

На правах рукописи



Русановская Ольга Олеговна

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *EPISCHURA BAICALENSIS* SARS ПО
КОЛИЧЕСТВЕННЫМ МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ**

03.02.08 – экология
(биологические науки)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск, 2013

Работа выполнена в Научно-исследовательском институте биологии ФГБОУ
ВПО «Иркутский государственный университет»

**Научный руководи-
тель:** кандидат биологических наук, доцент
Ермаков Евгений Леонидович

**Официальные
оппоненты:** **Корзун Владимир Михайлович**
доктор биологических наук, с.н.с.
ФКУЗ «Иркутский ордена Трудового Красного Знамени на-
учно-исследовательский противочумный институт Сибири
и Дальнего Востока»

Гавриков Дмитрий Евгеньевич
кандидат биологических наук, доцент
ФГБОУ ВПО Восточно-Сибирская государственная акаде-
мия образования, г. Иркутск

**Ведущая
организация:** ФГБУН Институт природных ресурсов, экологии и криоло-
гии СО РАН, г. Чита

Защита диссертации состоится **25 декабря 2013 года в 11.00 ч.** на заседании диссертационного совета Д 212.074.07 при Иркутском государственном университете по адресу: 664000, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, Байкальский музей им. проф. М.М. Кожова (ауд. 219).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеках ФГБОУ ВПО «Иркутский государственный университет» по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Бульвар Гагарина, 24.

Отзывы просим направлять ученому секретарю диссертационного совета по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1, биолого-почвенный факультет ИГУ. Тел. / факс: (3952) 241855; e-mail: dissovet07@gmail.com.

Автореферат разослан « » **ноября 2013 г.**

Ученый секретарь
диссертационного совета,
к.б.н.



А.А. Приставка

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Представитель эндемичной байкальской биоты *Epischura baicalensis* Sars, 1990 (Copepoda, Calanoida) относится к наиболее хорошо изученным планктонным беспозвоночным Байкала (Кожова, 1953; Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; Кожова, Мельник, 1978; Мазепова, 1978; Помазкова, 1982а; Кожова, Павлов, 1986; Кожова, Бейм, 1993; Павлова, 1995; Измestьева и др., 2004; Пислегина, 2005). Подробное описание ее морфологии, специфичной для особей разного пола и возраста (Афанасьева, 1977; Тимошкин и др., 1995), позволило разработать методы идентификации рачка при обработке проб зоопланктона. Получены сведения об общей длине тела, её сезонной и межгодовой динамике у взрослых самок эпишуры и науплий (Афанасьева, 1977). Проведены исследования качественных морфологических признаков, отдельных представителей рода *Epischura* (Наумова, 2006). Имеются немногочисленные данные о популяционной структуре *E. baicalensis*, основанные на качественных морфологических признаках (Зайдыков и др., 2010, 2011, 2012).

Эффективным подходом в исследовании реакции популяций на изменение условий жизни является анализ фенотипической структуры организмов по морфологическим признакам, отражающим размеры и форму органов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Бабков, 1985; Глотов, Тараканов, 1985; Гречаный и др., 1995, 1996, 2004; Животовский, 1996; Шилов, 2003; Гавриков, 2005; Ермаков и др., 2010). Перестройка фенотипической структуры позволяет объективно судить о возможном влиянии отбора под действием экологических факторов на исследуемую природную популяцию (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Бабков, 1985; Имашева, 1999а; Алтухов, 2003; Гречаный и др., 2004).

Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам до настоящего времени не изучена. Ее анализ позволит приблизиться к решению целого ряда дискуссионных вопросов, накопившихся при исследовании этого объекта в последнее десятилетие (Наумова, 2006; Ермаков, 2011).

Цель и задачи исследования. Цель работы – исследовать сезонную динамику фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* из Южного Байкала по количественным морфологическим признакам.

Для достижения поставленной цели были определены следующие задачи:

1. Исследовать половые и возрастные особенности сезонной динамики средних значений и изменчивости количественных морфологических признаков у самок и самцов IV, V, VI копепоидитных стадий *E. baicalensis*.

2. Проанализировать внутригодовые изменения фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам с различной физиологической специализацией.

3. Изучить связь сезонного преобразования фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам с изменением температуры воды.

4. Оценить сезонные колебания корреляций между исследованными количественными морфологическими признаками в природной популяции *E. baicalensis*.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Сезонная динамика количественных морфологических признаков у эпишуры определяется циклическим отбором, а селективными факторами являются

периоды перемешивания водной толщи (гомотермии) и температура поверхностного слоя воды.

2. В природной популяции *E. baicalensis* проявляется два типа фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам. Первый тип характеризуется доминированием особей с низкими и высокими значениями признаков, второй – преобладанием особей с промежуточными значениями признака.

3. Сезонная изменчивость количественных морфологических признаков у особей каждой половозрастной категории индивидуальна, при этом у взрослых средние значения признаков в течение сезона активной жизнедеятельности увеличиваются, а у рачков V копепоидитной стадии – уменьшаются.

Научная новизна. Впервые проведено изучение сезонной динамики фенотипической структуры по комплексу количественных морфологических признаков в природной популяции *E. baicalensis*. Установлено, что средние значения количественных морфологических признаков у взрослых особей байкальской эпишуры в течение периода активной жизнедеятельности увеличиваются, а у особей V копепоидитной стадии – уменьшаются. Эти изменения формируются за счёт сезонной трансформации фенотипической структуры.

Показано, что внутригодовое изменение величин количественных морфологических признаков имеет циклический характер, обнаруживая от двух до пяти периодов возрастания. Во время весеннего и осеннего перемешивания вод (гомотермии) и летнего максимума температур наблюдается увеличение средних значений и снижение изменчивости исследованных количественных морфологических признаков.

Выявлено, что в природной популяции *E. baicalensis* встречается два типа фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам. Первый тип характеризуется доминированием особей с низкими и высокими значениями признаков, второй – преобладанием особей с промежуточными значениями признака. Механизм влияния температуры воды на сезонную динамику количественных морфологических признаков может быть как прямым, так и опосредованным. В первом случае температура воды ускоряет или замедляет развитие, приводя к формированию мелких или крупных размеров тела, во втором температура выступает в роли селективного фактора, влияя на изменчивость количественных морфологических признаков.

Практическая значимость. Результаты исследования можно использовать для выявления морфологических маркеров неблагоприятных экологических воздействий на популяцию байкальской эпишуры.

Материалы исследования явились частью комплексных исследований по темам 6 НИР: №№: 01200406671; 01200803223; 01201256150 (гос. регистрации), 2.1.1/1359; 14.В37.21.1252 от 18.09.2012 г.; 113-11-000.

Результаты, полученные в настоящей диссертационной работе, использованы в лекционных и семинарских занятиях студентов биологических и экологических специальностей в рамках курсов «Гидробиология», спецкурсов «Популяционная биология», «Экологический мониторинг», «Байкаловедение», «Экологическая генетика».

Апробация работы. Результаты исследований представлены на: ежегодной студенческой научно-практической конференции ИГПУ «Проблемы естественно-научного образования» (Иркутск, 2008); XIII международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий» (Новоси-

бирск, 2008); XVI всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, Республика Коми, 2009); всероссийской конференции «Проблемы биологии и экологии Байкальского региона» (Иркутск, 2009); международной научно-практической конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома – Шарья, 2010); международной научной конференции и школе-семинаре для молодых специалистов «Проблемы экологии. Чтения памяти проф. М.М. Кожова» (Иркутск, 2010); международной заочной конференции молодых ученых «Вклад молодых ученых в биологические исследования» (Иркутск, 2012); научно-теоретической конференции аспирантов и студентов Иркутского государственного университета (Иркутск, 2012); третьей международной научной конференции «Современные проблемы гидроэкологии. Перспективы, пути и методы решений» (Херсон, 2012).

Личный вклад соискателя. Создание и поддержание коллекции эпишуры для морфологического анализа, разработка методики учёта морфологических признаков эпишуры и их последующая оценка (подсчёт и измерение), камеральная и статистическая обработка данных, анализ результатов и подготовка публикаций проведены лично автором или при его непосредственном участии.

Публикации. По теме диссертации опубликована 21 работа, в том числе 4 статьи в научных журналах, рекомендуемых ВАК для публикации материалов кандидатских диссертаций.

