

Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *Epischura baicalensis* Sars по количественным морфологическим признакам

Е. Л. ЕРМАКОВ, О. О. РУСАНОВСКАЯ

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

Статья поступила 17.02.2014

Принята к печати 17.04.2014

АННОТАЦИЯ

Исследована сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала по числу щетинок на пятом и шестом сегментах антенны (ЧЩА), длине пятого и шестого сегментов антенны (5ДСА и 6ДСА), длине цефалоторакса (ДЦФ) и длины пятой пары плавательных ног (ДН) в 2001 и 2004 гг. Фенотипическая структура по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА характеризуется наличием бимодальности, по ДЦФ и ДН имеет нормальное распределение. Сезонная динамика общепопуляционных средних определяется изменением соотношения числа особей в классах с низкими и высокими значениями признаков. Возрастание общепопуляционных средних значений сопровождается снижением изменчивости. Обсуждается влияние температурных параметров на количественные морфологические признаки.

Ключевые слова: Байкал, эпишура, количественные морфологические признаки, фенотипическая структура.

Представитель эндемичной байкальской биоты *Epischura baicalensis* Sars, 1900 (Copepoda, Calanoida) относится к наиболее хорошо изученным планктонным беспозвоночным Байкала [Афанасьева, 1977, 1995; Кожова, Бейм, 1993; Пислегина, 2005; Наумова, 2006]. Сезонную динамику биологических признаков эпишуры определяет изменение нескольких основных экологических факторов, прежде всего – температуры воды в поверхностном слое. Однако характер влияния этих факторов остается неясным. Так, исследования байкаловедов в XX столетии посвящены изучению модификационного механизма воздей-

ствия температуры на ряд биологических показателей, в том числе – общих размеров тела взрослых самок [Афанасьева, 1977, 1995; Кожова, Бейм, 1993]. Работы последнего десятилетия указывают на возможность влияния естественного отбора, а селективным фактором может являться температура [Наумова, 2006; Ермаков, 2001; Ермаков, Русановская, 2011].

Эффективным подходом в исследовании реакции популяций на изменение условий жизни является анализ изменчивости количественных морфологических признаков, отражающих размеры и форму органов. Так,

при исследовании популяций различных таксонов ракообразных показана связь изменчивости морфологических признаков с влиянием как отдельных экологических факторов [Lopez Greco et al., 2000; Rodríguez-Almaraz et al., 2006], так и их сочетаний, характерных для разных водных биотопов [Dodson et al., 2003]. В частности, различный уровень морфологической вариации показан для популяций байкальской мейобентосной эндемичной копеподы *Acanthocyclops signifer* (Mazeroва), обитающих в прибрежном и глубоководном биотопах [Lajus, Alekseev, 2000].

Объективно судить о возможном влиянии отбора позволяет лабораторное тестирование генетически различных групп организмов [Scheihing et al., 2010; Nespolo et al., 2013; Pritchard et al., 2013], либо оценка фенотипической структуры природной популяции [Гречаный и др., 1998, 2004; Корзун, 2007; Ермаков и др., 2010]. Ранее нами изучено изменение фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам у особей различного пола и возраста в 2001 г. [Русановская, Ермаков, 2013]. В настоящей работе мы продолжили эти исследования.

Цель работы – оценить сезонную динамику фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала по количественным морфологическим признакам в 2001 и 2004 гг. при изменении гидрологических параметров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы отбирали в 2001 и 2004 гг. на постоянной пелагической станции № 1 против пос. Большие Коты (Южный Байкал 51°54'195" с. ш., 105°04'235" в. д.) на расстоянии 2,7 км от берега над глубиной 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. Выбор именно этих двух лет определялся параллельным исследованием сезонной динамики возрастной и половой структуры в тот же временной отрезок [Ермаков, 2001; Ермаков, Русановская, 2011].

Под гидрологическими параметрами понимали сроки: 1 – начала и 2 – конца весенней гомотермии, 3 – летнего максимума температур, 4 – начала осеннего перемешивания вод (гомотермии). Для оценки влияния температуры воды использовали показатели °С в поверхностном (0–50 м) и глубинном (100–250 м) слоях, взятые из базы данных “Зоопланктон” (№ гос. регистрации 200560028 от 21.10.2005 г.).

При выборе морфологических признаков исходили из следующих критериев: учет счетных и мерных признаков, использование признаков, различающихся по физиологической специализации, местонахождению на теле организма. Эти критерии вполне согласуются с принципами выбора и учета морфологических признаков, применяющихся в популяционных исследованиях [Гречаный и др., 1998, 2004; Rodríguez-Almaraz et al., 2006; Scheihing et al., 2010; Ермаков и др., 2010]. Анализировали следующие морфологические признаки [Русановская, Ермаков, 2013]: число щетинок на пятом и шестом сегментах антенны (ЧЩА), длина пятого сегмента антенны (5ДСА), длина шестого сегмента антенны (6ДСА), длина цефалоторакса (ДЦФ), длина пятой пары плавательных ног (ДН) (рис. 1).

