

## ИНТЕГРАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ИЗМЕНЧИВОСТИ *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Diaptomidae) И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2018 г. Н. В. Шадрин<sup>1,\*</sup>, Е. В. Ануфриева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,  
299011 Севастополь, Россия

\*e-mail: snickolai@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.11.2016 г.

Изучена внутривидовая морфометрическая изменчивость *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) в водоемах Средиземноморско-Черноморского региона, показано влияние на нее температуры, солености и плотности популяции. Рассчитаны интегральные характеристики изменчивости и связности морфометрических параметров. Обсуждена возможность их использования в диагностике состояния популяций планктонных ракообразных.

**Ключевые слова:** Copepoda, зоопланктон, связность признаков, дестабилизация популяций, морфометрическая изменчивость

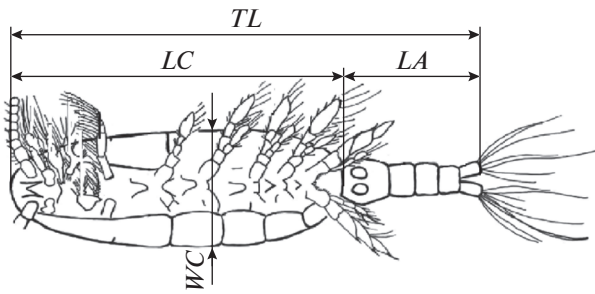
DOI: 10.1134/S0320965218030178

### ВВЕДЕНИЕ

Внутривидовая изменчивость — неотъемлемое свойство всех живых организмов, позволяющее им существовать в меняющейся среде. Внутри- и межвидовая изменчивость у планктонных Copepoda играет важную роль в функционировании и динамике сообществ и экосистем в целом [30]. Ранее предположено [18, 34], а затем подтверждено [35], что эпистатические взаимодействия между генами способны обеспечивать контроль над уровнем генетической изменчивости. Популяции могут существовать в условиях как канализирующего отбора, уменьшающего изменчивость признаков, так и дестабилизирующего отбора, ведущего к всплескам изменчивости в них. В природных популяциях, существующих в привычной комфортной среде, часть генетического разнообразия не проявляется, являясь “мобилизационным резервом” внутривидовой изменчивости [5]. Комфортными условиями среды считают такие, при которых популяция максимально реализует свой продукционный потенциал, т.е. эффективность использования энергии на рост и размножение максимальна [15]. При попадании популяций в дискомфортные условия (непривычные или неблагоприятные), гено- и фенотипическая изменчивость возрастает [3]. Это показано как на палеонтологическом материале [13, 37], так и в природных и экспериментальных популяциях организмов разных групп [2, 14 и др.]. Резкое увеличение уровня

изменчивости может свидетельствовать о дестабилизации популяции и всего сообщества в целом [16]. Наиболее часто для оценки состояния популяции применяют показатели случайной (реализационной) изменчивости, в частности флуктуирующей асимметрии [3, 11]. Использование только этих показателей может приводить к неверным выводам [11, 23, 33], поэтому необходимо анализировать и другие проявления фенотипической изменчивости. Изменчивость отдельных признаков может быть разной, следовательно, для индикации состояния популяций необходимо использовать интегральные показатели изменчивости ряда морфологических признаков.

Существует и другой подход к оценке состояния популяций с использованием характеристик изменчивости. Показано [12, 31], что степень корреляции (связности) между изменяющимися параметрами биологических систем (популяция, сообщество, экосистема) может служить генерализованной характеристикой их устойчивости (организованности). При этом под организованностью понимаются системы, в которых изменения различных характеристик происходят не независимо друг от друга, а в той или иной степени согласованно [12]. Для оценки связности параметров биологических систем используют усредненный коэффициент корреляции ( $R$ ) между изменениями разных параметров системы [12, 16, 31], в данном случае это морфометрические ха-



**Рис. 1.** Схема измерения морфометрических параметров *A. salinus*: *TL* – длина тела, *LC* – длина цефалоторакса, *LA* – длина абдомена, *WC* – ширина цефалоторакса.

