

ТИХОНОВА Екатерина Николаевна

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ПОПУЛЯЦИЙ *PALLASEA CANCELLUS* (PALLAS, 1772)  
(CRUSTACEA, AMPHIPODA)  
В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ И РЕКЕ АНГАРА**

03.02.08 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Улан-Удэ,  
2011

Работа выполнена в Лимнологическом институте СО РАН, г. Иркутск.

**Научный руководитель:** кандидат биологических наук  
Камалтынов Равиль Масалимович

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук  
Сандакова Светлана Линхоевна

кандидат биологических наук  
Матафонов Дмитрий Викторович

**Ведущее учреждение:**  
Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН

Защита диссертации состоится «13» мая 2011 года в 13-00 часов на заседании диссертационного совета Д.212.022.03 в Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24 а, конференц-зал.

Факс (3012) 21-05-88; e-mail: [d21202203@mail.ru](mailto:d21202203@mail.ru); [ten800@mail.ru](mailto:ten800@mail.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Бурятского государственного университета: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24 а

Автореферат разослан «13» апреля 2011 г.

Учёный секретарь диссертационного совета,

Кандидат биологических наук

Н.А.Шорноева

## Общая характеристика работы

**Актуальность темы.** Байкальские амфиподы, обитая в самых разнообразных условиях озера, приобрели большое видовое разнообразие. По последним данным (Камалтынов, 2001) в фауне амфипод оз. Байкал насчитывается более 340 видов. Поэтому амфиподы озера Байкал представляют особый интерес для исследования влияния различных факторов окружающей среды (Бигон и др., 1989; Небел, 1998). В ходе эволюционного развития животные приобрели ряд адаптивных механизмов, повлиявших на морфологическую изменчивость (Майр, 1974; Грант, 1991). Изменчивость является фундаментальной особенностью животных и считается ключевым понятием в экологии, систематике и эволюционной теории (Дажо, 1975; Майр, 1971; Шварц, 1980; Яблоков, 1980; Мина, 1986; Алтухов, 2003).

Амфиподы играют существенную роль в функционировании экосистемы озера и в кормовой базе рыб. Поэтому вопросы изменчивости байкальских амфипод привлекают внимание многих исследователей (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Дорогостайский, 1916, 1922, 1936; Базикалова, 1945, 1951, 1954, 1962, 1975 а, в; Базикалова, Вилисова, 1959; Бекман, 1959; 1983; Кожов, 1962; Каплина, 1970; Камалтынов, 1987; 1988; Тахтеев, 1999, 2000; Толмачёва и др., 2007; Lake Baikal, 1998; Morino et al., 2000). Ранее описания видов проводилось на небольшом количестве особей и на малом числе морфологических признаков. Недостаточная изученность изменчивости морфологических признаков не позволяла в полной мере проводить генетические исследования на популяционном уровне (Kane et al., 1995; Sherbakov et al, 1998, 1999; Väinölä, Kamaltynov, 1999; Macdonald et al., 2005; Гомащенко и др., 2005; Yampolsky et al., 1994; Mashiko et al., 1997; 2000). Оценка уровня дифференциации популяций по морфометрическим признакам (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1966, 1980) на байкальских амфиподах не проводилась, поэтому общие закономерности изменчивости больших выборок особей в популяциях не изучены. Отмеченный половой диморфизм байкальских амфипод (Гаряев, 1901; Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962, 1975; Бекман, 1958; Karaman, 1976, 1977, 1980; Тахтеев, 2000; Камалтынов, 2001; Dybowsky, 1874) до сих пор остаётся слабо изученным вопросом.

Недостаточная изученность многих аспектов эколого-морфологической изменчивости популяций байкальских амфипод вызывает необходимость начала подобных исследований на модельном эндемичном виде *Pallasea cancellus* (Pallas, 1772) - характерном представителе мелководной зоны Байкала и реки Ангара.

**Цель исследования:** Анализ эколого-морфологических особенностей изменчивости локальных популяций *PALLASEA CANCELLUS* (PALLAS, 1772) в различных экологических условиях среды озера Байкал и реки Ангара.

**Задачи исследования:**

1. Оценить условия обитания *P. cancellus* в разных котловинах оз. Байкал и р. Ангара и выявить особенности популяционной структуры вида.
2. Провести сравнительно-морфологический анализ индивидуальной изменчивости в локальных популяциях *P. cancellus* и определить наиболее показательные признаки для популяционного анализа.
3. Установить особенности межпопуляционных различий морфологических признаков *P. cancellus* в районах исследований.
4. Выявить влияние условий обитания на изменчивость морфологических признаков *P. cancellus*.

**Научная новизна.** Впервые подробно проведён анализ индивидуальной, межпопуляционной изменчивости морфологических признаков *P. cancellus* из оз. Байкал и р. Ангара. Впервые при исследовании изменчивости локальных популяций применен морфометрический анализ диагностических признаков. Впервые выделены признаки, которые следует применять для популяционного анализа морфологической изменчивости *P. cancellus*. Морфологические особенности *P. cancellus*, имеют согласованный характер с абиотическими факторами окружающей среды и выражают различие географически удаленных локальных популяций оз. Байкал и р. Ангара. Продемонстрированные различными методами анализа исследован диапазон изменчивости морфологических признаков, установлена дифференциация *P. cancellus* на северную, ангарскую и юго-западную группы популяций. Полученные результаты расширяют представления об изменчивости и процессах адаптации *P. cancellus* к различным абиотическим факторам в местах его обитания.