Учитывая возможную половозрастную специфичность количественных признаков, а

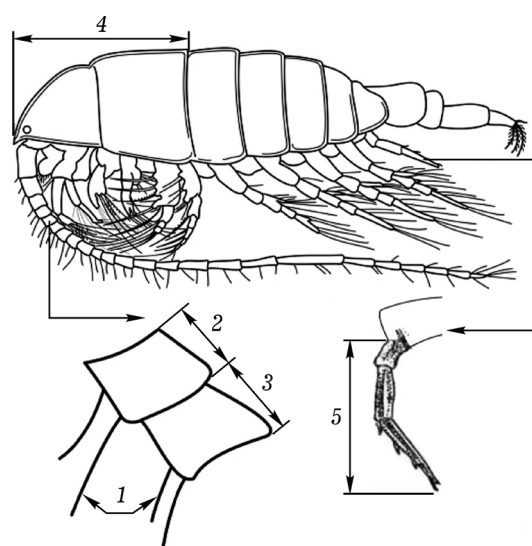


Рис. 1. Количественные морфологические признаки *E. baicalensis*. 1 – ЧЩА; 2 – 5ДСА; 3 – 6ДСА; 4 – ДЦФ; 5 – ДН

также необходимость сравнения полученных нами данных с результатами других исследователей, мы остановили свой выбор на взрослых самках. К сходным выводам при оценке размеров тела пришли другие исследователи [Афанасьева, 1995; Наумова, 2006].

Для адекватного описания сезонной динамики структуры популяции проводили по возможности охват всех сезонов активной жизнедеятельности *E. baicalensis*. С целью учета случайной вариации в пределах каждого сезона использовали от двух до шести проб. Отличия в календаре отбора проб за 2001 и 2004 гг. стремились компенсировать за счет анализа материала, взятого в одни и те же месяцы. Исследовали девять выборок 2001 г.: весна (1 и 22 марта, 30 мая), лето (20 и 28 июня, 5 и 24 июля), осень (14 и 25 ноября); 16 выборок 2004 г.: весна (10 и 17 марта, 3 мая и 4 июня), лето (16 и 22 июня, 1 июля, 2 и 20 августа, 29 сентября), осень (15, 22 и 28 октября и 25 ноября), зима (17 и 28 декабря). В каждой пробе морфологиче-

ские признаки оценивали у 50 особей. Всего изучено 1250 взрослых самок.

При анализе данных использовали стандартные статистические подходы [Рокицкий, 1978]. Обработку данных осуществляли с помощью программы Microsoft Excel 2007 © Корпорация Майкрософт (Microsoft Corporation).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Однофакторный дисперсионный анализ показал, что внутригодовые изменения количественных морфологических признаков статистически достоверны во всех случаях, за исключением 5ДСА и ЧЩА в 2001 г. (табл. 1).

Для оценки повторяемости сезонной динамики средних и изменчивости, выраженной в коэффициентах вариации (*CV*), сравнили весенне-осенние выборки 2001 и 2004 гг. (рис. 2). Обнаружено, что сезонная динамика этих показателей по ЧЩА, а также по 5ДСА и 6ДСА имеет циклический характер, демон-

Т а б л и ц а 1

Дисперсионный анализ количественных морфологических признаков *E. baicalensis* из природной популяции Южного Байкала в 2001 и 2004 гг.

Признак	Год	Источник изменчивости	<i>SS</i>	<i>d.f.</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
ЧЩА	2001	Проба	4,46	8	0,56	0,88
		Случайная	279,32	441	0,63	
	2004	Проба	19,80	15	1,32	2,36**
		Случайная	438,20	784	0,56	
5ДСА	2001	Проба	954,5	8	119,3	1,71
		Случайная	30826,9	441	69,9	
	2004	Проба	4342,9	15	289,5	3,95***
		Случайная	57462,9	784	73,3	
6ДСА	2001	Проба	823,3	8	102,9	2,25*
		Случайная	20161,3	441	45,7	
	2004	Проба	5498,8	15	366,6	5,60***
		Случайная	51320,3	784	65,5	
ДЦФ	2001	Проба	245958,9	8	30744,9	23,78***
		Случайная	570099,2	441	1292,7	
	2004	Проба	328866,1	15	21924,4	16,87***
		Случайная	1018705,3	784	1299,4	
ДН	2001	Проба	483623,7	8	60453,0	20,35***
		Случайная	1310214	441	2971,0	
	2004	Проба	326192,2	15	21746,1	8,71***
		Случайная	1956670	784	2495,8	

П р и м е ч а н и е. *SS* – сумма квадратов, *d.f.* – степени свободы, *MS* – средний квадрат, *F* – критерий Фишера, *p* – уровень статистической значимости, * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