Объём и структура работы. Диссертация изложена на 173 стр. и состоит из введения, четырёх глав, выводов и списка литературы, включающего 159 наименований, из них 70 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 8 таблицами и 45 рисунками.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность своему научному руководителю к.б.н. Е.Л. Ермакову за ценные советы и всестороннюю помощь в проведении исследований и написании работы. Автор благодарен за помощь и поддержку коллегам по работе из НИИ биологии ФГБОУ ВПО «ИГУ» Н.П. Блохиной, Н.И. Граниной, Е.А. Зилу, Л.Р. Измествева, Г.И. Кобановой, А.В. Пислегину, Е.В. Пислегиной, С.В. Шимараевой. Автор также признателен Л.И. Копыловой, Н.А. Левиной, А.В. Хороших.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ И ЕЁ СВЯЗЬ С ИЗМЕНЕНИЕМ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Рассмотрено влияние экологических факторов на сезонную динамику популяционной структуры по количественным признакам. Описаны имеющиеся сведения по сезонной динамике количественных признаков в природной популяции байкальской эпишуры.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследована природная популяция *E. baicalensis*. 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 рачков осуществляли сетью Джели с диаметром входного отверстия 37,5 см, размером ячеи 0,099 мм. Работа проводилась с материалом, зафиксированным в 4 % растворе формалина.

При выборе морфологических признаков исходили из следующих критериев: учёт мерных и счётных признаков, использование признаков, различающихся по физиологической специализации, местонахождению на теле организма. Исходя из этого, производили оценку 12 морфологических показателей, из которых выбрали шесть признаков, наиболее соответствующих поставленным в исследовании задачам.

Анализировали следующие морфологические признаки: 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), длина дистальной каудальной щетинки (ДКЩ) (рис. 1).

Исследование проводили в два этапа. На первом этапе изучали сезонную динамику средних значений, изменчивости, оцениваемую по коэффициенту вариации (CV) и фенотипической структуры у особей различных полов и стадий. Оценка сезонного изменения проводилась по четырем выборкам 2004 г.: весна (28 мая), лето (21 июля), осень (14 ноября) и зима (2 декабря).

В каждой выборке морфологические признаки оценивали у 20 самок и 20 самцов IV стадии, 50 самок и 50 самцов VI и V копеподитных стадий.

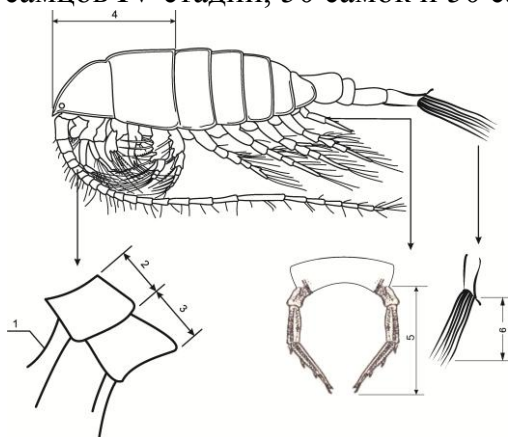


Рис.1. Количественные морфологические признаки *Epischura baicalensis* Sars.
1. ЧЩА; 2. 5ДСА; 3. 6ДСА; 4. ДЦФ; 5. ДН; 6. ДКЩ.

Эти половозрастные категории характеризуются важностью в популяционных процессах, дают возможность оценить половую и возрастную специфику, а также соответствуют критериям подбора морфологических признаков. Всего было исследовано 960 особей.

На втором этапе мы поставили задачу исследования внутригодовых изменений количественных морфологических признаков и их связь с температурными параметрами. Под последними понимали сроки наступления весеннего и осеннего перемешивания вод (гомотермии) и температуру воды в поверхностном слое (0–25 м). Сведения об изменении температуры и численности эпишуры в 2001 и 2004 гг. взяты из базы данных «Планктон» (№ гос. регистрации 200560028 от 21.10.2005 г.).

Для адекватного описания сезонной динамики структуры популяции проводили охват всех сезонов активной жизнедеятельности *E. baicalensis*. Для минимизации случайной вариации в пределах каждого сезона использовали по 2–4 взятых подряд пробы. Кроме этого, важным представляется вопрос, насколько обнаруженная нами картина повторяется из года в год. Для этого необходимо было провести анализ данных, собранных, как минимум, за два года и существенно расширить количество исследуемых сезонных проб, по сравнению с первым этапом. Мы взяли данные за 2001 и 2004 г, т.к. эти два года контрастны по основным экологическим факторам: температуре и влиянию фитопланктонного сообщества. Средняя темпе-

ратура воды в поверхностном слое (0–25 м) в 2001 г. была $3,62 \pm 0,16$ °С, а в 2004 – $4,40 \pm 0,15$ °С. Таким образом, 2001 г. был достоверно «холоднее» чем 2004 г.

Межгодовое влияние фитопланктона на экосистему пелагиали Байкала получило название «мелозирных» лет. Известно, что в годы бурного развития планктонных водорослей в Байкале («мелозирные» годы) байкальская эпишура испытывает существенное угнетение популяционных параметров, причины чего до сих пор неясны (Кожов, 1962; Афанасьева, 1977; Наумова, 2006). Так, в 2001 г. популяция эпишуры испытывала негативное влияние предшествовавшего «мелозирного» года, а в 2004 г. была полностью от него свободна.

Учитывая возможную половозрастную специфичность связи количественных признаков с температурой, а также необходимость сравнения полученных нами данных с результатами других исследователей, мы остановили свой выбор на взрослых самках. К сходным выводам при оценке размеров тела пришла и Э.Л. Афанасьева (1977).

Морфологическому анализу подвергли 9 выборок 2001 г.: весна (1 и 22 марта, 30 мая), лето (20 и 28 июня, 5 и 24 июля), осень (14 и 25 ноября) и 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). Зимние выборки в 2001 г. не учитывались из-за очень малого количества взрослых самок в этот сезон. В каждой пробе морфологические признаки оценивали у 50 особей. Всего было изучено 1250 взрослых самок.

При анализе данных использовали стандартные статистические подходы (Рокицкий, 1973; Закс, 1976; Гавриков, 2002), Обработку данных осуществляли с помощью программы Microsoft Excel 2007.

ГЛАВА 3. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ОСОБЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ПОЛОВОЗРАСТНЫХ КАТЕГОРИЙ *E. BAICALENSIS*

3.1. Сезонная динамика средних значений и изменчивости количественных морфологических признаков и её половозрастная специфика

Наиболее характерной особенностью возрастных различий были минимальные средние значения средних значений признаков ЧЩА, ДКЩ и ДН у особей IV стадии. Особи V стадии, обладали промежуточными средними значениями ЧЩА, ДКЩ и ДН, а рачки VI стадии – максимальными.

Оценку нормальности производили по (Закс, 1976; Гавриков, 2002). Установлено, что во всех случаях распределение не отличается от нормального.

Оценка достоверности проводилась по *t*-критерию: по ЧЩА - $t = 2,68$, $P < 0,01$ – у самок и $t = 2,18$, $P < 0,05$ – у самцов; по ДКЩ - $t = 10,78$, $P < 0,001$ (сравнивались только самцы); и по ДН - $t = 9,81$, $P < 0,001$ (сравнивались только самки).

По признаку ДЦФ, наиболее тесно связанному с общими размерами тела, самцы IV стадии были достоверно крупнее, чем V ($t = 2,25$, $P < 0,05$). Такая же тенденция выявилась при сравнении средних значений ДЦФ между самцами IV и VI стадий, а также между самками IV и V. Правда, в этих случаях различия были статистически недостоверны – $t = 0,67$, $P > 0,05$ и $t = 1,38$, $P > 0,05$. На наш взгляд, это может означать наличие сезонного отбора по этому признаку в течение года, особенно выраженного у самцов. Выявлено, что половые различия по исследованному комплексу признаков последовательно нарастают по мере прохождения стадий развития.

Как показал однофакторный дисперсионный анализ, сезонное изменение количественных морфологических признаков статистически достоверно (табл.1).

При рассмотрении качественного характера сезонной динамики мерных морфологических признаков у самцов и самок IV, V и VI копепоидитных стадий эпишуры установлено, что характер изменения средних значений признаков по сезонам специфичен (рис. 2).

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.