**Теоретическая и практическая значимость.** Сравнительный анализ морфологической изменчивости *P. cancellus* увеличил число описанных признаков вида. Изучение внутривидовой морфологической изменчивости *P. cancellus* способствует развитию идеи о популяционном полиморфизме байкальских амфипод. Выявленный диапазон изменчивости морфологических признаков у *P. cancellus* из разных частей ареала может быть использован в качестве оценки функционирования экосистемы оз. Байкал при проведении гидробиологического мониторинга за её состоянием. Сведения о морфологической изменчивости байкальских амфипод могут быть востребованы в исследованиях

этого вида методами молекулярной генетики. Эндемичный *P. cancellus* может служить модельным объектом при изучении микроэволюционных процессов и механизмов видообразования, происходящих в оз. Байкал. Результаты исследования могут быть использованы в ВУЗах при чтении курсов по зоологии беспозвоночных животных, гидробиологии, экологии ракообразных.

**Апробация работы.** Материалы диссертации представлялись на Четвёртой, Пятой Верещагинской Байкальской конференции, Иркутск, 2005; 2010, на Всероссийской конференции молодых учёных «Экология в современном мире: взгляд научной молодёжи», Улан-Удэ, 2007; на 4 Международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах», Днепропетровск, 2007; на 13 Международной молодёжной школе-конференции «Биология внутренних вод», Борок, 2007; на 5 международном симпозиуме “Speciation in ancient Lakes” (Македония, 2009), на Четвёртой международной конференции «Современные проблемы гидробиологии», Санкт-Петербург, 2010. Результаты работы неоднократно докладывались и обсуждались на научных семинарах и отчётных сессиях учёного совета Лимнологического института СО РАН, 2005-2009 гг.

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 8 работ, из них 2 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ и 6 тезисов докладов.

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы (160 источников, из них 55 на иностранных языках) и 16 таблиц приложения. Работа изложена на 137 страницах, содержит 8 таблиц и 21 рисунок.

## Глава 1. Литературный обзор

Глава содержит обзор работ, посвящённых исследованиям популяционной изменчивости морфологических признаков животных. Описана история исследования байкальских амфипод, касающаяся морфологии и экологии *P. cancellus*. В главе приведены литературные данные об условиях обитания и образа жизни вида.



**Рис.1.** Карта-схема станций отбора проб

## Глава 2. Материал и методы

Материалом послужили амфиподы *P. cancellus* из пяти точек оз. Байкал, собранные в разные годы (рис. 1): Юж. Байкал: вблизи пос. Култук (сбор 2000 г.) и пос. Большие Коты (2000 г.); Сред. Байкал – в проливе Ольхонские Ворота (2000 и 2001 гг.); Сев. Байкал – в северной части губы Богучанская (2003 г.); а также из р. Ангара (2000 г.) в черте г. Иркутска. Для анализа были взяты только половозрелые особи. В каждой пробе были отмечены копулирующие пары, где в большинстве присутствовали яйценосные самки. Наступление половозрелости определяли по половым придаткам у самцов, оостегитам у самок (Базикалова, 1951). В каждом районе случайным образом были выбраны по 50 особей самок и самцов (в районе «Б. Коты», «Култук» по 20 разнополых особей).

Для морфометрического анализа был использован 21 признак *P. cancellus*: (№1) общая длина тела; (№2) длина 1-го, (№3) 2-го и (№4) 3-го члеников стебелька антенны I; длина (№5) 4-го и (№6) 5-го члеников стебелька антенны II; длина и ширина проподусов гнатопод 1-ой (№7 - №8) и 2-ой (№9-№10) пар; длина и ширина базиподитов перепод 3-й (№11-№12), 4-й (№13-№14) и 5-й (№15-№16) пар; (№17) длина и (№18) ширина тельсона, (№19) длина стебелька уropод 3-й пары; длина наружной (№20) и внутренней ветвей (№21) уropод 3-й пары. Длина тела рачков измерялась от конца рoструма до основания тельсона (Цветкова, 1975). Всего было выполнено 9240 промеров у 380 экземпляров амфипод.

Измеренные параметры признаков проверяли на нормальность их распределения по тесту Колмогорова-Смирнова, а достоверность по критерию Пирсона (Лихолетов, Мацкевич, 1976). Для описания изменчивости использованы статистические показатели (Sneath, Sokal, 1973; Sokal, Rohlf, 1981; Лакин, 1990): средняя арифметическая ( $\bar{x}$ ), минимальное и максимальное значение (min-max), стандартное отклонение, ошибка средней арифметической, коэффициент вариации. Коэффициент корреляции рассчитывали в двух вариантах: для промеров в абсолютных значениях (в мм) и относительных (индексы). Также использован коэффициент детерминации ( $r^2$ ), который показывает какая доля вариации одного признака зависит от варьирования другого признака. В качестве показателя относительной величины каждого из признаков использован линейный индекс, т.е. отношение данного признака к длине тела. Преимущество этого показателя в том, что он позволяет анализировать разновозрастные выборки (Правдина, 1966; Глубоковский, 1995).