рактеристики. Более высокие значения *R* соответствуют более организованным системам с повышенной устойчивостью к дестабилизирующим воздействиям. Возможность использования показателя *R* в экологии необходима для изучения морфологической изменчивости в разных группах организмов, включая планктонных *Copepoda*. Развитие теории и методов использования интегральных характеристик морфологической изменчивости веслоногих ракообразных в индикации состояния их популяций невозможно без знания диапазонов изменчивости в удаленных популяциях модельных видов оценки и влияния на них факторов среды.

В качестве модельного вида выбран наиболее галотолерантный среди каланоид [19] и эвритермный вид веслоногих ракообразных *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885), который имеет покоящиеся яйца и населяет разнотипные водоемы Евразии и Северной Африки, часто играя в них важную экологическую роль [20]. Вид характеризуется широким диапазоном морфометрической вариабельности, в частности, средние дефинитивные размеры рачков варьируют в широких пределах, например у самок – от 1.00 до 2.38 мм [20, 22]. Высокая вариабельность и толерантность *A. salinus* к разным факторам среды и хорошая изученность вида во многих водоемах делают его удобным объектом для поставленной задачи.

Цель работы – оценить диапазоны вариаций интегральных характеристик морфометрической изменчивости и влияние на них факторов среды у *A. salinus* в локальных популяциях Крыма и Средиземноморского бассейна. На основании проанализированных данных обсудить возможность использования предложенных интегральных характеристик изменчивости и связности морфометрических параметров для диагностики состояния популяций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили пробы зоопланктона, собранные авторами в водоемах Крыма и оз. Тамбукан (Северный Кавказ), а также пробы из Испании, Италии и Туниса, предоставленные сотрудником Университета Палермо (Италия) Ф. Марроне. Общая характеристика водоемов дана в табл. 1.

Методика сбора и анализа проб описана ранее [20, 22]. Используя микроскоп с окуляр-микрометром, как правило, у 30 самцов и 30 самок из каждой пробы измеряли общую длину тела (*TL*), ширину цефалоторакса (*WC*), длину абдомена (*LA*), длину цефалоторакса (*LC*) (рис. 1) и затем рассчитывали пропорции. Изменчивость параметров оценивали с помощью коэффициентов вариации (*CV*). В качестве интегрального показателя изменчивости в популяции использовали показатель усредненной изменчивости изученных признаков ( $CV_{av}$ ):

$$CV_{av} = \left( \sum CV_i \right) / n, \quad (1)$$

где  $CV_i$  – коэффициент вариации *i*-того признака, *n* – количество изученных признаков.

Для каждой пробы рассчитывали значения среднего коэффициента вариации признаков отдельно для измеренных линейных параметров (*CV*) и рассчитанных пропорций (*CVp*): сумму значений коэффициентов вариации всех признаков делили на количество признаков. Достоверность различий средних определяли с использованием *t*-теста Стьюдента, а уровня значимости коэффициентов корреляции – по таблице [32]. Для оценки уровня связи значений признаков использовали среднее значение попарных коэффициентов корреляции между ними (*R*) [12]:

$$R = \left( \sum r_i \right) / k, \quad (2)$$

где  $r_i$  – *i*-коэффициент попарной корреляции между двумя морфологическими признаками, *k* – суммарное количество коэффициентов попарной корреляции между всеми изученными признаками.

Показатель *R* рассчитывали отдельно для измеренных признаков (*Rl*) и пропорций тела (*Rp*): *Rl* (*Rp*) равен сумме достоверных коэффициентов корреляции, деленной на количество коэффициентов корреляции. Для вычисления евклидовых расстояний между пробами и построения дендрограмм проводили кластерный анализ. Аппроксимирующие регрессионные уравнения выбирали с учетом наивысшего значения  $R^2$ . Анализ межпопуляционной изменчивости всех изученных признаков с использованием этих же проб детально изложен в работах авторов [20, 21], где рассмотрена их абсолютная вариабельность.

