посвященных сезонной динамике байкальского зоопланктона, примеров использования этого метода обнаружить не удалось.

Как показывают результаты настоящего исследования, применение дисперсионного анализа и метода редукции выборки для оценки сезонной динамики численности и возрастной структуры южно-байкальской популяции эпишуры оказалось весьма продуктивным. Из литературных данных [8, 13, 15] известно, что *E. baicalensis* обладает двумя максимумами численности и размножения: зимне-весенним и летним, а также двумя периодами, в течение которых размножение прекращается: весной во время весенней гомотермии и поздней осенью и зимой, когда рачок зимует. Следовательно, в этом случае можно говорить о четырех биологических сезонах, характеризующихся специфическими популяционно-биологическими показателями. С использованием дисперсионного анализа и метода редукции выборки выделено лишь три класса зоопланктонных проб, что свидетельствует в пользу наличия только трех биологических сезонов. Так, В- и П-классы можно отождествить с зимне-весенним и летним максимумами численности и репродукции соответственно, а Н-класс – с периодом зимовки рачка.

Кроме этого, существующая в байкаловедческой литературе характеристика этих периодов является недостаточной, когда речь идет о популяционных механизмах адаптации к сезонной смене условий жизни. Известно, что у мелких членистоногих, живущих в умеренных широтах, эти механизмы функционируют благодаря сезонной смене популяционной структуры по целому комплексу популяционных и биологических показателей [1, 18, 19]. Весной, сразу после диапаузы, структура популяции должна обеспечить быстрый рост и восстановление численности после неблагоприятного периода. Летом популяция достигает максимума численности и проблемой становится ее стабилизация, направленная на снижение риска резкой депопуляции. Наконец, осенью популяция готовится к диапаузе и ее численность постепенно снижается [18, 19]. Эти три периода годового популяционного цикла можно обозначить как фазы роста, пика и депрессии соответственно. Свойственны ли они южно-байкальской популяции эпишуры?

Для ответа на этот вопрос целесообразно проанализировать литературные данные по интенсивности размножения *E. baicalensis*, поскольку это один из ключевых показателей, формирующих стратегию регуляции численности популяции и определяющих последовательную смену фаз популяционного цикла. Для его оценки используют два подхода: прямой – подсчет индивидуальной плодовитости самок и косвенный – анализ динамики соотношения особей различных возрастных стадий. Поскольку байкальская эпишура весьма требовательна к условиям лабораторного содержания, то возможности использования прямого подхода в отношении

данного организма ограничены. Однако из литературных данных [13, 19] известно, что индивидуальная плодовитость самок складывается как минимум из трех показателей: количества яиц в яйцевом мешке (7–60), количества яйцевых мешков, произведенных самкой в течение жизни (от 1–2 до 9–10), и частоты пометов зимой и летом (через 10 и 20 сут соответственно). Эти данные не дают ясного ответа на поставленный вопрос, но и не содержат неоспоримых доказательств отсутствия сезонной динамики индивидуальной плодовитости самок *E. baicalensis*.

Для косвенной оценки интенсивности размножения удобно использовать динамику соотношения особей разных возрастных стадий, при этом численность одних положительно связывают с искомым показателем, численность других – отрицательно. Так, согласно литературным сведениям [8, 19], возрастание количества науплиусов свидетельствует об увеличении интенсивности размножения. Между численностью особей копепоидитных стадий и интенсивностью размножения должна, вероятно, существовать отрицательная взаимосвязь, поскольку увеличение численности копепоидитов обычно происходит после снижения численности науплий [8, 13, 19].

Если эти предположения верны, то весной, в фазе роста, возрастная структура популяций *E. baicalensis* должна характеризоваться высокой численностью науплиусов и низкой – копепоидитов; в фазе пика (летом) доля науплиусов сокращается, а копепоидитов возрастает; в фазе депрессии (осенью) количество науплиусов должно быть минимальным, а копепоидитов – максимальным в течение года. Именно такими показателями возрастной структуры характеризуются В-,

Т а б л и ц а 3

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

Показатель	Фазы популяционного цикла и соответствующие им сезоны		
	Рост, зима–весна	Пик, весна–лето	Депрессия, осень–зима
Общая численность, тыс. экз./м ³	1,9	6,5	2,6
Соотношение науплиусы: копепоидиты	9 : 1	3 : 2	1 : 2
Доля взрослых особей от общей численности, %	25,5	6,4	7,5

П р и м е ч а н и е. Данные усреднены по четырем годам и для удобства округлены: доля – до десятых, соотношение – до единиц.