Достоверность различий средних оценивалась по критерию

Стьюдента, а стандартного отклонения – по критерию Фишера (Животовский, 1991; Дэвинс, 1973). Разницу считали достоверной при уровне значимости  $P < 0,05$ . Для сравнения популяций по комплексу признаков, использовали метод главных компонент – МГК (Дэвис, 1990; Животовский, 1999; Sokal, Rohlf, 1981). С помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) оценивали различия между популяциями и полового диморфизма тестом Wilks. При оценке межпопуляционной структуры использованы иерархический кластерный анализ (метод UPGMA) (Айвазян и др., 1989; Дэвис, 1990; Лакин, 1990) и Евклидово расстояние. Для оценки межпопуляционной изменчивости использовали расстояние Махаланобиса (Кендалл, Стьюарт, 1976). В работе нашли применение многолетние данные средней температуры воды за период (июнь-ноябрь), совпадающий с жизненным циклом *P. cancellus*. Данные о температуре воды у уреза в р. Ангаре и оз. Байкал получены в Иркутском гидрометеорологическом центре.

**Таблица 1.** Средняя температура воды у уреза за период с июня по ноябрь (t, °С).

<b>Гидрометеорологические посты</b>	2000	2001	2002	2003
Река Ангара	8,2	8,25	8,9	7,28
Пос. Бол. Голоустное	11,3	9,52	9,57	8,12
Пос. Култук	8,7	8,32	11,38	7,07
с. Байкальское	9,75	8,63	8,55	8,43
Пос. Сарма	11,68	11,96	10,08	11,1

**Примечание.** Данные Иркутского Гидрометеорологического центра за июнь – ноябрь на урезе воды (глубина- 0,5 м). Точки: пос.Бол. Голоустное - 30 км к С-В от точки Б. Коты, с. Байкальское в 11 км. от губы Богучанской), пос. Сарма в 6 км. от бухты Саган, Ольхонские ворота.

В главе дана краткая характеристика района исследования – озера Байкал и реки Ангара, особенности районов исследования.

### Глава 3. Индивидуальная изменчивость в локальных популяциях *P. cancellus* из озера Байкал и реки Ангара.

Сравнительно-морфологический анализ показал, что амфиподы *P. cancellus* из разных районов оз. Байкал и р.Ангара достоверно (ANOVA,  $p < 0.05$ ) отличаются друг от друга по средним значениям длины тела (рис. 3). Независимо от мест обитания, распределение всех морфологических признаков у исследованных особей близко к нормальному ( $p < 0.05$ ).

Крупные особи ( $\bar{x} = 31,4-39,2$  мм; min-max = 27,1-40,8) населяют

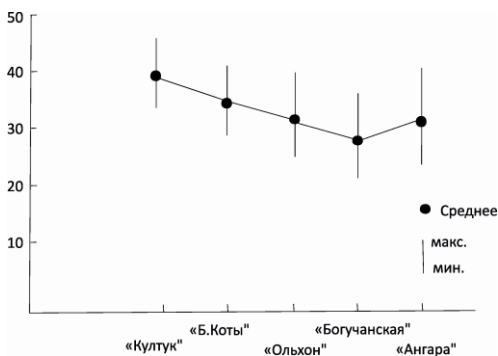


Рис. 3. Изменчивость длины тела у *Pallasea cancellus*.

южную котловину Байкал (популяции «Култук», «Б.Коты»). Особи из р. Ангара со средними размерами ( $\bar{x} = 30,9$  мм; min-max=23,6-41,6) и сходны с особями, обитающими в Среднем Байкале ( $\bar{x} = 30,7$  мм; min-max = 26,2-40,9) (популяция «Ольхон»). В северной котловине Байкала обитают самые мелкие особи ( $\bar{x} = 27,8$  мм; min-max = 23,1-37,8) (популяция «Богучанская»).

Длина тела у разнополых особей в абсолютных значениях тесно коррелирует ( $r = 0,88-0,89$ ;  $p < 0,05$ ) со всеми признаками - по коэффициенту детерминации в 80 % случаев. Коэффициент корреляции признаков в относительных величинах (индексах) также высок, как и в абсолютных и варьирует в пределах 0,50-0,97. Поэтому, длина тела является наиболее важным признаком *P. cancellus*.

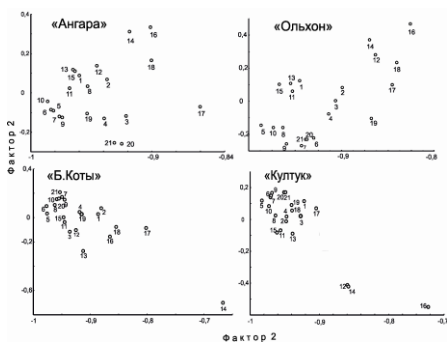


Рис. 4. Ординация признаков в пространстве ГК в 4-х популяциях

Имеется один общий признак - ширина базиподитов 4-ой пары переопод (№14), который обладает наибольшей степенью вариабельности в 4-х популяциях: «Ангара», «Б.Коты», «Ольхон», «Култук» (рис. 4). Остальные признаки более близки по значениям коэффици-



циента вариации и характеризуются во всех популяциях средней вариабельностью: «Ангара» (CV = 7,2-12,5%), «Б. Коты» (CV = 4,4-15,1%), «Ольхон» (CV = 5,1-13,6%), «Богучанская» (CV = 4,9-13,5%), «Култук» (CV = 3,3-9,4%). Следует отметить, при полной изоляции ангарской популяции морфологическая изменчивость проявляется с той же интенсивностью, как и у байкальских популяций. Так, например, наблюдается сходство популяций «Ольхон», «Ангара» и «Богучанская» по размерам тельсона (№ 17, 18) (рис. 4, 5).