Таблица 1. Характеристика водоемов, из которых использованы пробы с *Arctodiaptomus salinus*

Номер пробы	Водоем	Регион	Дата сбора	Координаты, с.ш., в.д.	ТМ	Пл, км <sup>2</sup>	h, м	S, г/л	T, °C	N, экз./м <sup>3</sup>	п♀ экз.	п♂ экз.
1	оз. Баниолес	Испания	17.06.2005	42°07', 02°45'	ПО	1.18	62	0.7–2.0	7.0–26.0	–	20	17
2	Пантано Гранде	Сицилия	21.04.2005	40°44', 33°30'	ВВ	–	–	19.6	15.4	–	30	30
3	Сабха Эль Ариана	Тунис	15.02.2006	40°53', 32°37'	ВВ	–	–	2.2	19.2	–	30	30
4	Стагно ди Исола	Сицилия	25.02.2005	41°57', 33°17'	ПРП	–	–	3.0	13.7	–	17	30
5	оз. Пергуза	Сицилия	30.07.2002	41°31', 33°20'	ИО	1.83	12	5.0	25.6	–	7	13
6	оз. Тамбукан	Кавказ	11.07.2012	43°58', 43°10'	ИО	1.87	10	21.0	22.0	600160	30	30
7	оз. Янышское	Крым	02.06.2012	45°07', 36°24'	ИО	0.20	1	25.0	24.0	93120	30	30
8	оз. Такильское	Там же	01.05.2009	45°07', 36°24'	ПРО	0.20	1	16.0	13.0	45600	25	25
9	оз. Янышское	»	01.05.2009	45°07', 36°24'	ИО	0.20	1	16.0	13.0	305400	30	30
10	оз. Янышское	»	13.08.2009	45°07', 36°24'	ИО	0.20	1	74.0	24.5	2880	30	30
11	оз. Акташское	»	06.08.2012	45°22', 35°49'	ИО	26.80	2	60.0	32.0	6460	30	30
12	оз. Тобечикское	»	17.08.2010	45°10', 36°21'	ПП	18.70	1	35.0	26.0	7320	30	30

Примечание. ТМ – тип местообитания: ВВ – временный водоем, ИО – изменчивое озеро, ПО – постоянное озеро, ПП – постоянный пруд, ПРО – пересыхающее озеро, ПРП – пересыхающий пруд, Пл – площадь водоема, h – максимальная глубина, S – соленость, T – температура, N – численность рачков, п♀ – количество исследованных самок, п♂ – количество исследованных самцов.

**Таблица 2.** Изменчивость ( $CV$ , %) линейных признаков в изученных популяциях *Arctodiaptomus salinus*

Номер пробы	$TL$		$WC$		$LA$		$LC$	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1	3.32	5.00	5.03	16.29	5.67	8.35	4.09	3.98
2	17.96	6.68	6.04	5.95	9.48	9.55	3.94	5.38
3	7.25	3.42	8.29	7.73	9.16	4.17	6.79	3.90
4	7.52	5.18	6.85	8.43	9.10	6.54	8.46	7.00
5	8.44	4.04	8.26	8.29	14.51	6.68	4.84	3.06
6	5.19	7.24	10.75	11.29	15.02	15.33	7.14	9.39
7	10.22	12.23	14.06	15.19	19.04	21.76	12.38	11.01
8	5.58	3.83	9.84	4.96	9.17	4.20	5.91	3.77
9	11.46	8.69	15.51	8.38	14.94	11.14	10.87	8.68
10	6.57	5.58	13.55	13.18	11.12	9.19	6.87	6.35
11	5.45	5.58	8.46	13.30	10.06	12.08	6.20	5.81
12	6.26	4.95	8.28	7.16	9.85	11.25	7.70	5.43
$X_{cp}$	7.94	6.04	9.58	10.01	11.43	10.02	7.10	6.15
$SD$	3.86	2.46	3.30	3.72	3.69	4.94	2.54	2.48
$CV$ , %	48.70	40.70	34.41	37.15	32.29	49.27	35.74	40.30

Примечание. Здесь и в табл. 3:  $TL$  – общая длина,  $WC$  – ширина цефалоторакса,  $LA$  – длина абдомена,  $LC$  – длина цефалоторакса,  $X_{cp}$  – среднее значение,  $SD$  – стандартное отклонение.