Пол	Признак	Источник изменчивости	SS	df	MS	F
VI копепоидитная стадия (взрослые особи)						
♀♀	ДЦФ	Проба	144954	3	48318	17,98***
		Случайное	526842	196	2688	
	ДН	Проба	92491	3	30830	16,09***
		Случайное	375588	196	1916	
♂♂	ДЦФ	Проба	113833	3	37944	27,24***
		Случайное	273012	196	1393	
	ДКЩ	Проба	220347	3	73449	14,80***
		Случайное	972997	196	4964	
V копепоидитная стадия						
♀♀	ДЦФ	Проба	84985	3	28328	40,89***
		Случайное	135798	196	693	
	ДН	Проба	106037	3	35346	25,71***
		Случайное	269477	196	1375	
♂♂	ДЦФ	Проба	32394	3	10798	29,17***
		Случайное	72544	196	370	
	ДН	Проба	72956	3	24319	16,63***
		Случайное	286640	196	1462	
IV копепоидитная стадия						
♀♀	ДЦФ	Проба	13270	3	4423	3,79*
		Случайное	88594	76	1166	
	ДН	Проба	6730	3	2243	4,12**
		Случайное	41355	76	544	
♂♂	ДЦФ	Проба	32246	3	10749	13,33***
		Случайное	61285	76	806	
	ДН	Проба	43127	3	14376	26,84***
		Случайное	40698	76	536	

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

Другими словами, сезонная динамика по каждой половозрастной категории и каждому признаку индивидуальна, что свидетельствует о разнообразии механизмов влияния экологических факторов на исследуемую популяцию. Например,

можно предположить, что влияние температуры, может быть и прямым, и косвенным.

Тем не менее, можно выявить две основные тенденции сезонной динамики количественных морфологических признаков: средние значения количественных морфологических признаков у взрослых особей в течение периода активной жизнедеятельности увеличиваются, а у особей V – уменьшаются. Рассмотрим их на примере ДЦФ (рис. 2, Б). Так, у взрослых самок из весенней выборки средние значения этого признака ниже, чем в остальных выборках.

Взрослые самцы из весенней и летней выборок характеризуются низкими ДЦФ, а в осенне-зимних сборах имеют более высокие значения признака. Схожий характер обнаруживает сезонная динамика средних значений по данному признаку у самок и самцов IV стадии, зато для рачков V стадии свойственна инверсионная картина, то есть средние значения ДЦФ у рачков из весенней и летней выборок были больше, чем из осенней и зимней выборок.

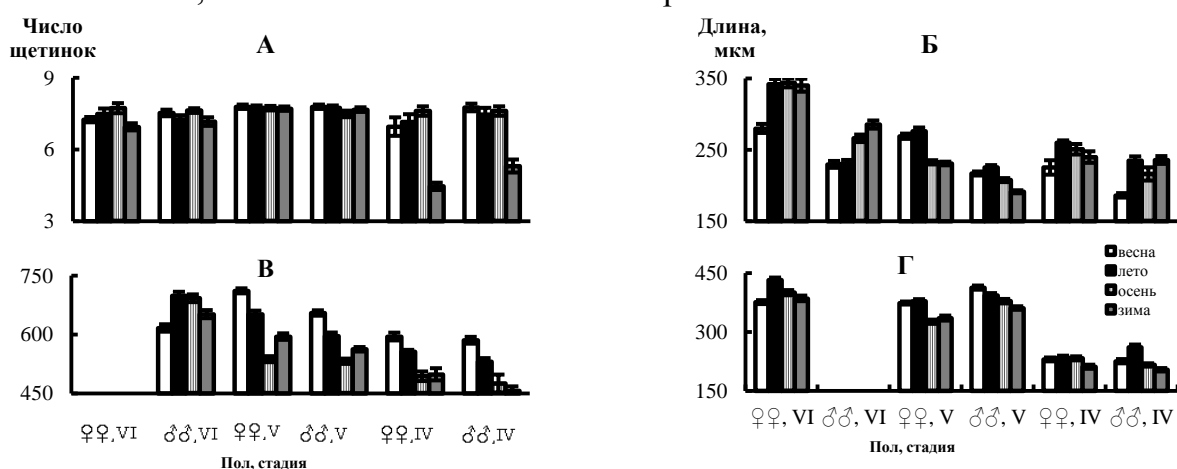


Рис. 2. Сезонная динамика средних арифметических количественных мерных морфологических признаков у особей разных полов VI, V и IV копеподитных стадий. А – ЧЦА, Б – ДЦФ, В – ДКЩ, Г – ДН.

Поскольку ДЦФ – признак, в наибольшей степени отражающий размеры тела, то результаты исследований можно рассматривать как подтверждение сведений о том, что взрослые самки и самцы, а также IV копеподитная стадия весной мелкие, а летом – крупные. Однако наличие крупных особей V копеподитной стадии в начале активного периода жизнедеятельности и мелких в конце этого периода обнаружено впервые и ранее на *E. baicalensis* не наблюдалось.

Тенденция снижения средних признаков от весны к осени также выражена у особей V копеподитной стадии по ДКЩ и ДН и у IV – по ДКЩ.

Полученным результатам можно дать следующее объяснение. Во-первых, в подледный период наличие мелких взрослых особей и крупных V стадии, может свидетельствовать об «ускоренном» прохождении развития V стадии в этот сезон года. Вследствие этого превращение во взрослых особей не сопровождается существенным увеличением размеров тела.

Во-вторых, в летний период, когда численность и плотность популяции максимальна (Кожов, 1962; Афанасьева, 1977), резкие различия по размерам тела между взрослыми самками и особями V копеподитной стадии могут являться результатом конкуренции между ними. Известно, что большие размеры тела особей при повышенной плотности населения в популяциях многих видов животных являются результатом конкурентных взаимоотношений (Пианка, 1981; Гиляров, 1990; Лиди-

кер, 2000; Гречаный и др., 2004). Особи V стадии *E. baicalensis* могут изменить адаптивную стратегию, например, отказавшись от интенсивных трофических миграций, следствием чего является уменьшение их размеров тела. Ранее такая стратегия была описана у взрослых самцов (Ермаков, 2011).

Таким образом, полученные результаты, на наш взгляд, могут рассматриваться в качестве доказательства наличия как прямого, так и косвенного влияния экологических факторов, таких как температура, на размеры тела особей в изученной природной популяции байкальской эпишуры.

Для анализа общепопуляционной фенотипической изменчивости использовали коэффициент вариации (*CV*) (рис. 3). Обращает на себя внимание, что сезонная динамика *CV* выражена значительно слабее, чем изменение средних значений.

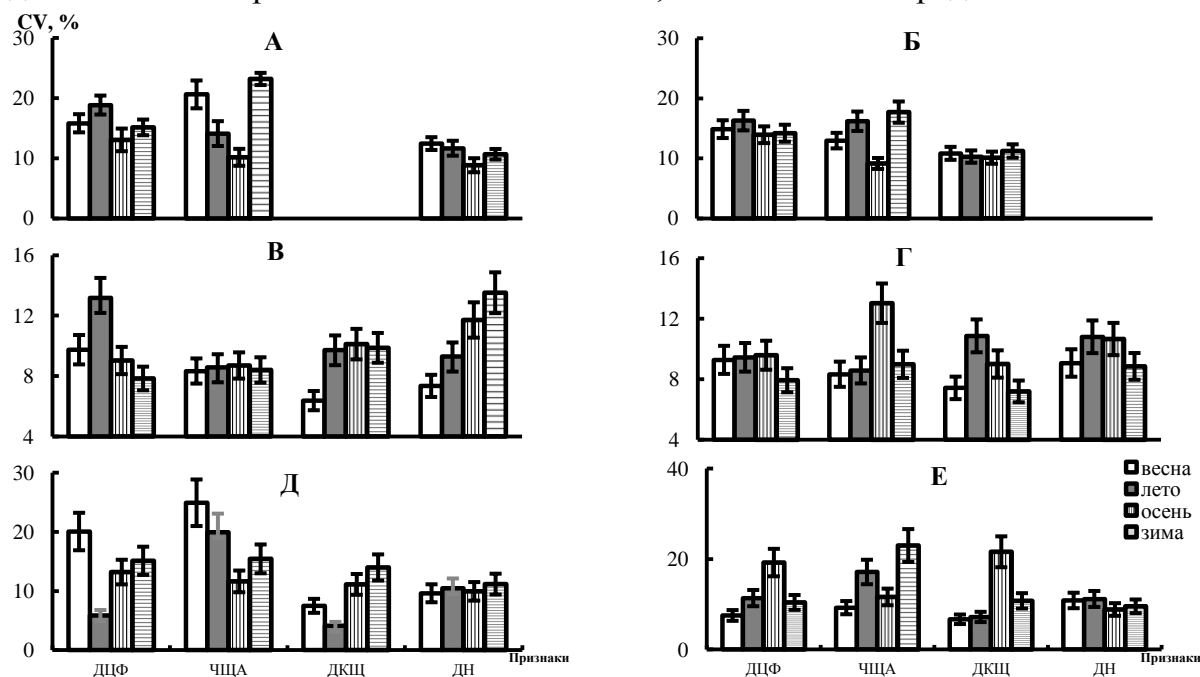


Рис. 3. Сезонная динамика изменчивости (*CV*) количественных морфологических признаков у особей разных полов VI, V и IV копепоидитных стадий. А – ♀♀ VI, Б – ♂♂ VI, В – ♀♀ V, Г – ♂♂ V, Д – ♀♀ IV, Е – ♂♂ IV