Особенностью популяции «Богучанская» является необычайно малая величина признаков 3-й пары уродов: длина стебелька, длина наружной и внутренней ветвей (№19, 20, 21) (рис. 5). Скорее всего, это связано, в первую очередь, с высокой внутривидовой конкуренцией. Во вторую очередь, с давлением хищников, так как крупный размер *P. cancellus* позволяет обитать ему в эпибентосе

прибрежной литорали даже при обилии хищных рыб (Базикалова, Вилисова, 1959; Толмачева и др., 2006). Таким образом, выбранные признаки не могут являться диагностическими из-за их тератогенной изменчивости. Различия в структуре изменчивости амфипод по мнению многих исследователей фауны Байкала (Базикалова, 1935; Талиев, 1955;

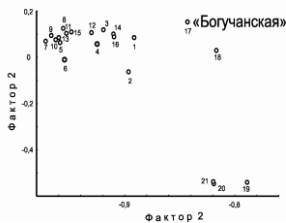
**Таблица 3.** Различия (в %) популяций по абсолютным значениям всех признаков (ANOVA,  $p < 0.05$ )

%	1	2	3	4	5
1	---				
2	14%	---			
3	38%	20%	---		
4	42%	8%	2%	---	
5	52%	33%	9%	8%	---

**Примечание.** Популяции:

1 - «Култук»; 2 - «Б. Коты»; 3 - «Ангара»; 4 - «Ольхон»; 5 - «Богучанская».

чаются особи *P. cancellus* между Северной и Южной котловиной и р.



**Рис. 5.** Ординация признаков в пространстве ГК в популяции «Богучанская».

Кожов, 1962; Янковский, 1982; Мазепова, 1990; Rogozin, и др., 1995; Тимошкин, 1995, 1997; Камалтынов, 2001) несомненно связаны с обособлением и особенностью их экологических ниш в озере.

При сопоставлении результатов дисперсионного анализа (табл.3) видно, что наиболее сильно отличаются особи *P. cancellus* между Северной и Южной котловиной и р.

Ангара, а наименьшие различия между Средним и Северным Байкалом, а также Средним Байкалом и р. Ангара. Признаки антенн, перепод и тельсона менее подвержены изменчивости.

Особи из популяций «Култук» и «Б. Коты» отличаются от всех прочих по 4 признакам: длина и ширина проподусов 2-х пар гнатоподов и образуют единую группу популяций Южного Байкала.

#### **Глава 4. Межпопуляционная изменчивость морфологических признаков *P. cancellus***

##### **4.1. Проявление различий в половом диморфизме в разных популяциях**

Размер тела у ракообразных является важной составляющей полового диморфизма (Мина и др., 1976; Геодакян, Смирнов, 1968 и др.). У *P. cancellus* при разделении полов размер тела наиболее значим.

*Таблица 4. Морфологические различия между группами самок и самцов (тест Уилкса, MANOVA)*

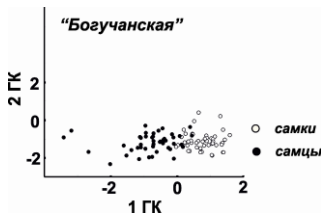
Популяция	Уилкс	F	Кол-во признаков	Ошибка	P
«Култук»	0,048	18,07	21	38	0,001
«Ольхон»	0,060	57,69	21	78	0,001
«Богучанская»	0,018	195,07	21	78	0,001
«Ангара»	0,040	86,73	21	78	0,001
«Б. Коты»	0,122	6,16	21	18	0,001
Взаимодействие «пол»-«популяция»	0,078	13,06	105	2000	0,001

**Примечание.** *F* – критерий Фишера; *P* – уровень доверительной вероятности; дисперсионный анализ (MANOVA).

Анализ изменчивости *P. cancellus* по тесту Уилкса (MANOVA) показал достоверные различия между самцами и самками по 21 признаку (табл. 4). В целом, наименьшая изменчивость полового диморфизма отмечена в популяции «Богучанская», а наибольшая - в популяциях Южного Байкала («Култук», «Б.Коты»). Промежуточные положения занимают популяции «Ольхон» и «Ангара» (табл. 4, рис. 6). Во всех популяциях диапазоны значений большинства признаков самок и самцов имеют незначительные перекрытия. Исключение составляют

2 популяции - «Ангара» и «Богучанская», у которых имеются некоторые признаки, диапазоны которых не перекрываются. В богучанской популяции таких признаков два: длина и ширина базиподитов переопод 3-й пары, в ангарской популяции – четыре: длина 5-го членика стебелька антенны II, длина проподусов гнатопод 1 пары, длина и ширина проподусов гнатопод 2 пары.