**Таблица 3.** Изменчивость ( $CVp$ , %) пропорций тела в изученных популяциях *Arctodiaptomus salinus*

Номер пробы	$TL/WC$		$TL/LC$		$TL/LA$		$LC/WC$		$LC/LA$		$WC/LA$	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1	4.71	1.53	2.52	3.21	5.04	4.74	6.16	16.54	7.27	7.43	6.44	14.0
2	17.95	6.80	17.57	3.73	18.71	5.14	5.48	6.32	9.25	8.47	9.47	9.54
3	5.10	6.99	2.00	1.99	3.91	2.17	5.81	2.17	5.65	3.90	4.96	6.66
4	6.67	6.12	3.45	3.65	6.19	5.02	7.36	5.23	9.68	8.45	9.60	10.1
5	3.17	5.78	3.77	2.53	6.55	3.85	4.58	7.26	10.45	6.55	7.71	5.69
6	10.31	9.83	5.86	6.77	13.20	12.99	8.85	10.54	17.98	19.07	20.36	17.8
7	8.84	8.14	7.10	7.24	15.31	11.68	9.27	9.19	20.20	17.00	19.31	13.4
8	5.71	4.07	2.77	1.84	5.92	4.00	5.92	3.49	8.16	4.51	7.65	5.77
9	8.89	7.45	2.96	3.77	9.37	6.43	8.95	7.45	12.07	9.91	14.87	10.6
10	13.21	14.06	3.45	3.82	7.88	7.57	11.99	13.47	11.02	11.27	16.18	16.9
11	7.90	13.88	3.69	5.79	9.01	9.98	7.71	14.19	12.47	15.61	14.09	17.9
12	5.30	8.70	4.83	4.93	8.30	8.20	6.42	6.34	12.89	12.73	10.86	14.0
$X_{cp}$	8.15	7.78	5.00	4.11	9.12	6.81	7.38	8.52	11.42	10.41	11.79	11.86
$SD$	4.15	3.61	4.22	1.75	4.46	3.34	2.09	4.41	4.20	4.87	5.08	4.48
$CV$ , %	50.96	46.37	84.36	42.74	48.88	49.09	28.33	51.83	36.74	46.75	43.10	37.80

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Изменчивость в популяциях и влияющие на нее факторы.** Уровень изменчивости ( $CV$ ) измеренных линейных признаков и рассчитанных пропорций колебался от пробы к пробе (табл. 2 и 3). Попарные коэффициенты корреляции между  $CV$

разных признаков варьировали у самок в пределах 0.686–0.810 и были достоверны ( $p = 0.005–0.001$ ), у самцов – 0.366–0.895 ( $p = 0.05–0.001$ ). Усредненные коэффициенты вариации ( $CV$ ) у самцов и самок от пробы к пробе изменялись некоррелированно (табл. 4).

**Таблица 4.** Интегральные значения изменчивости и связности признаков в изученных популяциях *Arctodiaptomus salinus*

Номер пробы	♀				♂			
	<i>CVp</i>	<i>CVI</i>	<i>RI</i>	<i>Rp</i>	<i>CVp</i>	<i>CVI</i>	<i>RI</i>	<i>Rp</i>
1	4.53	5.35	0.34	0.54	7.91	8.40	0.61	0.41
2	5.99	6.33	0.57	0.55	6.67	6.89	0.58	0.53
3	7.87	4.57	0.82	0.54	4.86	4.80	0.56	0.50
4	7.98	7.16	0.59	0.54	6.42	6.79	0.54	0.62
5	9.01	6.04	0.96	0.63	5.28	5.52	0.72	0.55
6	9.53	12.77	0.33	0.60	12.83	10.81	0.43	0.51
7	13.92	13.34	0.51	0.53	11.11	15.05	0.77	0.55
8	7.63	6.02	0.79	0.50	3.95	4.19	0.50	0.46
9	13.02	9.52	0.78	0.52	7.06	9.22	0.69	0.56
10	9.52	10.62	0.51	0.58	11.19	8.58	0.23	0.52
11	7.54	9.15	0.39	0.56	12.89	9.19	0.19	0.51
12	8.02	8.01	0.51	0.62	9.15	7.02	0.30	0.64
<i>X<sub>ср</sub></i>	8.71	8.24	0.56	0.56	8.28	7.29	0.50	0.53
<i>SD</i>	2.63	2.88	0.21	0.04	3.11	2.00	0.19	0.06
<i>CV, %</i>	30.22	34.93	37.83	7.00	37.56	27.26	37.23	11.97