3.2. Сезонная динамика фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам у особей разного пола и возраста

При анализе сезонной динамики количественных морфологических признаков были выделены фенотипические классы у всех полов и стадий по мерным признакам: с низкими (Н-класс), промежуточными (П-класс) и высокими (В-класс) значениями признаков. По счётному признаку – ЧЩА было выделено два класса: с низкими (Н-класс) и высокими (В-класс) значениями признака.

Так, по ДЦФ у различных половозрастных категорий старших копепоидитных стадий *E. baicalensis* к определяющим относятся П- и Н-классы особей (рис. 4). У самок IV и V стадий важную роль в динамике фенотипической структуры играют особи П- и В-классов. Поскольку ДЦФ – признак, отражающий размеры тела, то по сезонной динамике его фенотипической структуры можно судить об изменении соотношения особей с мелкими, промежуточными и крупными размерами тела. Результаты нашего исследования показали, что количество особей с промежуточными размерами тела (П-класс) весьма существенно в течение всего года, а сезонная динамика размеров тела определяется изменением соотношения особей мелких и

средних размеров (Н- и П-классы), либо колебанием числа особей со средними и крупными размерами (П- и В-классы по).

Отличием фенотипической структуры по ДКЩ, по сравнению с ДЦФ является существенно большее количество особей с высокими значениями признака (рис. 5). В этом случае бимодальность в распределении признака также отсутствует, а вклад особей с промежуточными значениями в сезонную динамику фенотипической структуры также весьма существенен.

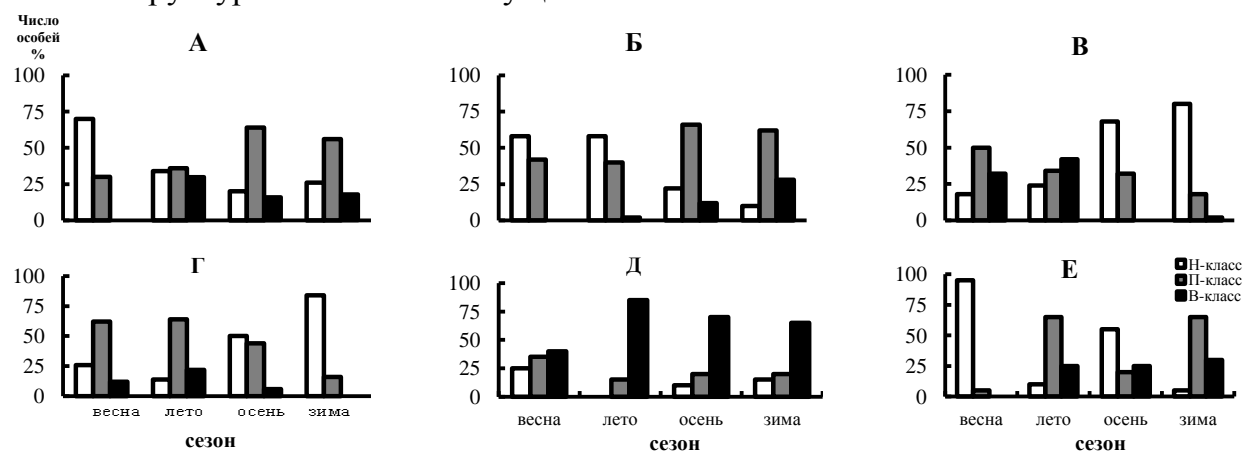


Рис. 4. Сезонная динамика фенотипической структуры по ДЦФ. А – самки VI, Б – самцы VI, В – самки V, Г – самцы V, Д – самки IV, Е – самцы IV.

Эти данные являются новыми, так как ранее в работе Э.Л. Афанасьевой (1977) было показано, что статистическое распределение взрослых самок по общим размерам тела летом обладает бимодальностью, когда количество особей с промежуточными размерами ничтожно мало, а численность мелких и крупных особей, наоборот, очень велика.

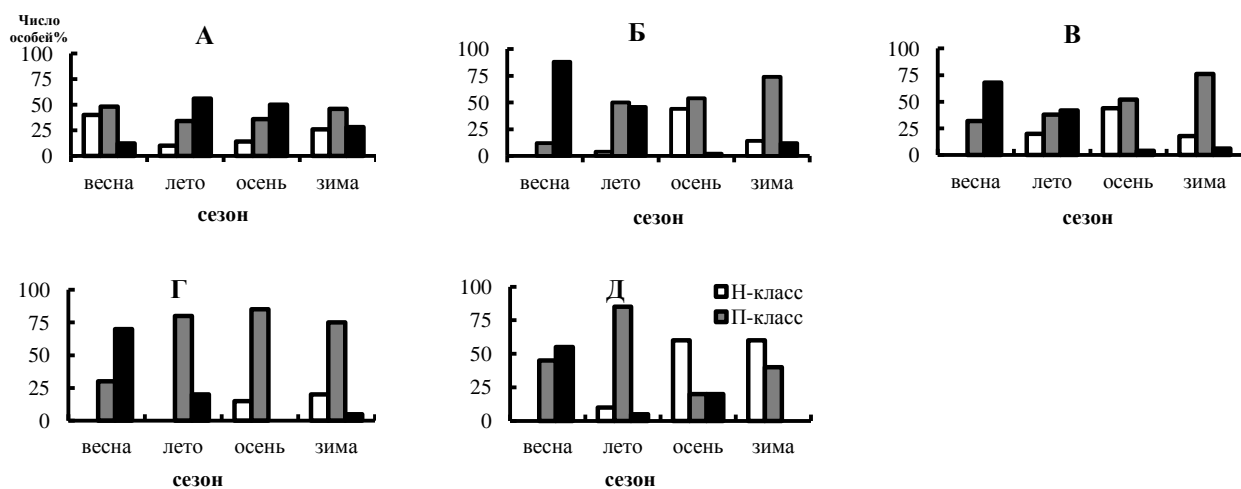


Рис. 5. Сезонная динамика фенотипической структуры по ДКЩ. А – самцы VI, Б – самки V, В – самцы V, Г – самки IV, Д – самцы IV.

Такой эффект ранее рассматривался в качестве важного аргумента в пользу утверждения о прямом влиянии экологических факторов, главным образом температуры, на сезонную динамику размеров тела (Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993). Считалось, что этот механизм – единственно возможный.

Проведённые нами исследования позволяют предположить, что имеет место более «мягкий» сценарий изменения соотношения классов особей с различными размерами тела. При этом отсутствие перерывов в распределении признака свиде-

тельствует о том, что существует, по крайней мере, два механизма влияния сезонно меняющихся экологических фактов. Кроме прямого воздействия, например температуры воды на скорость развития и размеры тела, возможно и косвенное, когда изменение фактора приводит к дифференциальной выживаемости особей в изменившихся условиях. Признаком, на который действует отбор, в данном случае могут быть и общие размеры тела. Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что сезонная динамика обцепопуляционных средних значений комплекса количественных морфологических признаков осуществляется за счёт сезонной перегруппировки фенотипической структуры. Поскольку фенотипические различия могут определяться и генетическими факторами, на сезонные изменения фенотипической структуры оказывает влияние и естественный отбор.

Полученные результаты подтверждают наши предположения о том, что существует, по крайней мере, два механизма влияния сезонно меняющихся экологических факторов на количественные морфологические признаки, в том числе связанные с размерами тела. Первый механизм, описанный ранее (Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993; Тимошкин и др., 1995), состоит в прямом влиянии экологических факторов на количественные морфологические признаки. Второй механизм, существование которого подтверждается результатами настоящей диссертационной работы, заключается в косвенном влиянии экологических факторов на количественные морфологические признаки.