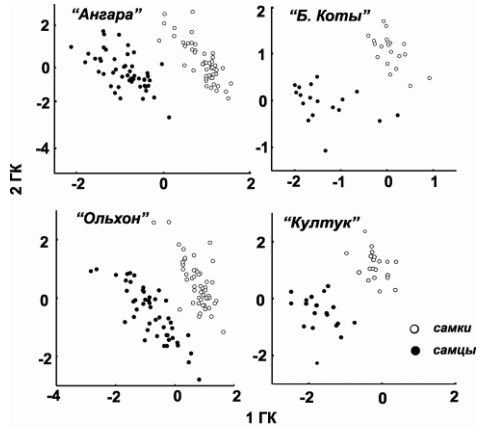
Методом главных компонент установлено, что 95% изменчивости переменных объясняют первые 5 ГК. На долю 1-й ГК приходится 83% общей дисперсии признаков, а 2-й ГК - 5%. В плоскости первых 2-х ГК самки и самцы в популяциях «Ангара», «Б. Коты», «Ольхон» и «Култук» (рис. б) чётко различаются по морфометрическим признакам, независимо от их местообитания. В отличие от них, у особей из популяции «Богучанская» (рис.7) половой диморфизм выражен меньше.



**Рис. 7.** Перекрывающиеся «облака» самок и самцов в плоскости первых двух

осей главных компонент (№5, №6), длина и ширина проподусов гнатопод 1 и 2 пар (№№7-10), длина внутренней и наружной ветвей уropодов 3 пары (№20, №21).

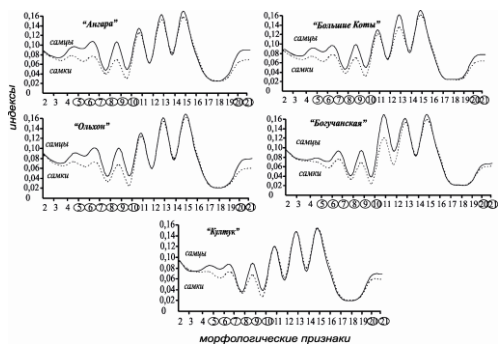
Исключение составляют 2 признака: ширина базиподитов 4 и 5 пары, по которым самки крупнее самцов, однако эти различия недостоверны ( $P > 0,05$ ) (рис. 9), так как эти признаки обладают высокой степенью вариабельности.



**Рис. 6.** Обособленные «облака» разнополых особей из 4-х популяций в плоскости первых двух главных компонент.

«Ангара», «Б. Коты», «Ольхон» и «Култук» (рис. б) чётко различаются по морфометрическим признакам, независимо от их местообитания. В отличие от них, у особей из популяции «Богучанская» (рис.7) половой диморфизм выражен меньше.

Анализ зависимости морфометрических признаков от длины тела, т.е. линейные индексы (рис. 8) позволил чётче выявить различия между полами в каждой популяции. А именно, самцы достоверно (ANOVA,  $P > 0,05$ ) больше самок по 8 общим для всех популяций признакам (рис. 8): длина 4 и 5 члеников



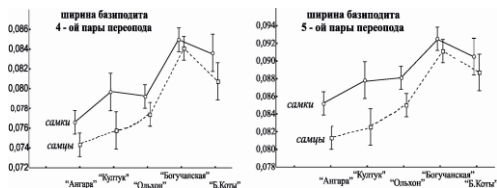
**Рис. 8.** Изменчивость 20 признаков в относительных величинах (индексах). Отмечены номера 8 признаков, общие для всех популяций

пары уроподов. В разных популяциях число переменных признаков у самцов и самок различно. Изменчивость у самцов из байкальских популяций в среднем (на 1,1-3,9%) выше, чем у самок. У особей из реки Ангара изменчивость немного больше у самок (на 0,9%). По мнению С. Паабо (Enard et al., 2002)

признаки с высоким значением дисперсии показывают высокую валентность вида к условиям среды, а также и на процессы его микроэволюции (Грант, 1991). Поэтому мы считаем, что самцы в оз. Байкал наиболее устойчивы к изменениям условий обитания, в отличие от самок. В р. Ангара наоборот наиболее устойчивы оказались самки.

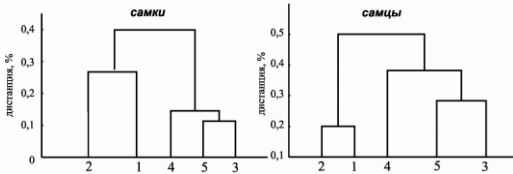
Таким образом, наиболее показательными для морфометрического анализа оказались 8 признаков, по которым самцы больше самок. Наличие данной изменчивости этих признаков во всех локальных популяциях является важной морфологической характеристикой вида *P. cancellus*, имеющего широкое распространение в оз. Байкал и р. Ангара. Данный вид *P. cancellus* эволюционно укрупняется по правилу полового диморфизма согласно концепции В.А. Геодокяна (1965а), так как половой диморфизм проявляется в размерах амфипод во всех исследованных популяциях.

По результатам дисперсионного анализа ANOVA самцы характеризуются наибольшей вариабельностью признаков, чем самки. Высокие значения дисперсии у самцов отмечены по 13-18 признакам. Исключение составляют только 2: размеры тельсона и длина стебелька 3



**Рис. 9.** Изменчивость переменных признаков у самок и самцов.

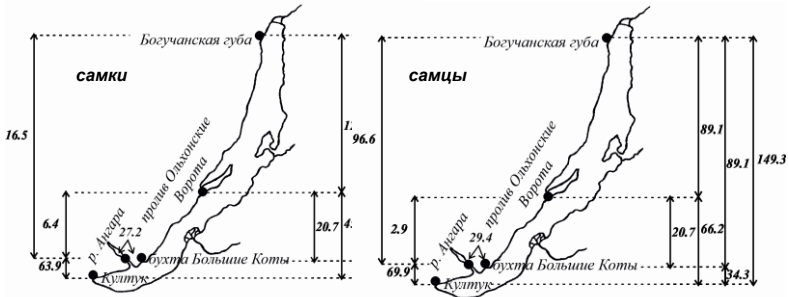
## 4.2. Межпопуляционная изменчивость признаков



**Рис. 10.** Иерархическая классификация локальных популяций *P. cancellus* по морфометрическому сходству длины тела. Популяции: 1- «Култук»; 2-«Б.Коты»; 3-«Ангара»; 4-«Ольхон»; 5-«Богучанская».