Примечание. *CVp* – средний *CV* пропорций, *CVI* – средний *CV* линейных параметров, *RI* – связность линейных признаков, *Rp* – связность пропорций.

Связь среднего значения усредненного коэффициента вариации линейных параметров у самцов ( $r = 0.441, p < 0.02$ ) и самок ( $r = 0.705, p < 0.001$ ) с соленостью достоверна, зависимость у самок можно аппроксимировать уравнением:

$$CVI = 4.814S^{0.19}, \quad (3)$$

где  $S$  – соленость, г/л.

У самок отмечен тренд увеличения *CVI* с ростом температуры ( $r = 0.37, p = 0.05$ ), у самцов достоверного тренда не было. При анализе крымских проб у самок выявлена достоверная положительная зависимость *CVI* от плотности популяции ( $r = 0.82, p = 0.025$ ).

Значения *CV* разных пропорций (табл. 3) достоверно коррелировали друг с другом ( $r = 0.450–0.700, p = 0.05–0.0005$ ) у самцов и самок. Значения у самцов и самок между собой не коррелировали. Усредненные значения *CV* пропорций (*CVp*) у самцов и самок даны в табл. 4. При росте солености они увеличивались у самцов ( $r = 0.589, p = 0.001$ ) и самок ( $r = 0.418, p = 0.01$ ), зависимость у самцов можно описать уравнением:

$$CVp = 4.882S^{0.18}. \quad (4)$$

Температура достоверно влияла на уровень варибельности только у самцов для всей совокупности проб ( $r = 0.664, p = 0.0005$ ):

$$CVp = 1.244 + 0.340T, \quad (5)$$

где  $T$  – температура, °С.

Все крымские пробы могут рассматриваться как взятые из одной локальной популяции [20], поэтому расчеты сделаны и отдельно для них, где зависимость также выявлена только у самцов ( $r = 0.903, p = 0.0001$ ):

$$CVp = 0.644 + 0.389T. \quad (6)$$

В крымских пробах плотность популяции достоверно влияла на варибельность только у самок ( $r = 0.694, p = 0.005$ ). *CVI* положительно коррелировал с *CVp* у самцов ( $r = 0.634, p = 0.005$ ) и самок ( $r = 0.716, p = 0.001$ ).

**Связность изменений признаков.** Для каждой пробы рассчитывали интегральный показатель связности значений линейных параметров (*RI*) отдельно для самцов и самок (табл. 4). Этот показатель изменялся в довольно узких пределах. Отмечен общий тренд уменьшения показателя связности с ростом температуры. У самок зависимость недостоверна, у самцов она достоверна ( $r = 0.585, p = 0.001$ ) и для всей совокупности проб выражается уравнением:

$$RI = 1.124e^{-0.043T}. \quad (7)$$

У самцов только из крымских проб эта зависимость описывается уравнением ( $r = -0.699, p = 0.01$ ):

$$RI = 1.286e^{-0.054T}, \quad (8)$$

у самок отрицательная зависимость линейна и достоверна ( $r = -0.993, p = 0.001$ ).