ГЛАВА 4. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ВЗРОСЛЫХ САМОК *E. BAICALENSIS* И ЕЁ СВЯЗЬ С ТЕМПЕРАТУРОЙ

4.1. Сезонная динамика количественных морфологических признаков на обцепопуляционном уровне

На следующем этапе исследований были изучены сезонные колебания средних, изменчивости и фенотипической структуры количественных морфологических признаков у взрослых самок от сроков весенней и осенней гомотермии, и летнего максимума температур. Такая постановка задачи позволяла нам установить возможность косвенного влияния экологических факторов на природную популяцию *E. baicalensis*. При помощи метода однофакторного дисперсионного анализа было показано, что внутригодовые изменения количественных морфологических признаков статистически достоверны во всех случаях, за исключением 5ДСА и ЧЩА в 2001 г. (табл. 2).

В результате изучения колебаний средних значений количественных морфологических признаков в течение года обнаружено от двух до пяти периодов возрастания. Несмотря на то, что оба исследованных года существенно отличаются по основным экологическим факторам, мы наблюдаем циклический характер сезонной динамики, чётко демонстрирующий повторяемость в оба года (рис. 6).

Таблица 2

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

Признак	Год	Источник изменчивости	SS	df	MS	F
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	

Интерес представляет и оценка изменчивости исследованных количественных морфологических признаков.

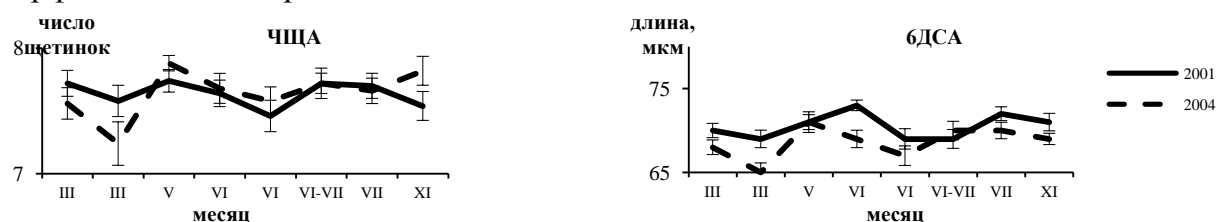


Рис. 6. Сравнительный анализ динамики общепопуляционных среднеарифметических ЧЩА и 6ДСА за 2001 – 2004 гг.

Сравнивая изменчивость разных признаков можно заметить, что максимальные значения обнаружили ДЦФ и ДН – мерные признаки. Так, CV ДЦФ в 2001 г. составил $15,67 \pm 0,522$; в 2004 г. $15,09 \pm 0,377$; CV ДН в 2001 г. – $16,31 \pm 0,544$; в 2004 г. – $13,45 \pm 0,336$. Минимальные значения CV характерны для ЧЩА: в 2001 г. $10,43 \pm 0,348$, в 2004 г. – $9,90 \pm 0,247$, что, вероятно, связано с высокой консервативностью данного признака. Показатели CV по 5ДСА значительно выше, чем по 6ДСА. Так, в 2001 г. CV по 5ДСА оказались равными $14,10 \pm 0,470$; а в 2004 г. – $14,44 \pm 0,361$. По 6ДСА значения CV в 2001 г. были равны $9,68 \pm 0,323$; а в 2004 г. – $12,25 \pm 0,306$. Различия в уровне CV между 5ДСА и 6ДСА могут свидетельствовать о значительной метамерной изменчивости антенн у эпишуры. Оценка внутригодо-

вых колебаний изменчивости морфологических признаков за два года так же, как и динамика средних значений, показала повторяемость и цикличность (рис. 7).

Таким образом, при сравнении данных за 2001 и 2004 гг. была обнаружена цикличность и повторяемость сезонной динамики средних и изменчивости комплекса количественных морфологических признаков. С учетом отличий этих двух лет по температуре воды и влиянию фитопланктона, результаты, на наш взгляд, свидетельствуют в пользу существенного вклада циклического сезонного отбора в обнаруженную динамику.

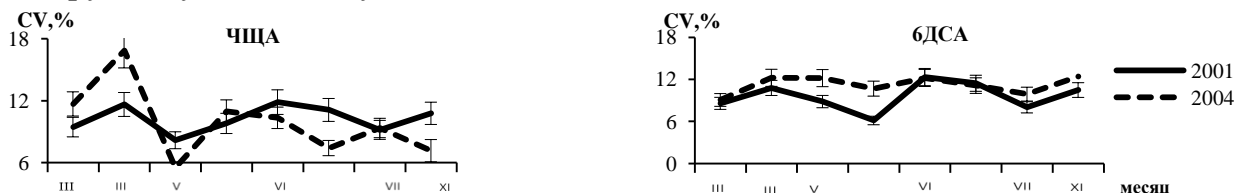


Рис. 7. Сравнительный анализ сезонной динамики общепопуляционной изменчивости (CV) ЧЩА и БДСА за 2001 - 2004 гг.

Мы предположили, что основным экологическим фактором, выступающим в роли косвенного, являются температурные параметры, такие как периоды перемешивания вод (гомотермия) и температура поверхностного слоя. На примере сезонных изменений средних значений ЧЩА и БДСА можно видеть, что первый период возрастания совпадает с началом периода весенней гомотермии, второй – с окончанием, третий – с летним максимумом температур в поверхностном слое, пятый – с началом периода осенней гомотермии (рис. 8). Экологический фактор, индуцирующий четвертый период возрастания, возможно, связан с летне-осенней сукцессией фитопланктонного сообщества – сменой «летних» форм на «осенние». Так же, на примере ЧЩА и БДСА можно видеть, что изменчивость в периоды весенней и осенней гомотермии, а также летнего максимума температур снижается (рис. 8). Сходная картина характерна и для других морфологических признаков.

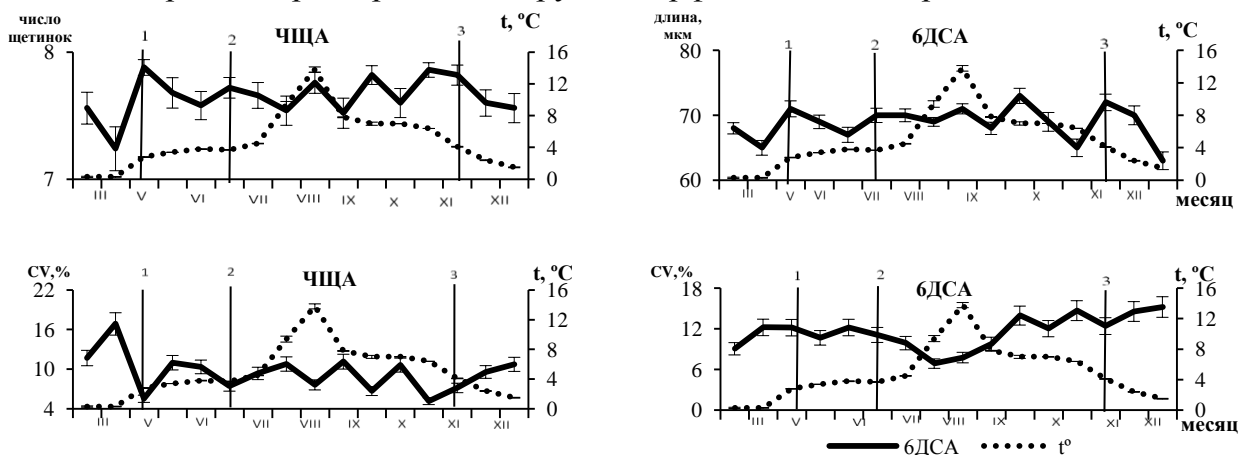


Рис. 8. Сезонная динамика средних значений и изменчивости и температуры поверхностного слоя воды (0-25 м). 1 – начало весенней гомотермии, 2 – окончание весенней гомотермии, 3 – начало осенней гомотермии.

4.2. Внутригодовые изменения фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам

При оценке фенотипической структуры по морфологическим признакам, были выделены следующие классы: ОН-класс (с очень низкими значениями), Н-класс,

В-класс, ОВ-класс (с очень высокими значениями), П-класс, ПМ-класс (с промежуточными малыми значениями), ПБ-класс (с промежуточными большими значениями).