Кластерный анализ изученных локальных популяций по длине тела особей выявил 2 чёткие группы, как у самок так и у самцов (рис. 10). Локальные популяции объединились с небольшим Евклидовым расстоянием. Первый комплекс образован из популяций

«Богучанская», «Ангара» и «Ольхон», несмотря на их значительное географическое удаление. Вторая группа включает особей из Южного Байкала (популяции «Култук» и «Б. Коты»).



**Рис. 11.** Расстояние Махаланобиса в локальных популяциях по 21 морфологическому признаку особей

Также исследованные популяции по морфологическим признакам различаются по расстоянию Махаланобиса (ANOVA). Особенно высокое расстояние Махаланобиса отмечено у популяций из «Култук» и «Богучанская» ( $M_{\text{♂}}=149,3$ ), «Б.Коты» и «Богучанская» ( $M_{\text{♂}}= 89,1$ ), «Ангара» и «Култук» ( $M_{\text{♀}}=63,9$ ;  $M_{\text{♂}}=69,9$ ), в то время как значение расстояния на порядок меньше между «Ангара» и «Ольхон» ( $M_{\text{♀}}=6,4$ ;  $M_{\text{♂}}=2,9$ ). Самый большой уровень различий оказался между особями, обитающими в северной и южной котловине (например, между популяциями «Култук» и «Богучанская») ( $M_{\text{♂}}=149,3$ ).

Таким образом, сравнительно-морфологический анализ межпопуляционных различий *P. cancellus* позволил выделить 5 локальных популяций, которые объединены в 3 группы: северная («Богучанская»), ангарская («Ангара»), юго-западная («Б. Коты», «Култук», «Ольхон»). Популяции, у которых степень различия наиболее велика - северная и ангарская, можно отнести к экологическим расам.

## **Глава 5. Влияние экологических факторов на изменчивость морфологических признаков амфипод *P. cancellus***

На морфологические особенности *P. cancellus* влияют экологические факторы среды. Рассмотрим некоторые из них.

**Температура.** Исследованная морфологическая изменчивость амфипод отражает зависимость от температуры среды. Температура воды является определяющим фактором, обуславливающим изменчивость размеров тела (Методы..., 1968; Мина, Клевезаль, 1976; Хмельва, 1988, 1991; Заика, 1992; Воронин и др., 2004). Темп роста зависит от температурного режима воды, в свою очередь, температурный режим тесно связан с пространственным распределением, связанными с ними сезонными миграциями холодолюбивых байкальских амфипод и временем размножения (Бекман, 1954; Тимофеев, 2000; Гиль, 2000). Диапазон выявленных температур, соответствующий адаптивным нормам исследованного вида, представлены в табл. 2. Тем не менее наиболее благоприятной температурой воды для жизнедеятельности литоральных амфипод является 4-6°C (Тимофеев, 2000), поэтому сохранение оптимальных условий производится за счет поведенческих реакций, в частности, вертикальных миграций в разные сезоны года.

Естественно, не надо пренебрегать экологическими характеристиками мест обитания выбранных локальных популяций *P. cancellus*. Известно, что Северная, Южная и Средняя котловины имеют разное береговое строение подводного склона. Поэтому сезонные изменения температуры воды на малых глубинах, в отличие от глубоководной толщи озера, характеризуются гораздо большей амплитудой, коротким периодом весеннего прогрева, значительным летним прогревом, быстрым осенним охлаждением и продолжительным подлёдным периодом (Кожов, 1962; Верболов и др., 1965; Верещагин, 1960).

*P. cancellus* является холодолюбивым видом, поэтому он обладает поведенческими адаптациями к обитанию в оптимальной температуре, совпадающей с его жизненным циклом. В начале лета, в мае-июле амфиподы этого вида в Байкале обитают вблизи уреза на глубинах 0-2 м, где температура воды оптимальна для развития молоди (табл. 2). В июле-августе при потеплении зоны уреза рачки уходят на глубину

более 2-3 м и живут на водных растениях, являясь фитофагами. А осенью при отмирании растительности рачок опускается до 50 м на камни, обросшие водорослями (рис. 12). Поэтому дифференциация популяций по размерам связана в основном с неоднородностью условий обитания и соответственно их сезонными миграциями.

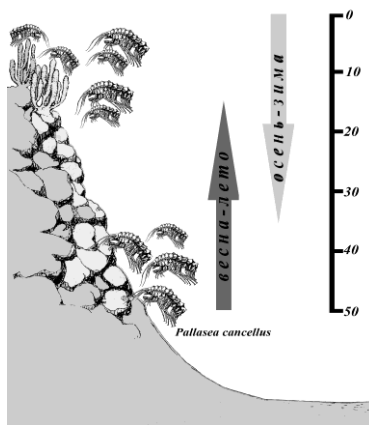
Период размножения обычно приходится на температурный оптимум воды. В разных котловинах Байкала - это разное летнее время. Амфиподы достигают средних размеров тела в период размножения, когда приостанавливается их рост. Пробы из северной части были отобраны сразу после таяния льда (в начале июня) в период их размножения. В это время воды северной котловины не достаточно прогреты для роста рачков. Поэтому особи популяции «Богучанская» оказались довольно мелкими.