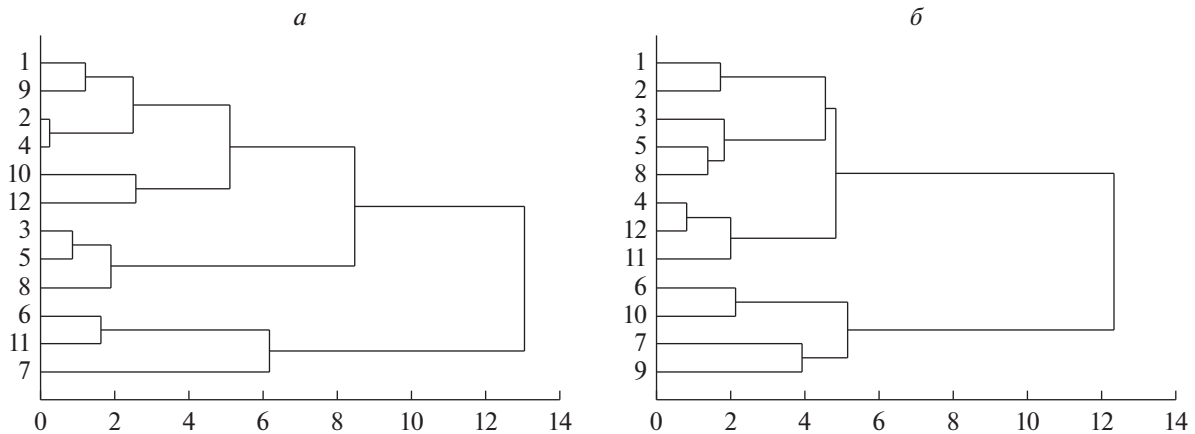


Рис. 2. Дендрограмма сходства изученных популяций самок (а) и самцов (б) *A. salinus* по интегральным показателям. По оси абсцисс – евклидово расстояние, по оси ординат – номер пробы.

Рост солености негативно влиял на показатели связности у самок ( $r = -0.597$ ,  $p = 0.005$ ) и самцов ( $r = -0.846$ ,  $p = 0.005$ ) крымской популяции. Также для нее установлена положительная связь между плотностью популяции и показателями связности линейных параметров у самок ( $r = 0.737$ ,  $p = 0.001$ ) и самцов ( $r = 0.928$ ,  $p = 0.0001$ ). У последних зависимость можно описать уравнением:

$$RI = 0.126 \ln(N) - 0.823, \quad (9)$$

где  $N$  – плотность популяции, экз./м<sup>3</sup>.

Выявлена отрицательная зависимость между интегральными характеристиками связности ( $RI$ ) и изменчивости линейных параметров ( $CVI$ ) в объединенной совокупности проб у самок ( $r = -0.471$ ,  $p = 0.05$ ) и самцов ( $r = -0.537$ ,  $p = 0.05$ ). Эту связь у самцов можно описать уравнением:

$$RI = 1.135e^{-0.80CVI}. \quad (10)$$

На основании коэффициентов попарной корреляции между 15 пропорциями рассчитаны усредненные коэффициенты корреляции (связность) ( $Rp$ ) у самцов и самок в отдельных водоемах (табл. 4). Показатели связности у самцов и самок не коррелировали друг с другом, а связность пропорций не коррелировала с их вариабельностью. Межпопуляционные различия связности пропорций ниже, чем таковые линейных параметров. Показатели связности пропорций и связности линейных параметров не коррелировали друг с другом.

Кластерный анализ всей совокупности проб с использованием интегральных показателей связности и изменчивости признаков (табл. 4) показал, что данные для самцов и самок группируются по-разному (рис. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Уровень изменчивости.** Уровень изменчивости ( $CV$ ) линейных параметров и пропорций *A. salinus* варьировал от 3 до 18% для линейных признаков и от 1.5 до 19% – для пропорций (табл. 2–4). Изменчивость морфометрических признаков *A. salinus* зависела от разных факторов – температуры, солености, плотности популяции (см. уравнения (3)–(6)). Влияние среды на изменчивость *Soropoda* отмечали и ранее [8, 10, 28, 29, 37]. В экспериментах у *A. salinus* в некомфортных для него условиях (предельных значениях температуры или солености) наблюдали большую вариабельность скорости развития и дефинитивных размеров [27]. Повышенная плотность особей в экспериментальных сосудах также увеличивала вариабельность длительности развития и дефинитивных размеров у *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) [8] и *Cyclops abyssorum* (Sars G.O., 1863) [36].