Все исследованные признаки по типу фенотипической структуры можно разделить на две группы (рис. 9). К первой относятся ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА. Фенотипическая структура признаков этой группы характеризуется принадлежностью 60-90 % всех особей к одному модальному классу.

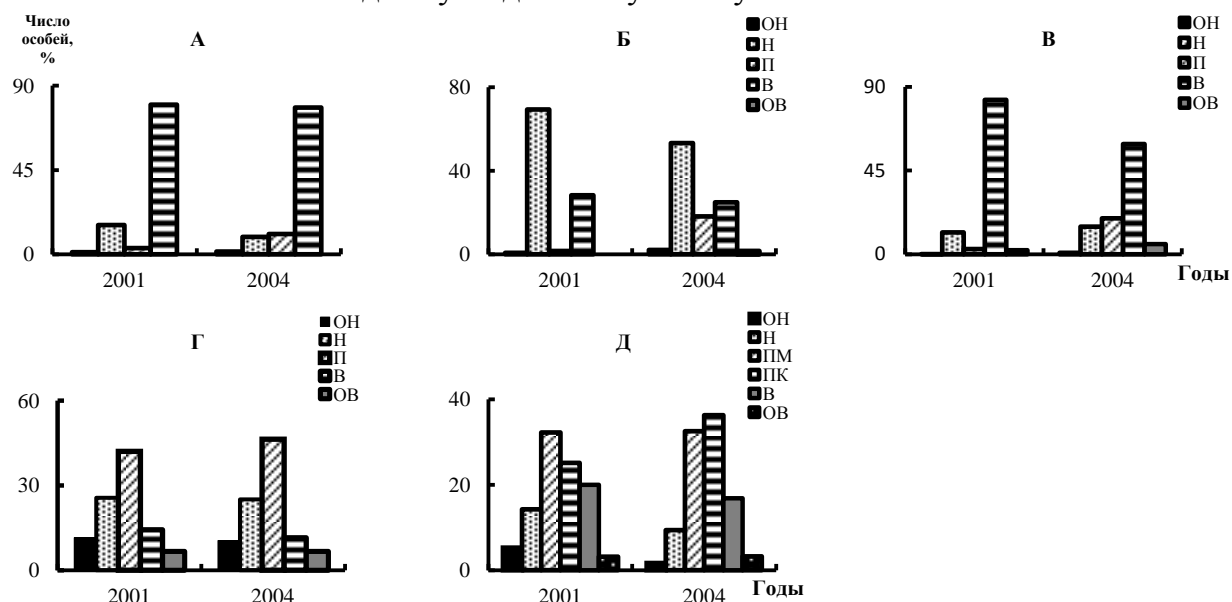


Рис. 9. Фенотипическая структура по количественным морфологическим признакам *E. baicalensis* в 2001 и 2004 гг. А – ЧЩА, Б – 5ДСА, В – 6ДСА, Г – ДЦФ, Д – ДН.

По 5ДСА это Н-класс, а по 6ДСА и ЧЩА – это В-класс. Кроме того, специфической особенностью фенотипической структуры этих признаков в 2001 г. является ярко выраженная бимодальность, т.е. наличие в распределении значительных частот фенотипов с низкими и высокими значениями признаков (Н- и В-классы) и незначительное, вплоть до полного отсутствия, количество фенотипов с промежуточными значениями признаков (П-класс). Такой характер фенотипической структуры типичен для признаков с дискретной вариацией, которые слабо связаны с общими размерами тела.

На таксономически близких видах показано, что эти признаки жёстко контролируются генетически (Глотов, Тараканов, 1985; Thoday et al., 1963; Фолконер, 1986; Гречаный и др., 1998; Ермаков, 2000; Dworkin et al., 2007), а прямое влияние экологических факторов на них невелико. Согласно нашим данным, у *E. baicalensis* по этим признакам выражены межгодовые различия.

Ко второй группе относятся ДЦФ и ДН. Фенотипическая структура популяции по этим признакам имеет типичное нормальное распределение частот фенотипических классов с выраженной модой, в которой особи имеют промежуточные значения признаков (П-, ПМ- и ПК-классы). ДЦФ и ДН – классические мерные признаки с большей адаптивной ценностью. Прямое влияние экологических факторов, в том числе температуры воды, сказывается в первую очередь именно на них. По признакам этой группы межгодовые различия в фенотипической структуре отсутствуют.

Таким образом, динамика выбранных нами признаков достаточно разнообразна. Это подтверждает правильность использованных критериев подбора призна-

ков для исследования, так как позволяет охарактеризовать разнообразные сценарии сезонной динамики количественных морфологических признаков и обобщить причинно-следственные связи межгодовых различий.

Применение χ^2 -критерия для оценки сезонной динамики фенотипической структуры показало её достоверность по всем признакам в оба года. В 2001 году: ЧЩА $\chi^2 = 82,6$, $df = 24$, $P < 0,001$; 5ДСА $\chi^2 = 237,9$, $df = 32$, $P < 0,001$; 6ДСА $\chi^2 = 257,9$, $df = 32$, $P < 0,001$; ДЦФ $\chi^2 = 245,0$, $df = 32$, $P < 0,001$; ДН $\chi^2 = 215,8$, $df = 40$, $P < 0,001$. По 2004 году аналогичные данные составили: ЧЩА $\chi^2 = 320,1$, $df = 45$, $P < 0,001$; 5ДСА $\chi^2 = 307,9$, $df = 60$, $P < 0,001$; 6ДСА $\chi^2 = 759,9$, $df = 60$, $P < 0,001$; ДЦФ $\chi^2 = 1070,2$, $df = 60$, $P < 0,001$; ДН $\chi^2 = 2127,9$, $df = 75$, $P < 0,001$.

Анализ сезонной динамики фенотипической структуры подтверждает результаты исследования средних значений и изменчивости комплекса количественных морфологических признаков взрослых самок *E. baicalensis* на общепопуляционном уровне. Очевидна цикличность и повторяемость сезонных изменений фенотипической структуры в 2001 и 2004 гг.

Ключевыми периодами в перестройке фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* можно считать периоды весенней гомотермии, летней стратификации, максимального прогрева поверхностного слоя, начало периода осенней гомотермии (рис. 10).

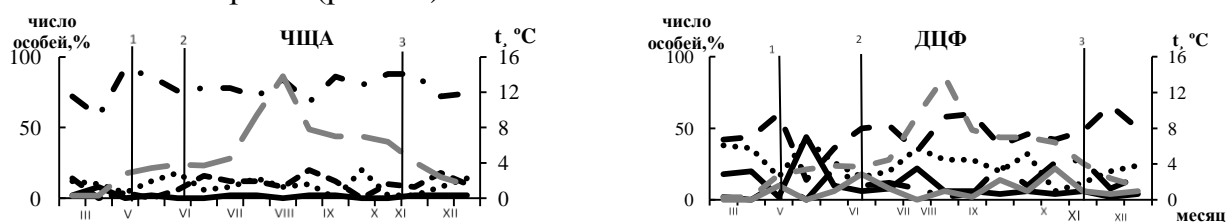


Рис. 10. Сезонная динамика фенотипической структуры на фоне сезонного изменения температуры поверхностного слоя воды (0-25 м). 1 – начало весенней гомотермии, 2 – окончание весенней гомотермии, 3 – осенняя гомотермия.

Мы сравнили соотношение между фенотипическими классами в точках возрастания, и точках снижения средних значений в оба исследованных года. Картина оказалась очень интересной (рис. 11). Данные были разделены на группы с мелкими и крупными значениями признаков. Оказалось, что по ЧЩА и 6ДСА группы проб, где особи имели малые значения признаков, обладали мономодальным распределением, а с большим – бимодальным.