Размножение в популяциях Южного Байкала «Б. Коты» и «Култук» происходит в июле-начале августа, когда температура воды достигает оптимума. Поэтому собранные в это время экземпляры оказались наиболее крупными, т.к. здесь при достаточном прогреве воды южной котловины половозрелости они достигают при более крупных размерах.

Представители амфипод Среднего Байкала (популяция «Ольхон») были собраны также в стадии половой зрелости, которая приходится на самый тёплый период в заливе пролива Ольхонские Ворота (в конце сентября) (Верболов и др., 1965). Соответственно, образцы популяции «Ольхон» близки по размерам к особям Южного Байкала.

В реке Ангара у берега амфипод в летний период найти невозможно, как оказалось особи данной популяции размножаются осенью в конце ноября. Поэтому наши сборы производились позже, чем в оз. Байкал. Это позволило сопоставить средние значения размеров рачков данной популяции с байкальскими. Особи из популяции «Ангара» оказались средних размеров.

**Течение.** Амфиподы этого вида предпочитают обитать в местах со слабым течением и волнением, т.к. при высокой скорости движения



**Рис. 12.** Схема сезонных миграций *P. cancellus*.

воды рачкам сложно оставаться на грунте. Наши наблюдения так же подтверждают, что данный вид избегает гидродинамического давления воды, участков с сильными течениями.

Сборы были произведены в местах с учетом данного фактора. В р. Ангара и в проливе Ольхонские Ворота постоянное и довольно сильное течение, а в местах обитания других байкальских популяций подвижность водной среды спокойнее (Кожов, 1962). Поэтому морфометрические характеристики локальных популяций согласуются со сходством экологически близких условий обитания. Популяции «Ольхон», «Ангара» и «Богучанская» обладают сходной морфометрической изменчивостью, т.е. более развитым тельсоном (рис. 4), значительные размеры которого необходима для устойчивого парения в толще воды с сильным течением. Также заметно крупнее пятая пара перипод базиподитов (рис. 4), которые необходимы для удержания тела на грунте при постоянно движущейся воде.

**Ветровое волнение.** В нашем исследовании изменчивость между разнополыми особями в географически удалённых байкальских популяциях в общем оказалась более или менее однородной, т.к. сгонные течения и ветровое волнение позволяет перемещаться пелагическому рачку на значительные расстояния и поэтому существует постоянная связь между разными байкальскими популяциями.

Отметим, что особи популяции «Ангара» достаточно долгое время изолированы от остальных искусственной преградой (плотина ГЭС), и условия обитания значительно отличаются от байкальских: отсутствием подледного периода в истоке, постоянное и направленное течение реки и зависимость перемешивания слоев воды от формы русла. Значение ветрового влияния здесь минимально. Но тем не менее ангарская популяция, хотя и отличается по морфометрическим признакам, но также сохранила основные морфологические черты вида.

**Биотические факторы (хищничество, внутривидовая и межвидовая конкуренция).**

В нашем исследовании встречались особи с травмированными конечностями, которые, по всей видимости, терялись или ломались их в процессе избегания от хищников. Часто встречались представители из северной и южной популяций *P. cancellus* с «дефектами» хвостовой части тела и антенн. Вероятно, в этом районе они испытывают большее давление хищников, т.к. амфиподы являются основным кормовым объектом для многих видов рыб.

Также, подобные морфологические особенности могут быть вызваны высокой плотностью, как самого вида, так и других видов амфипод в местах обитания. Потому что в таких условиях усиливаются внутривидовые и межвидовые конкурентные отношения.



Итак, для байкальских амфипод *P. cancellus* различные условия обитания играют важнейшее значение в формировании морфологической изменчивости. Индивидуальная изменчивость и разная степень полового диморфизма выражается в различии географически удалённых локальных популяций. Взаимодействию между удалёнными популяциями препятствует масштаб озера Байкал и, в результате, между ними возникает репродуктивный барьер из-за большого расстояния. При подобной ситуации популяций чаще всего возникает тенденция к образованию рас, представленными популяциями из наиболее удалённых друг от друга частей ареала, как, например, северная и ангарская популяции. Существование этих групп популяций показывает на происходящие микроэволюционные процессы внутри *P. cancellus*. В то же время между относительно близко расположенными популяциями Южного Байкала («Култук», «Большие Коты») не наблюдается значительного разделения морфологических признаков.

С другой стороны, общие признаки в изменчивости между разнополыми особями в географически удалённых популяциях свидетельствуют о существовании взаимоотношений между ними или о непродолжительной изоляции. Следовательно, изменчивость и сходство морфологических признаков *P. cancellus* позволяет судить о популяционной структуре единого вида.

Таким образом, сравнительный анализ морфометрических признаков особей 5 локальных популяций позволил выделить их адаптивные особенности, вызванные разным сочетанием экологических факторов в разных местах обитания. Неоднородность условий обитания, особенности рельефа, температуры, течений и ветрового волнения привело единый вид *P. cancellus* к дифференциации на популяции и группы популяций.