Озеро Баниолес – самое стабильное из всех изученных авторами водоемов. Популяция *A. salinus*, существуя длительное время в мало меняющейся среде, хорошо приспособилась к таким условиям. Уровень изменчивости в ней, вероятно, можно считать близким к норме для стабильных популяций: для линейных признаков у самцов он составил 6–7%, самок – 5–6%, пропорций у самцов – 6–7%, самок – 4–5% (табл. 4). Близкие к этим уровни изменчивости отмечены в популяциях других видов планктонных *Soropoda*, находящихся в привычной для них среде [10]. У шести видов планктонных *Ostracoda* из четырех разных районов Южной Атлантики  $CV$  линейных размеров самцов и самок колебался в довольно узких пределах, как правило, от 3 до 5.8% [6]. Повидимому, значения  $CV$  морфометрических параметров планктонных ракообразных в стабильной среде ограничены пределами 3–7%. В мелководных временами пересыхающих водоемах вари-

бельность *A. salinus* была значительно выше (табл. 4): у самцов — до 15 (линейные параметры) и 12.8% (пропорции), у самок — соответственно до 13.3 и 14.9%.

Можно предположить, что изменение интегральных характеристик морфометрической изменчивости рачков может служить индикатором состояния популяций или комфортности для них среды обитания. Чтобы реализовать возможность диагностики состояния конкретных популяций, надо понять, какие механизмы и процессы обуславливают уровень разнообразия/изменчивости в популяциях *Sopropoda*. Эпистатические взаимодействия между генами могут обеспечивать контроль над уровнем генетической варибельности [35], обуславливая в определенной степени дестабилизацию онтогенеза в популяциях и ведя к росту разнообразия особей в неблагоприятной среде. Отбор осуществляет “выбор” оптимальных фенотипов при их более высоком разнообразии в популяции. Под действием отбора популяция методом проб и ошибок ищет подходящие к непривычной среде фенотипы, реализуя стратегию поддержания максимального фенотипического разнообразия. Соответственно, всегда ли эффективна такая популяционная стратегия? Поддержание разнообразия требует расхода энергии [4]. С другой стороны, увеличение дискомфорта среды ведет к изменению энергетического баланса, увеличению трат на обмен и снижению эффективности использования энергии [15], т.е. уменьшается количество энергии, которое может быть использовано для поддержания разнообразия в популяции. Для каждого условия среды существует оптимальный уровень разнообразия [4]. Начиная с определенной степени дискомфорта, популяция вынуждена его снижать. Зависимость интегральных характеристик морфометрических признаков рачков от дискомфорта среды является нелинейной и имеет куполообразный вид. Это не исчерпывает трудности разработки метода диагностики, так как на уровень изменчивости в популяциях *Sopropoda*, в частности *A. salinus*, могут влиять и случайные факторы [20, 22].

Небольшие генетические различия присутствуют даже в смежных генерациях [1]. *Arctodiaptomus salinus*, как и многие другие виды, имеет покоящиеся яйца, которые в донных отложениях могут сохраняться десятки и сотни лет [26], что обуславливает значительно большее генетическое разнообразие в банке покоящихся стадий, чем в активной части популяции. В частности, это показано для *Onychodiptomus sanguineus* (Forbes, 1876) [26], представителя того же семейства, что и *A. salinus*. Из-за ветров верхний слой донных осадков взмучивается, покоящиеся яйца попадают в воду и начинают развиваться. Чем сильнее ветер, тем более толстый слой донных осадков перемешивается, следовательно, генети-

чески более разнообразные яйца попадают в воду. Таким образом, режим ветров может влиять на разнообразие особей в популяции. Разумеется, степень такого влияния зависит от глубины водоема, наименьшим оно будет в глубоких (в нашем случае — оз. Баниолес), наибольшим — в мелких (крымских, где глубина редко превышает 1 м). Также колебания в уровне изменчивости в популяциях могут быть вызваны переносом покоящихся яиц птицами [20, 21]. Все это затрудняет использование интегральных показателей морфологической изменчивости *Sopropoda*, имеющих покоящиеся яйца и обитающих в таких мелководных водоемах, как крымские. Тем не менее данный подход может быть применен для более глубоководных водоемов с использованием, в первую очередь, интегральной характеристики изменчивости пропорций. Выбор ее для индикации состояния популяций обусловлен тем, что температура, соленость и другие факторы среды, влияя на линейные параметры, фактически не влияют на пропорции. Такой подход целесообразно сочетать с оценкой уровня флуктуирующей асимметрии [11, 28, 29].