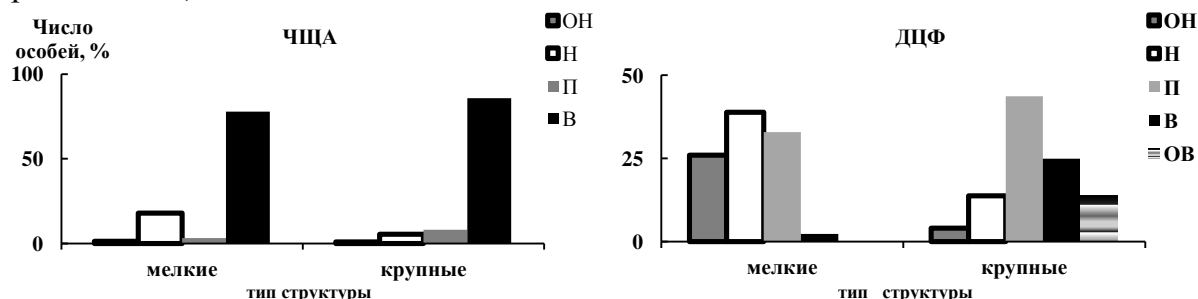


Рис. 11. Типы фенотипической структуры по количественным морфологическим признакам при снижении (мелкие) и возрастании (крупные) средних арифметических значений.

В этом случае повышение общепопуляционных средних значений сопровождалось появлением класса с промежуточными значениями признаков, а понижение характеризовалось почти полным исчезновением этого класса особей. Кроме

этого, 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 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 нами результатам, сезонная динамика 5ДСА в природной популяции байкальской эпишуры определяется, в первую очередь, естественным отбором. В качестве селективных факторов могут выступать перемешивание вод и изменение температуры поверхностного слоя.

По признакам, связанными с размерами тела (ДЦФ и ДН), как среди выборок с низкими, так и среди проб с высокими значениями признака, характерно мономодальное распределение.

Таким образом, на основании анализа перестроек фенотипической структуры природной популяции, ведущих к увеличению или снижению общепопуляционных средних значений можно констатировать, что степень влияния естественного отбора по разным морфологическим признакам может отличаться. Если расположить исследованные признаки в направлении снижения влияния отбора, то получится следующий ряд: 5ДСА – ЧЩА и 6ДСА – ДЦФ и ДН.

4.3. Корреляция между количественными морфологическими признаками у особей *E. baicalensis* и её сезонная динамика

Для оценки связи между каждой парой признаков по каждому году использовали коэффициенты корреляции Пирсона (r) (Рокицкий, 1973). При этом определяли суммарную связь по всем сезонным выборкам за год, при этом для 2001 г. *df* были равны 448, а для 2004 – 798. Результаты представлены в табл. 3.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции (r) между количественными морфологическими признаками *E. baicalensis* в 2001 и 2004 гг.

Пары признаков	Год	
	2001	2004
ДЦФ × ДН	0,42***	0,35***
ДЦФ × 6ДСА	0,10*	0,17**
ДЦФ × 5ДСА	0,13**	0,16**
ДЦФ × ЧЩА	0,03	0,11**
ДН × 6ДСА	0,10*	0,18**
ДН × 5ДСА	0,12*	0,18**
ДН × ЧЩА	-0,10*	0,07*
6ДСА × 5ДСА	-0,09	0,31***
6ДСА × ЧЩА	0,07	0,05
5ДСА × ЧЩА	-0,11*	0,03

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

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. Корреляция ДЦФ и ДН с ЧЩА оказалась очень проти-

воречивой. Так, между ДЦФ и ЧЩА в 2001 г. она на достоверном уровне не проявлялась, а в 2004 г. была статистически значима и положительна. В паре ДН × ЧЩА связь по каждому году была достоверна, но в 2001 г. она была отрицательная, а в 2004 г. – положительна.

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). Примерно такой же вывод можно сделать и в отношении 5ДСА и 6ДСА.

Поскольку корреляцию можно рассматривать как показатель вариации признаков, то её сезонная динамика представляет интерес. Показано, что сезонное изменение парных корреляций между признаками имеет циклический характер, обнаруживая от двух до пяти периодов возрастания (рис. 12). Резкие изменения уровня корреляции чаще всего происходят в периоды весенней и осенней гомотермии.

Достоверный уровень связи также приходится на эти периоды.

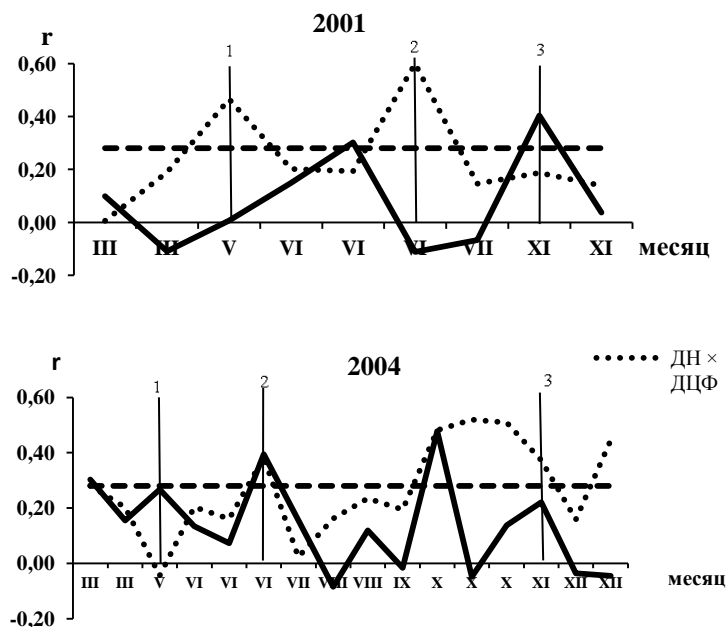


Рис. 12. Сезонные изменения коэффициентов парной корреляции Пирсона (r) между количественными морфологическими признаками в 2004 г. Достоверный r при $P \leq 0,05$. 1 – начало весенней гомотермии, 2 – окончание весенней гомотермии, 3 – начало осенней гомотермии.

Как известно, сокращение изменчивости при воздействии стрессовых факторов происходит за счёт отбора наиболее приспособленных особей (Алтухов, 2003; Bakker et al., 2010). В нашем случае это означает селекционную элиминацию особей с низкой или высокой связью между морфологическими признаками, связанными с размером тела, движением и ориентацией в пространстве в периоды весенней гомотермии.

Цикличность, обнаруженная в сезонном изменении коэффициентов корреляции, сходна с внутригодовой динамикой средних значений и изменчивости количественных морфологических признаков.

В отношении таких признаков, как ЧЩА или 5ДСА можно полагать, что прямое влияние на них экологических факторов менее существенно, чем на ДЦФ и ДН. Два последних признака связаны с размерами тела, поэтому прямое влияние на

них экологических факторов, прежде всего температуры среды, сомнений не вызывает.

Анализируя причины цикличности изменения количественных морфологических признаков в целом, можно сделать несколько предположений. Так, известно, что на протяжении только копеподитного периода эпишура линяет пять раз. Быть может, наблюдаемые циклы – это «след» пяти копеподитных линек. Однако в таком случае мы должны допустить, что у эпишуры в году только одно поколение. Хотя этот вопрос в настоящее время вызывает дискуссии, все оппоненты сходятся в одном – у эпишуры более чем одно поколение в году (Афанасьева, 1977; Кожова, Бейм, 1993; Тимошкин и др., 1995; Наумова, 2006).

Так, вначале полагали, что существует только два поколения – зимнее и летнее (Афанасьева, 1977), затем было высказано предположение о возможном наличии трёх генераций: зимней, летней и осенней (Кожова, Бейм, 1993).

Наконец, в последнее десятилетие появились сведения, подтверждающие наличие у байкальской эпишуры до четырёх поколений в году (Наумова, 2006). Согласно имеющимся у нас данным, сезонное изменение численности различных возрастных групп у *E. baicalensis* в 2001 и 2004 гг. обнаруживает от двух до пяти периодов возрастания в году. Такую же сезонную динамику проявляет и изменение комплекса количественных морфологических признаков по целому ряду показателей. Таким образом, результаты нашей работы могут свидетельствовать о наличии у *E. baicalensis* до пяти поколений в году.

Ещё одна точка зрения заключается в том, что такое количество циклов может являться результатом действия естественного отбора, косвенным фактором которого являются температурные параметры. Прежде всего, отметим, что точное совпадение периодов возрастания средних значений сразу по пяти различным количественным признакам у взрослой эпишуры чрезвычайно трудно объяснить прямым влиянием температуры, при которой происходит индивидуальное развитие. Если такое влияние имело бы место, то не должно было бы наблюдаться полного совпадения во времени периодов возрастания значений признаков и периодов гомотермии и летнего максимума температур.