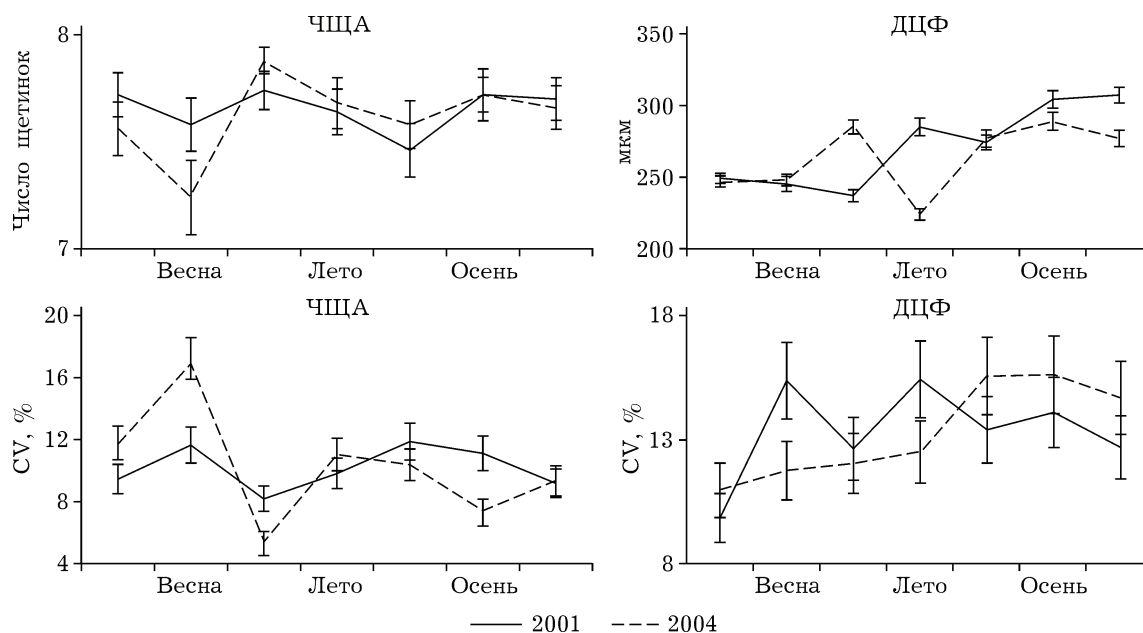


Рис. 2. Сравнительный анализ динамики общепопуляционных среднеарифметических и CV по ЧЩА и ДЦФ за 2001 – 2004 гг.

стрирующий повторяемость в оба года. Эти результаты свидетельствуют о наличии общих механизмов сезонной динамики количественных морфологических признаков антенны. По ДЦФ, а также ДН такая повторяемость средних значений и CV в 2001 и 2004 гг. неочевидна (см. табл. 1).

Поскольку общая картина сезонных колебаний средних и изменчивости количественных морфологических признаков дана на рис. 2, а данные за 2004 г. более подробны, они представлены отдельно на рис. 3. На этих рисунках видно, что в течение года по средним значениям количественных морфологических признаков наблюдается от двух (в 2001 г.) до пяти (в 2004 г.) периодов возрастания. На примере динамики ЧЩА и ДЦФ в 2004 г. можно видеть, что периоды увеличения средних приходятся на важные гидрологические даты: начало (первый) и окончание (второй) весенней гомотермии, летнего максимума температур (третий), начало осенней гомотермии (пятый). Четвертый период возрастания приходится на сентябрь, индуцирующий его экологический фактор неясен.

Схожий характер обнаруживают колебания изменчивости по признакам ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА. Кроме того, по признакам антенны

периоды возрастания средних всегда сопровождаются сокращением изменчивости, что можно рассматривать как доказательство отбора особей с большими размерами этих органов.

Для ДЦФ и ДН характерна иная картина: в 2001 г. имеются три периода возрастания, а в 2004 г. – два. Связь между возрастанием средних и снижением изменчивости по ДЦФ и ДН прослеживается только в начале периода весенней и осенней гомотермии, а также летнего максимума температур. При повышении средних в конце весеннего перемешивания вод и в конце лета CV также возрастает.

Определенный интерес представляет оценка парной корреляции между исследованными количественными морфологическими признаками. Для оценки связи между каждой парой признаков по каждому году использовали коэффициенты корреляции Пирсона (r) [Рокицкий, 1978]. Определяли суммарную связь по всем сезонным выборкам за год, при этом для 2001 г. степени свободы ($d.f.$) равнялись 448, а для 2004 г. – 798. Статистически достоверная положительная связь наблюдалась в большинстве случаев и в 2001, и в 2004 гг., если обоими или одним из признаков сравниваемой пары были ДЦФ и ДН. Так,