П- и Н-классы зоопланктонных проб, выделенные в этом исследовании (см. табл. 2), поэтому они могут быть идентифицированы как фазы роста, пика и депрессии соответственно (табл. 3). Итак, популяционные показатели, представленные в табл. 3, свидетельствуют, что южно-байкальская природная популяция эпишуры характеризуется наличием трех последовательных фаз популяционного цикла, обладающих специфической возрастной структурой и сменяющих друг друга при сезонном изменении условий жизни. Таким образом, сезонные перестройки возрастной структуры можно рассматривать как один из факторов регуляции численности в южно-байкальской популяции *E. baicalensis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование модифицированной методики учета популяционных показателей, а также дисперсионного анализа и метода редукции выборки при оценке сезонной динамики возрастной структуры и численности позволило идентифицировать в южно-байкальской природной популяции *E. baicalensis* три фазы популяционного цикла: рост, пик и депрессию численности, соответствующие трем биологическим сезонам.

Автор выражает глубокую и искреннюю признательность Л. Р. Измestьевой, Е. А. Зилу, Е. В. Пислегиной и Д. Е. Гаврикову за прочтение рукописи и высказанные критические замечания, существенно повысившие ее качество. Автор также благодарен всем сотрудникам лаборатории гидробиологии НИИ биологии при ИГУ за доброжелательное отношение и ценные рекомендации, без чего успешное завершение работы над статьей было бы невысказано.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
3. Auclair J. C., Frenette J. J., Dodson J. J. Zooplankton community structure in southwestern Quebec lakes: the roles of acidity and predation // *Plankton Res.* 1993. Vol. 15, N 10. P. 1103–1128.
4. Cartes J. E., Sorbe J. C. Aspects of population structure and feeding ecology of the deep-water mysid *Boreomysis arctica*, a dominant species in western Mediterranean slope assemblages // *J. Plankton Res.* 1998. Vol. 20, N 12. P. 2273–2290.
5. Valet C., Dauvin J.-C. Spatio-temporal changes of the near-bottom mesozooplankton from the English Channel // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 2004. Vol. 84, N 3. P. 539–546.
6. Rowlands W. L., Dickey-Collas M., Geffen A. J., Nach R. D. M. Abundance *Metridia lucens* in the western Irish Sea // *Ibid.* P. 617–618.
7. Nishibe Y., Ikeda T. Vertical distribution, population structure and life cycles of four species oncaeid copepods in the Oyashio region, western subarctic Pacific // *Mar. Biol.* 2007. Vol. 150, N 4. P. 609–625.
8. Наумова Е. Ю. Жизненные циклы и морфология представителей рода *Epischura* Forbes, 1882 (Copepoda: Calanoida): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2006. 23 с.
9. Максменко С. Ю., Земская Т. И., Наумова Е. Ю., Мельник Н. Г. Анализ микробного сообщества желудка байкальского эндемика *Epischura baicalensis* с помощью флуоресцентной *in situ* гибридизации // *Гидробиол. журн.* 2008. Т. 44. № 5. С. 78–82.
10. Кожова О. М., Бейм А. М. Экологический мониторинг озера Байкал. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1993. 350 с.
11. Дзюба Е. В., Мельник Н. Г., Наумова Е. Ю. Спектры питания молоди длиннокрылой широколобкой *Cototomephorus inermis* (Cottidae) в озере Байкал // *Вопр. ихтиологии.* 2000. Т. 40, № 3. С. 21–24.
12. Измestьева Л. Р. Зоопланктон пелагиали Южного Байкала в районе антропогенного воздействия: материалы конф. «Проблемы экологии: чтения памяти проф. М. М. Кожова». Новосибирск, 1998. С. 58–60.
13. Тимошкин О. А., Мазепова Г. Ф., Мельник Н. Г. и др. Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1995. 694 с.
14. Павлов Б. К., Пислегина Е. В. Оценка состояния популяций *Epischura baicalensis* Sard в озере Байкал при осуществлении экологического мониторинга: материалы 1-го междунар. симп. «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран». Новосибирск, 2004. С. 120–123.
15. Афанасьева Э. Л. Биология байкальской эпишуры. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1977. 144 с.
16. Кожова О. М., Мельник Н. Г. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1978. 51 с.
17. Мельник Н. Г. Многолетняя динамика ортонауплиусов эпишуры в озере Байкал // *Ритмика природных явлений: тез докл. к III Всесоюз. совещ. Л.*, 1976. С. 155–156.
18. Гречаный Г. В., Никитин А. Я., Корзун В. М., Сосунова И. А. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций. Иркутск: Иркут. гос. ун-т, 2004. 302 с.
19. Чернышев В. Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 297 с.
20. Williamson C. E., Sanders R. W., Moeller R. E., Stutzman S. L. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory // *Limnol. Oceanogr.* 1996. Vol. 41, N 2. P. 224–233.
21. Halliday N. C., Coombs S. H., Smith C. A comparison of LHPR and OPC data from vertical distribution