Согласно выдвигаемой нами гипотезе, начало и конец активного перемешивания поверхностных вод, а также летний максимум температур приводят к косвенному возрастанию размеров тела. Чтобы понять, почему это происходит, необходимо учесть, что суточные вертикальные миграции байкальской эпишуры – важнейшая и неотъемлемая особенность ее биологии. Интенсивное перемешивание вод препятствует вертикальным миграциям, а стрессовая для эпишуры высокая температура воды в период летнего максимума требует более глубокого погружения. В обоих случаях энергетические затраты на миграцию возрастают, поэтому успешно их совершать могут, очевидно, более сильные, крупные особи, обычно обладающие повышенной двигательной и миграционной активностью (Пианка, 1981; Гречаный, 2004; Корзун, 2007). Именно это обстоятельство и определяет отбор более крупных особей в периоды весеннего и осеннего перемешивания вод и температурного максимума.

ВЫВОДЫ

1. Средние значения количественных морфологических признаков у взрослых особей *E. baicalensis* в течение периода активной жизнедеятельности увеличиваются, а у особей V копеподитной стадии – уменьшаются. Эти изменения формируются за счёт сезонной трансформации фенотипической структуры.

2. Сезонная динамика средних значений и изменчивости количественных морфологических признаков имеет циклический характер, обнаруживая в течение года от двух до пяти периодов возрастания. В периоды весеннего и осеннего перемешивания вод (гомотермии) и летнего максимума температур наблюдается увеличение средних значений и снижение изменчивости исследованных количественных морфологических признаков.

3. Максимальная корреляция между значениями морфометрических признаков у взрослых самок встречается чаще всего в периоды весенней и осенней гомотермии.

4. Фенотипическая структура по ЧЩА, 5ДСА и 6ДСА характеризуется низким количеством фенотипов с промежуточными значениями признака (П-класс) и высоким – с крайними значениями (Н- и В-классы). Фенотипическая структура по ДЦФ и ДН характеризуется преобладанием фенотипов с промежуточными значениями признаков (П-, ПМ- и ПК классы).

5. Механизм влияния температуры воды на сезонную динамику количественных морфологических признаков, в том числе – связанных с размерами тела может быть как прямым, так и косвенным. При прямом влиянии температура воды может ускорять или замедлять развитие, влияя на средние размеры тела особей разного пола или возраста. При косвенном влиянии, температура воды, а также периоды гомотермии являются селективными факторами, обуславливающими отбор более крупных особей в периоды гомотермии и летнего максимума температур.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

1. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика половой структуры южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars на глубинах 0–50 м и 50–250 м в течение 2001–2004 гг. / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Известия ИГУ. Сер. Биология. Экология. – 2011. – Т. 4, № 3. – С. 83–92.

2. Ермаков Е.Л. Сравнительный анализ сезонной динамики природной популяции *Epischura baicalensis* Sars из Южного Байкала по количественным морфологическим признакам в 2001 и 2004 гг. / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Вестник ИрГСХА. – 2012. – Вып. 48. – С. 63–73.

3. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика коррелятивных взаимосвязей комплекса количественных морфологических признаков у особей байкальской эпишуры / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Вестник ИрГСХА. – 2013. – Вып. 56. – С. 39–45.

4. Русановская О.О., Ермаков Е.Л. Сезонная динамика морфометрических признаков у особей старших копеподитных стадий в природной популяции байкальской эпишуры // Известия Самарского НЦ РАН Сер. «Биология». – 2013. – Т. 15, №. 3 (3). – С. 1146–1149.

Публикации в других изданиях, а также в материалах международных и всероссийских конференций:

5. Русановская О.О. Сезонная динамика морфологических признаков байкальской эпишуры / О.О. Русановская // Проблемы естественно-научного образования: Материалы конф. по итогам научн.-исслед. работ студентов (Сборник научных публикаций). – Иркутск, 2008. – С. 61.

6. Русановская О.О. Морфологические признаки байкальской эпишуры как показатель экологического мониторинга / О.О. Русановская // Экология России и

сопредельных территорий: Мат-лы XIII междунар. экологической студенческой конф. / Новосибирский гос. ун-т. – Новосибирск, 2008. – С. 30–31.

7. Русановская О.О. Сезонная динамика морфологических признаков в природной популяции байкальской эпишуры / О.О. Русановская // Вопросы организации и ведения локального общественного экологического мониторинга: Сб. научных статей – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та, 2008. – С. 56–58.

8. Русановская О.О. Фенотипическая структура природной популяции *Epischura baicalensis* Sars по количественным морфологическим признакам и её сезонная динамика / О.О. Русановская, Е.Л. Ермаков // Актуальные проблемы биологии и экологии: Мат-лы докл. XVI Всероссийск. молодёжн. науч. конф., – Сыктывкар, 2009. – С. 178–181.

9. Русановская О.О. Сезонная динамика численности и возрастно-половой структуры природной популяция байкальской эпишуры *Epischura baicalensis* Sars / О.О. Русановская, Е.Л. Ермаков, Н.А. Левина // Актуальные проблемы биологии и экологии: Мат-лы докл. XVI Всероссийск. молодёжн. науч. конф., – Сыктывкар, 2009. – С. 181–183.

10. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика численности и механизмы её саморегуляции южно-байкальской природной популяция эпишуры / Е.Л. Ермаков, Н.А. Левина, О.О. Русановская // Вопросы дальнейшего развития регионов России в условиях мирового финансового кризиса: Мат-лы междунар. научн-практ. конф. – Шарья, 2009. – Т. 2. – С. 61–63.

11. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика структуры южно-байкальской природной популяция эпишуры по количественным морфологическим признакам / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Вопросы дальнейшего развития регионов России в условиях мирового финансового кризиса: Мат-лы междунар. научн.-практ. конф. – Шарья, 2009. – Т. 2, – С. 64–65.

12. 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 // Известия ИГУ. Сер. Биология. Экология. – 2009. – Т. 2, № 2. – С. 87-90.

13. Русановская О.О. Структура изменчивости количественных морфологических признаков у самок *Epischura baicalensis* Sars из южно-байкальской природной популяции / О.О. Русановская, Е.Л. Ермаков // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова: Тез. докл. междунар. науч. конф. и школы-семинара для молодых специалистов. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2010 – С. 231.

14. Русановская О.О. Сезонная динамика количественных мерных морфологических признаков *Epischura baicalensis* в южно-байкальской природной популяции / О.О. Русановская, Е.Л. Ермаков // Известия ИГУ. Сер. Биология. Экология. – 2010. – Т. 3, № 1. – С. 86–91.

15. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика изменчивости количественных морфологических признаков *Epischura baicalensis* Sars в южнобайкальской природной популяции / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія. – 2010. – Т. 43, № 2 – С. 175–177.

16. Ермаков Е.Л. Временная динамика количественных морфологических признаков у самок в южнобайкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Современные проблемы гидроэкологии:

Тез. докл. 4-й Междунар. науч. конф., посвящ. памяти проф. Г.Г. Винберга. – С-Петербург, 2010. – С. 432.

17. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика асимметрии количественных морфологических признаков в южно-байкальской природной популяции *Epischura baicalensis* / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Регионы в условиях неустойчивого развития: Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. – Кострома–Шарья, 2010. – Т. 2 – С. 388–390.

18. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика половой структуры южнобайкальской природной популяции *Epischura baicalensis* Sars на различных глубинах / Е.Л. Ермаков, О.О. Русановская // Регионы в условиях неустойчивого развития: Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. – Кострома–Шарья, 2010. – Т. 2 – С. 390–394.

19. Русановская О.О. Коррелятивные взаимосвязи комплекса количественных морфологических признаков у особей *Epischura baicalensis* Sars 1900 и их сезонная динамика. / О.О. Русановская, Е.Л. Ермаков // Вклад молодых ученых в биологические исследования: Сб. трудов междунар. заочной конф. молодых ученых. – Иркутск, 2012. – С. 114–118.

20. Русановская О.О. Сезонная динамика фенотипической изменчивости и структуры природной популяции *Epischura baicalensis* по количественным морфологическим признакам / О.О. Русановская, Е.Л. Ермаков // Современные проблемы гидроэкологии. Перспективы, пути и методы исследований: Мат-лы III Междунар. конф. – Херсон, 2012. – С. 104–107.

21. Русановская О.О. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *E. baicalensis* по количественным морфологическим признакам и её связь с температурой воды. / О.О. Русановская // «Мат-лы ежегодной научно-практической конференции ИГУ». – Иркутск, 2012. – С. 45–47.