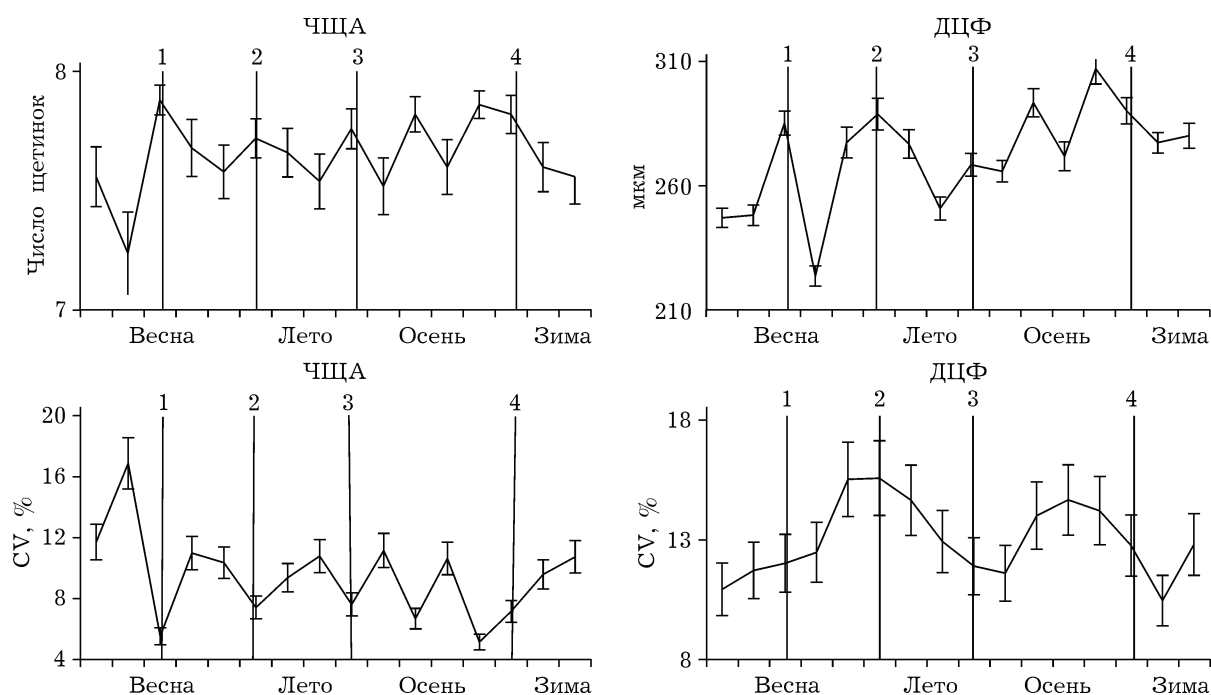


Рис. 3. Сезонная динамика средних значений и изменчивости (CV) ЧЩА и ДЦФ в 2004 г. при изменении гидрологических показателей: 1 – начало весенней гомотермии, 2 – окончание весенней гомотермии, 3 – летний максимум температур, 4 – начало осенней гомотермии

в 2001 г. связь между этими признаками равнялась 0,42, а в 2004 г. составила – 0,35. В обоих случаях $p < 0,001$. Корреляция ДЦФ и ДН с ЧЩА оказалась очень противоречивой. Так, между ДЦФ и ЧЩА в 2001 г. она на достоверном уровне не проявлялась – 0,03 ($p > 0,05$), в 2004 г. была статистически значима и положительна – 0,11 ($p < 0,01$). В паре ДН × ЧЩА связь по каждому году оказалась достоверна ($p < 0,05$), но в 2001 г. она была отрицательной (–0,11), а в 2004 г. – положительной (0,07).

Нестабильную корреляцию ЧЩА с остальными признаками, особенно связанными с размерами тела (ДЦФ и ДН), можно рассматривать как косвенное свидетельство существенного влияния генетических факторов на сезонную динамику этого признака [Корзун, 2007]. Такой же вывод можно сделать и в отношении 5ДСА и 6ДСА.

Связь сезонного изменения величин изученных количественных признаков *E. baicalensis* с температурой воды в поверхностном (0–50 м) и глубинном (100–250 м), также оценивали с помощью коэффициента парной корреляции (r). Показано, что по признакам ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА связь отсутство-

вала всегда. По ДЦФ достоверная корреляция обнаружена в 2001 г. с температурой в слое 0–50 м ($r = 0,70$; $d.f. = 7$; $p < 0,05$) и в 2004 г. с температурой в горизонте 100–250 м ($r = 0,48$; $d.f. = 14$; $p < 0,05$), по ДН статистически существенная связь была в 2004 г. с температурой как в слое 0–50 м ($r = 0,43$; $d.f. = 14$; $p < 0,05$), так и в 100–250 м ($r = 0,64$; $d.f. = 14$; $p < 0,01$).

Для оценки фенотипической структуры популяции использовали стандартный метод статистической группировки данных [Рокицкий, 1978]. 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 значений классов, специфичных для каждого сезона [Гречаный и др., 1996]. 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

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

Обозначение класса	Признак			
	ЧЩА	5ДСА, 6ДСА	ДЦФ	ДН
ОН	3–5	38–46	174–214	222–275
Н	6	47–55	215–255	276–329
ПМ, П	7	56–64	256–295	330–383
ПБ	–	–	–	384–437
В	8–9	65–73	296–336	438–491
ОВ	–	74–82	337–377	492–545

случае мы получаем универсальные фенотипические классы и можем судить о механизмах изменения средних значений на основании сезонной динамики соотношения таких классов [Гречаный и др., 1998; Русановская, Ермаков, 2013]. В нашем случае применение второго подхода привело к выделению следующих классов: ОН-класс (с очень низкими значениями), Н-класс (с низкими), П-класс (с промежуточными), ПМ-класс (с промежуточными малыми значениями), ПБ-класс (с промежуточными большими значениями), В-класс (с высокими), ОВ-класс (с очень высокими значениями). Границы классов приведены в табл. 2.