- sampling of zooplankton in a Norwegian fjord // Sarsia. 2001. Vol. 86. P. 87–99.
22. Broughton E. A., Lough R. G. A direct comparison of MOCNESS and Video Plankton Recorder zooplankton abundance estimates: Possible application for augmenting net sampling with video system // Deep-Sea Res. Pt 2. 2006. Vol. 53, N 23–24. P. 2789–2807.
 23. Козлов М. В. Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 4. С. 292–307.
 24. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. школа, 1973. 320 с.
 25. Никитин А. Я., Сосунова И. А. Анализ и прогноз временных рядов в экологических наблюдениях и экспериментах. Иркутск: Изд-во ИГПУ, 2003. 81 с.
 26. Jung J., Hohnowski C., Jenkins H. et al. Суточные вертикальные миграции байкальского зоопланктона и их связь с размерами зоопланктов: материалы 1-го Междунар. симп.: “Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран”. Новосибирск, 2004. С. 131–140.
 27. Тереза Е. П., Дзюба Е. В., Наумова Е. Ю. и др. Зимнее вертикальное распределение и суточные миграции зоопланктона и ихтиопланктона в Южном Байкале: тез. докл. Междунар. конф. “Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами”. Улан-Удэ; Улан-Батор, 2004. Т. 1. С. 187–188.
 28. Гречаный Г. В., Ермаков Е. Л., Сосунова И. А. Популяционная структура дрозифилы по количественным мерным признакам и ее сезонное изменение // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, № 1. С. 39–51.
 29. Ермаков Е. Л., Питулько С. И., Корзун В. М., Гречаный Г. В. Генотипическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особи на изменение количества корма // Генетика. 2010. Т. 46, № 2. С. 239–248.
 30. Ponyi J. E., Peter I. H., Zankai N. P. Daily changes in population structure and production of *Eudiapomus gracilis* (G.O. Sars) (Copepoda, Calanoida) during summer in a shallow lake (Balaton, Hungary) // J. Plankton Res. 1982. Vol. 4, N 4. P. 913–926.
 31. Мельник Н. Г. Закономерности изменения численности эпишуры в озере Байкал, выявленные методом главных компонент // Проблемы прогностических исследований природных явлений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. С. 118–123.
 32. Maynou F., Olivar M. P., Emelianov M. Patchiness and spatial structure of the early developmental stages of clupeiforms in the NW Mediterranean Sea // J. Plankton Res. 2008. Vol. 30, N 3. P. 873–883.
 33. Lewis W. M. Jr. Comparison of temporal and spatial variation in the zooplankton of a lake by means of variance components // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 666–671.
 34. Reis-Santos P., McCormick S. D., Wilson J. M. Ionoregulatory changes during metamorphosis and salinity exposure of juvenile sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) // J. Exp. Biol. 2008. Vol. 211, N 10. P. 978–988.
 35. Belmonte G., Pati A. C. Hatching rate and diapause duration in eggs of *Paracartia latisetosa* (Copepoda: Calanoida) // J. Plankton Res. 2007. Vol. 29, N 1. P. 139–147.
 36. Bergfur J., Johnson R. K., Sandin L. et al. Effects of nutrient enrichment on boreal streams: invertebrates, fungi and leaf-litter breakdown // Freshwater biology. 2007. Vol. 52, N 10. P. 1618–1633.
 37. Matthews B., Mazunder A. Compositional and interlake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures // Limnol. Oceanogr. 2003. Vol. 48, N 5. P. 1977–1987.

Estimation of the Seasonal Dynamics of Abundance and Age Structure of the Southern Baikal Population of *Epischura baicalensis* Sars Using Variance Analysis

E. L. ERMAKOV

*Research Institute of Biology at the Irkutsk State University
664003, Irkutsk, Lenin str., 3, p/b 24
E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru*

On the basis of the data obtained in collecting the zooplankton samples for 10-day periods in water layer 0–250 m during the years 2001–2004, the seasonal dynamics of abundance and age structure of the natural population of *Epischura baicalensis* Sars, 1900 (Copepoda, Calanoida) from Southern Baikal was investigated. It was established by means of variance analysis that the seasonal changes of abundance and relations between nauplius, copepodites and mature individuals are statistically significant. By means of sample reduction, three phases of the population cycle were identified: growth, peak, and depression of abundance, corresponding to the three biological seasons. The importance of the data obtained for investigating the mechanisms of regulation of the number of population of *E. baicalensis* is discussed.

Key words: lake Baikal, zooplankton, variance analysis, abundance, population.