## Выводы

1. Байкальский эндемик *P. cancellus* распространён по всей акватории Байкал и верхней части р.Ангара. В пределах его ареала имеются участки, различающиеся по экологическим характеристикам, способствующим формированию локальных популяций со специфическими признаками за счёт географической или экологической (искусственная преграда в виде плотины ГЭС) изоляций. По сходству морфологических признаков локальные популяции, в свою очередь, образуют группы популяций: северная («Богучанская»), ангарская («Ангара»), юго-западная («Б. Коты», «Култук», «Ольхон»).

2. Локальные популяции *P. cancellus* отличаются значительным

индивидуальным морфологическим полиморфизмом по длине тела, с которой связана изменчивость почти всех остальных признаков. Индивидуальная изменчивость в локальных популяциях *P. cancellus* из разных мест обитания отражают особенности адаптаций к специфическим факторам среды. На индивидуальную изменчивость признаков (длина антенн, признаки 3-й пары уropод) также могут повлиять внутривидовые и межвидовые антогонистические взаимоотношения, которые проявляются в некоторой доле тератогенной изменчивости.

3. Межпопуляционные отличия морфологических признаков обусловлены разными экологическими условиями, прежде всего гидротермическими факторами, течением в местах обитания локальных популяций. Увеличение размеров тельсона, ширины базиподитов 4-ой, 5-ой пары перипод, 3-ей пары уropод, изменение формы двух пар гнатопод обусловлены адаптацией к сильным течениям в местах обитания (р. Ангара, пролив Ольхонские ворота). При благоприятном гидротермическом режиме в оз. Байкал наблюдается увеличение размеров тела (популяции Южного Байкала), а при менее благоприятном – уменьшение (особи Северного и Среднего Байкала)

4. Степень полового диморфизма в разных локальных популяциях амфипод проявляется по-разному, который зависит от характера гидротермических условий. Чем не стабильнее абиотические факторы среды (например, прол. Ольхонские Ворота, губа Богучанская), тем меньше выражен половой диморфизм по многим признакам. Наиболее характерными диагностическими половыми признаками являются длина 4-го и 5-го члеников стебелька антенны II, длина и ширина проподусов гнатопод 1-й и 2-й пар, длина внутренней и наружной ветвей уropод 3-й пары.

5. Байкальские локальные популяции имеют между собой ограниченный обмен, который выражается их клинальной изменчивостью. Ангарская популяция значительно отличается от них в связи с ее пространственной изолированностью и имеет тенденцию к формированию самостоятельной экологической расы.

Работа проведена при частичной финансовой поддержке грантом РФФИ № 01-04-48970-а, 03-04-63157-к, 04-04-48945-а, 05-04-97246-р\_байкал\_а, 05-04-97258-р\_байкал\_а, 07-04-01410-а, 09-04-08174-з.

#### **Список основных работ по теме диссертации:**

##### Из списка изданий, рекомендованных ВАК:

1. Тихонова Е.Н., Камалтынов Р.М.. Морфологический анализ байкальских амфипод *Pallasea cancellus* из реки Ангары. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН, 2007; № 1 (53): 90-94.

2. Тихонова Е.Н., Камалтынов Р.М., Лисовский А.А. Половой диморфизм амфипод (*Pallas*, 1772) из озера Байкал и реки Ангары. Биология внутренних вод. 2009 г. № 2. С. 24 -31.

Другие публикации:

3. Камалтынов Р.М., Тихонова Е.Н. Исследование изменчивости морфологических признаков у *Pallasea cancellus* (*Pallas*, 1772) (Crustacea, Amphipoda). Вестник Иркутского ун-та, 2001. – С. 196.

4. Тихонова Е.Н., Камалтынов Р.М.. Изменчивость морфологических признаков *Pallasea cancellus* в популяциях Южного Байкала и реки Ангары. Четвёртая верещагинская байкальская конференция. Иркутск, 2005. С. 191-192.

5. Тихонова Е.Н., Камалтынов Р.М. Структура локальной популяции «Култук» байкальской амфиподы *Pallasea cancellus* (*Pallas*, 1772) в разные годы // Биология внутренних вод: Материалы докладов XIII Международной молодёжной школы-конференции, Борок, 23-26 октября 2007 г. – Рыбинск, ОАО Рыбинский Дом печати, 2007. – С. 244-249.

6. Тихонова Е.Н., Камалтынов Р.М. Структура популяций *Pallasea cancellus* в различных географических и экологических условиях реки Ангара и озера Байкал. Четвёртая Международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах». Днепрпетровск, 2007. С. 119-120.

7. Тихонова Е.Н., Камалтынов Р.М.. Структура морфологической изменчивости байкальских амфипод *Pallasea cancellus* у разных географических популяций в оз. Байкал. Всероссийской конференции молодых учёных «Экология в современном мире: взгляд научной молодёжи». Улан-Удэ, 2007. С. 223-224.

8. Tikhonova E.N., Kamaltynov R.M. The morphological variability of *Pallasea cancellus* (*Pallas*, 1772) (Crustacea, Amphipoda) from Lake Baikal and the Angara River // Abstracts of the 5 International Symposium of the series Speciation In Ancient Lakes, September 7-11 2009 in Ohrid (Macedonia). - P. 133 - 135.

Подписано в печать \_\_\_\_\_. Формат 60x84 1/16.

Усл. печ. л. 1,06. Тираж \_\_\_\_\_. Заказ № \_\_\_\_

Издательство Бурятского госуниверситета  
670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24 а.