В исследованной популяции эпишуры обнаружено два типа фенотипической структуры. Первый тип характеризуется бимодальностью, т. е. наличием в распределении значительных частот фенотипов с низкими и высокими значениями признаков (Н- и В-классы) и незначительным, вплоть до полного отсутствия, количеством фенотипов с промежуточными значениями признаков (П-класс). Такой характер фенотипической структуры типичен для признаков с дискретной вариацией, которые слабо связаны с общими размерами тела. В нашем случае такой тип фенотипической структуры обнаружен по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА (рис. 4). Кроме того, по этим признакам выражены межгодовые различия.

Второй тип фенотипической структуры популяции имеет типичное нормальное распределение частот фенотипических классов с выраженной модой, в которой особи имеют промежуточные значения признаков (П-, ПМ- и ПБ-классы). Этот тип обнаружен по ДЦФ и ДН. Это классические мерные при-

знаки с большей адаптивной ценностью. По признакам этой группы межгодовые различия в фенотипической структуре отсутствуют.

Сезонное изменение соотношения фенотипических классов по всем изученным количественным морфологическим признакам *E. baicalensis*, согласно χ^2 -критерию, статистически достоверно и в 2001, и в 2004 гг. В какой степени описанные выше сезонные изменения средних и изменчивости количественных морфологических признаков определяются сезонной перегруппировкой фенотипической структуры? Для ответа на этот вопрос мы сравнили соотношение между фенотипическими классами в точках возрастания и в точках снижения средних значений в оба исследованных года (см. рис. 4). Оказалось, что по ЧЩА и 6ДСА одна группа проб обладала мономодальным распределением, а другая – бимодальным. При этом по ЧЩА бимодальным распределением характеризовались выборки, где особи имели малые значения признаков, а по 6ДСА – большие.

В этом случае повышение общепопуляционных средних значений сопровождалось появлением класса с промежуточными значениями признаков, а понижение характеризовалось почти полным исчезновением этого класса особей. Кроме того, изменение общепопуляционных средних определялось изменением соотношения Н и В фенотипических классов, где особи обладали низкими и высокими значениями признака соответственно.

По 5ДСА обе группы выборок имели бимодальное распределение, а класс с промежуточными значениями признака практически отсутствовал. В этом случае выборки с низкими значениями признака примерно на

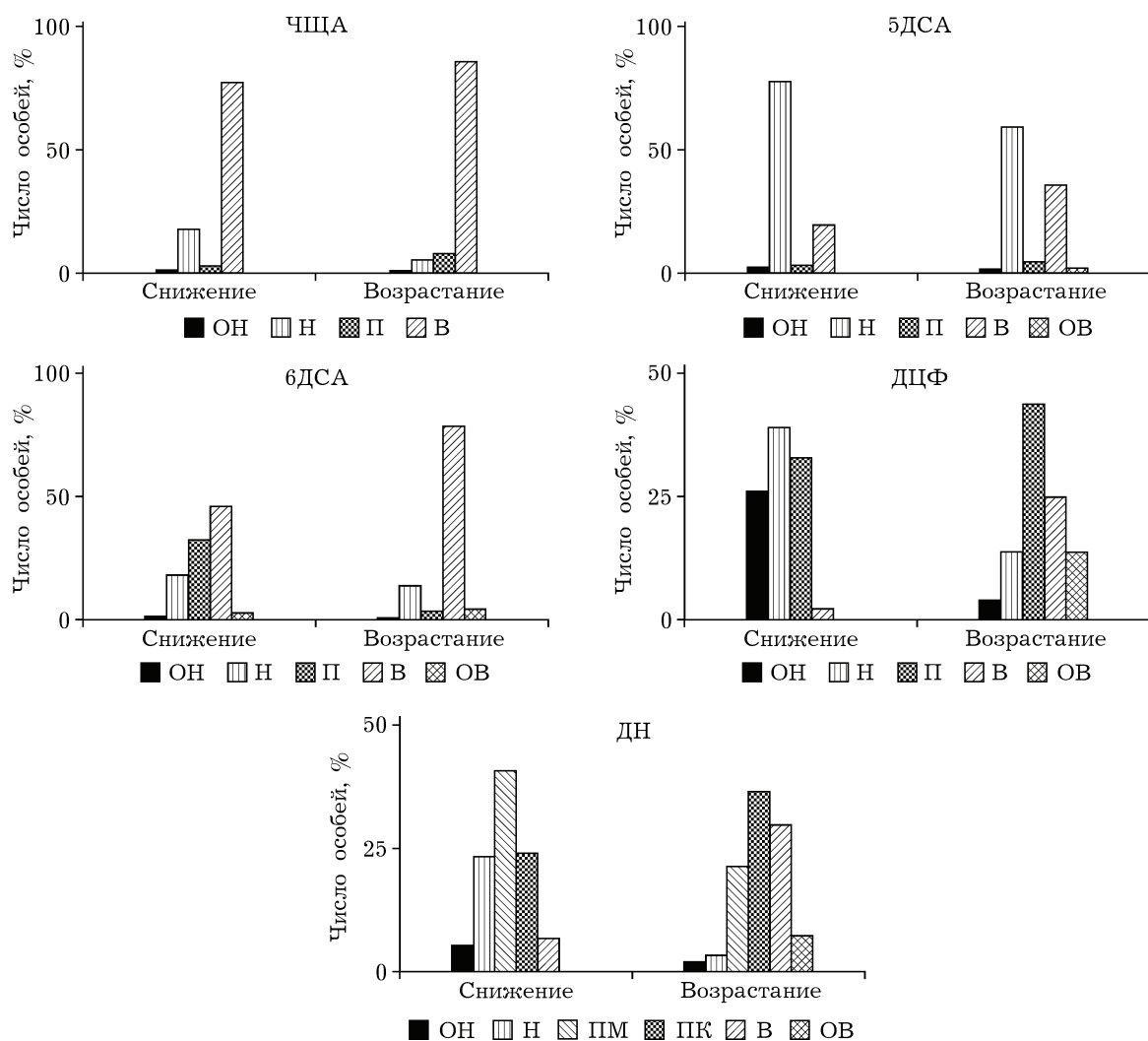


Рис. 4. Изменение фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам при снижении и возрастании общепопуляционных средних

80 % состояли из особей Н-класса и 20 % – из особей В-класса. При повышении средних значений 5ДСА соотношение особей этих фенотипических классов составляло 60 % и 40 % соответственно. Согласно полученным результатам, сезонная динамика 5ДСА в природной популяции байкальской эпишуры определяется сезонной трансформацией фенотипической структуры. Наличие перерывов в распределении фенотипических классов, а также отсутствие стабильной связи с признаками, отражающими размеры тела, означают, что фенотипическая структура по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА отражает и генетическую гетерогенность природной популяции *E. baicalensis* по этим признакам. Результаты свидетельствуют в пользу наличия сезонно-

го отбора фенотипов с различными средними значениями признаков. В частности, при их увеличении происходит снижение изменчивости, что говорит об отборе на увеличение ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА. В качестве селективных факторов может выступать перемешивание вод.

По признакам, связанным с размерами тела (ДЦФ и ДН) среди выборок как с низкими, так и с высокими значениями признака, характерно нормальное распределение. При этом фенотипическая структура в большинстве сезонных выборок характеризуется доминированием фенотипа с промежуточными значениями ДЦФ и ДН, а сезонная динамика общепопуляционных средних определяется изменением соотношения фенотипов с

низкими и высокими значениями. В этом случае обосновать генетические различия между фенотипическими классами затруднительно. Кроме того, тенденция снижения изменчивости ДЦФ и ДН при увеличении средних значений неясна. Эти данные подтверждают информацию о связи увеличения средних размеров тела с гидрологическими параметрами. С температурой воды такая связь неочевидна.

Известно, что высокая температура ускоряет развитие и приводит к формированию мелких особей, низкая температура характеризуется противоположным эффектом. Такая закономерность характерна для большинства беспозвоночных, в том числе – для копепод [Гречаный и др., 1997, 2004; Belmonte, 2006; Kapiris, Kavvadas, 2009]. В то же время размеры взрослых самок *E. baicalensis* обратно связаны с температурой воды, в которой они живут [Афанасьева, 1995]. Для объяснения этого противоречия выдвинуто предположение, что на размеры тела взрослых самок оказывает влияние температура, при которой развивались науплии [Афанасьева, 1977, 1995]. В последние годы выяснилось, что столь необычная зависимость между температурой воды и размерами тела существует и у других видов копепод и объясняется случайными причинами [Scheihing et al., 2011].

В нашей работе факт прямой связи между температурой воды и размерами тела взрослых самок установить не удалось, однако мы обнаружили, что периоды увеличения размеров тела совпадают с важными гидрологическими датами: весенней и осенней гомотермией и летним максимумом температур. Этот факт можно связать с суточными вертикальными миграциями эпишуры. В подледный период, когда температура поверхностного слоя воды низкая, рачки погружаются на сравнительно небольшую глубину. Летом, когда вода в поверхностном слое теплая, особи *E. baicalensis* погружаются на более глубокие горизонты. Очевидно, что биологической весной вертикальные миграции требуют значительно меньше энергетических затрат, чем биологическим летом. Возрастают затраты и в периоды гомотермии, поскольку активное перемешивание вод также препятствует нормальному ритму суточ-

ных перемещений рачка. В этой ситуации особи с крупными размерами тела будут иметь преимущество, поскольку, чем больше размеры тела, тем выше миграционная и двигательная активность [Nespolo et al., 2013].

Гораздо легче интерпретировать полученные в работе сведения о том, что во время важных гидрологических событий у *E. baicalensis* происходит увеличение значений признаков антенн. Поскольку антенны являются важным органом движения у планктонных ракообразных, то можно предполагать, что удлинение этих органов или увеличение их площади за счет большего числа щетинок дает определенные преимущества во время совершения суточных вертикальных миграций рачка в условиях изменения гидрологических параметров. Связь между размерами морфологических структур, отвечающих за локомоцию, и сезонным изменением активности суточных миграций обнаружена и у средиземноморской креветки *Aristeus antennatus* [Kapiris, Kavvadas, 2009].

Кроме того, снижение изменчивости при увеличении размеров антенны, наличие перерывов в распределении фенотипических классов по этим признакам, а также нестабильная корреляция с признаками, отражающими размеры тела у *E. baicalensis*, свидетельствуют о генетических различиях между особями с высокими и низкими значениями признаков антенн. Эти факты указывают на действие циклического сезонного отбора, что подтверждается очень точным повторением периодов возрастания и снижения значений признаков антенн в 2001 и 2004 гг. Влияние селекционного процесса на динамику количественных, в том числе морфологических, признаков показано на представителях различных видов ракообразных [Ермаков и др., 2010; Scheihing et al., 2011; Nespolo et al., 2013; Pritchard et al., 2013]. В качестве селективных факторов выступают, как правило, температура среды или количество пищевых ресурсов. Полученные данные о действии естественного отбора на размеры антенн у *E. baicalensis* при изменении гидродинамических параметров существенно расширяют наши знания о биологии этого байкальского эндемика.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволяют заключить, что ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА характеризуются очень нестабильной связью с признаками, связанными с размерами тела (ДЦФ и ДН). Кроме того, по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА обнаружена прерывистость распределения. Эта особенность свидетельствует о существенном влиянии генотипа на фенотипические различия между особями с низкими и высокими значениями этих признаков (Н- и В-классы). Полученные данные позволяют утверждать, что по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА влияние отбора существенно, а температурные параметры могут выступать в роли селективных факторов.

Напротив, по признакам ДЦФ и ДН увеличение средних и снижение изменчивости не всегда совпадает с периодами гомотермии и максимума температур. Эти признаки жестко коррелированы друг с другом и имеют классическое нормальное распределение частот фенотипов. Наблюдается нестабильная связь сезонного изменения температуры воды на ДЦФ и ДН, по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА такой связи не обнаружено.

Работа выполнена при финансовой поддержке НИР “Исследование структуры, динамики и функционирования планктона озера Байкал” № 01201256150, ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 гг. № 14.В37.21.1252 от 18.09.2012 г. “Анализ и прогноз состояния экосистемы озера Байкал в условиях глобальных изменений”».

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Э. Л. Биология байкальской эпишуры. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 144 с.
- Афанасьева Э. Л. Доминирующий планктонный вид Calanoida – *Epischura baicalensis* Sars // Атлас и определитель пелагиобиянтов Байкала (с краткими очерками по их экологии) / под ред. О. А. Тимошкина. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1995. С. 369–390.
- Гречаный Г. В., Сосунова И. А., Гордеева И. В. и др. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозифилы по реакции особей на увеличение плотности и ее сезонное изменение // Генетика. 1996. Т. 32, № 10. С. 1341–1348 [Grechanyi G. V., Sosunova I. A., Gordeeva I. V., et al. Investigation of phenotypic and genotypic structure of a natural *Drosophila* population with regard to individual response to an increase and seasonal change of population density // Rus. Journ. Genetics. 1996. Vol. 32, N 10. P. 1170–1174].
- Гречаный Г. В., Сосунова И. А., Гордеева И. В. и др. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозифилы к низкой температуре и ее связь с плодовитостью // Там же. 1997. Т. 33, № 4. С. 464–470 [Grechanyi G. V., Sosunova I. A., Gordeeva I. V. et al. Seasonal Changes in the resistance of a *Drosophila* population to low temperatures and their association with fertility // Ibid. 1997. Vol. 33, N 4. P. 377–382].
- Гречаный Г. В., Ермаков Е. Л., Сосунова И. А. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозифилы по счетным морфологическим признакам и ее сезонное изменение // Там же. 1998. Т. 34, № 12. С. 1619–1629. [Grechanyi G. V., Ermakov E. L., Sosunova I. A. Phenotypic and genotypic structure of a natural *Drosophila* population for meristic morphological characters and its seasonal changes // Ibid. 1998. Vol. 34, N 12. P. 1379–1388].
- Гречаный Г. В., Ермаков Е. Л., Сосунова И. А. Популяционная структура дрозифилы по количественным мерным признакам и ее сезонное изменение // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 1. С. 39–51.
- Ермаков Е. Л. Оценка сезонной динамики численности и возрастной структуры южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars с использованием дисперсионного анализа // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 1. С. 51–58. [Ermakov E. L. Estimation of seasonal dynamics of number and age structure of South Baikal natural population of *Epischura baicalensis* Sars using ANOVA // Contemporary Problems of Ecol. 2011. Vol. 4, N 1. P. 35–41].
- Ермаков Е. Л., Питулько С. И., Корзун В. М., Гречаный Г. В. Генотипическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма // Генетика. 2010. Т. 46, № 2. С. 239–248 [Ermakov E. L., Pitul'ko S. I., Korzun V. M., Grechanyi G. V. Genotype structure of a natural *Daphnia* population based on the phenotypic response on change in the amount of food // Rus. J. Genetics. 2010. Vol. 46, N 2. P. 210–218].
- Ермаков Е. Л., Русановская О. О. 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. // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2011. Т. 4, № 3. С. 83–92.
- Кожова О. М., Бейм А. М. Экологический мониторинг озера Байкал. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1993. 350 с.
- Корзун В. М. Плотностно-зависимая трансформация структуры популяций и сообществ насекомых (на примере дрозифилы и блох): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 2007. 359 с.
- Наумова Е. Ю. Жизненные циклы и морфология представителей рода *Epischura* Forbes, 1882 (Copepoda: Calanoida): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2006. 23 с.
- Пислегина Е. В. Мониторинг зоопланктона пелагиали Южного Байкала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2005. 165 с.
- Рокицкий П. Ф. Введение в биологическую статистику. Минск: Вышэйшая школа, 1978. 448 с.

- Русановская О. О., Ермаков Е. Л. Сезонная динамика фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам у особей различных половозрастных категорий *Epischura baicalensis* // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2013. Т. 6, № 2. С. 104–116.
- Belmonte G. Alfonso G., Moscatello S. Copepod fauna (Calanoida and Cyclopoida) in small ponds of the Pollino National Park (South Italy), with notes on seasonality and biometry of species // J. Limnol. 2006. Vol. 65, N 2. P. 107–113.
- Dodson S. I., Grishanin A. K., Gross K., Wyngaard G. A. Morphological analysis of some cryptic species in the *Acanthocyclops vernalis* species complex from North America // Hydrobiologia. 2003. Vol. 500, N 1. P. 131–143.
- Капирис К., Каввадас С. Морфометрическое исследование красной креветки *Aristeus antennatus* в восточном Средиземноморье // Aquatic Ecol. 2009. Vol. 43, N 4. P. 1061–1071.
- Lajus D., Alekseev V. Components of morphological variation in Baikalian endemial cyclopid *Acanthocyclops signifer* complex from different localities // Hydrobiologia. 2000. Vol. 417, N 1. P. 25–35.
- Lopez Greco L. S. Hernandez J. E., Bolacos J. et al. Population features of *Microphrys bicornutus* Latreille, 1825 (Brachyura, Majidae) from Isla Margarita, Venezuela // Ibid. 2000. Vol. 439, N 1–3. P. 151–159.
- Nespolo R. F., Scheihing R. A., Artacho P. Sexual selection on locomotor performance in the calanoid copepod *Tigriopus californicus* // Evolutionary Ecol. Res. 2013. Vol. 15, N 1. P. 1–10.
- Pritchard V. L. Knutson V. L., Lee M., Zieba J. et al. Fitness and morphological outcomes of many generations of hybridization in the copepod *Tigriopus californicus* // J. Evolutionary Biol. 2013. Vol. 26, N 2. P. 416–433.
- Rodríguez-Almaraz G. A., Zavala C., Mendoza R., Maeda-Martínez A. M. Ecological and biological notes on the brine shrimp *Artemia* (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca) from Carmen Island, Baja California Sur, Mexico // Hydrobiologia. 2006. Vol. 560, N 1. P. 417–423.
- Scheihing R., Cardenas L., Nespolo R. F., Krall P. et al. Morphological and molecular analysis of centropagids from the high Andean plateau (Copepoda: Calanoida) // Ibid. 2010. Vol. 637, N 1. P. 45–52.
- Scheihing R., Labarca P., Cardenas L., Nespolo R. F. Viability selection on body size in a non-marine ostracod // Ibid. 2011. Vol. 671, N 1. P. 193–203.

Seasonal Dynamics of the Phenotypic Structure of a Natural *Epischura baicalensis* Sars Population in Terms of Quantitative Morphological Traits

E. L. ERMAKOV, O. O. RUSANOVSKAYA

Irkutsk State University Research Institute of Biology
664003, Irkutsk, Lenina str., 3
E-mail: ermakov_eugeniy@mail.ru

Seasonal dynamics of the phenotypic structure of a natural *Epischura baicalensis* Sars population from Southern Baikal by reference to the bristles number on the 5th and 6th segments of antenna (BNA), the length of the 5th and 6th segments of antenna (5LAS and 6LAS), cephalothorax length (CL) and the length of the 5th pair of swimming legs (SLL) was studied. The phenotypic structure in terms of BNA, 5LAS and 6LAS was characterized by presence of bimodality, and in terms of CL and SLL had normal distribution. Seasonal dynamics of the arithmetic mean of the whole population was determined by changing of the number of individuals in classes with low and high values of traits. Increasing of the arithmetic mean went along with decreasing of the variability. Influence of temperature parameters on quantitative morphological traits is being discussed.

Key words: Lake Baikal, epischura, quantitative morphological traits, phenotypic structure.