Другая трудность на пути разработки метода диагностики состояния популяций *Sopropoda* — разный характер реакции самцов и самок на условия среды. Изменчивость самок в оз. Баниолес — самая низкая из изученных водоемов, у самцов она значительно выше и находится в середине диапазона найденных значений. Вероятно, куполообразная зависимость интегральных характеристик морфометрической изменчивости от дискомфорта и/или стабильности среды имеет разный вид у самцов и самок. Анализируя данные табл. 1, 4 и рис. 2, можно предположить, что в более комфортных и нескольких водоемах изменчивость у самцов несколько выше. В условиях, когда популяция начинает жертвовать разнообразием, изменчивость самок значительно выше, чем у самцов.

**Связность морфометрических характеристик.** На основании полученных зависимостей (уравнения (7)–(9)) можно сделать заключение, что уровень связности в определенной степени служит показателем состояния популяции, как это показано и в работах [12, 24]. Дестабилизация онтогенеза, наблюдаемая в некомфортных для вида условиях, как правило, ведет к увеличению в популяциях флуктуирующей асимметрии и уменьшению связности морфометрических признаков [11, 24, 25]. Но всегда ли так? Например, при наибольшей солености показатели флуктуирующей асимметрии у жаброногих ракообразных *Artemia* уменьшаются [23], а связность морфологических признаков возрастает [7]. В экстремальной среде это наблюдали не только у планктонных ракообразных, но и в других группах животных [9]. В экстремальных условиях выживают лишь особи

с наиболее канализированным онтогенезом, прочие элиминируются отбором, поэтому в популяциях животных существуют более жесткие связи между признаками [17]. Можно сделать вывод, что связь между уровнем дискомфорта среды и связностью параметров в популяции не может быть линейной. Наиболее высокая связность линейных параметров у самок отмечена в популяциях из самых мелководных, непредсказуемо изменяющихся водоемов Туниса, Сицилии и Крыма (табл. 4). Вероятно, это может быть объяснено жестким отбором (или внутривидовыми регуляторными механизмами), который привел к увеличению уровня канализированности процессов развития в популяциях, существующих в экстремальной изменчивой среде.

Половой диморфизм выражается не только в различиях линейных размеров, пропорций и уровня их изменчивости, но и в показателях связности морфометрических признаков, что отмечено и у других групп животных [9]. Как правило, связность признаков выше у самок [9], что не противоречит нашим данным. Увеличение связности линейных параметров *A. salinus* с ростом плотности популяции, вероятно, обусловлено тем, что при высокой численности пресс естественного отбора возрастает.

Связность изменчивости пропорций от популяции к популяции флуктуирует в очень узких пределах (табл. 4). Влияния солености, температуры и плотности популяции на этот параметр не обнаружено. Возможно, столь низкую изменчивость показателя связности пропорций можно объяснить достаточно нормальным состоянием всех изученных локальных популяций. По-видимому, это обусловлено тем, что *A. salinus* является видом генералистом и обладает приспособлениями “широкого профиля”, которые позволяют ему успешно существовать в разных местообитаниях.

**Выводы.** Интегральные показатели изменчивости и связности морфометрических признаков у *A. salinus* меняются от популяции к популяции. От факторов среды они зависят нелинейно. Авторы попытались гипотетически объяснить полученные результаты, но только дополнительные данные могут подтвердить и развить или опровергнуть высказанные предположения. Настоящая работа — лишь первый шаг к разработке морфометрических методов оценки состояния популяций планктонных Сороперода. Вероятно, на одном из следующих этапов следует выяснить, что целесообразнее использовать для индикации — линейные размеры или пропорции, показатели самцов, самок или их отношения.

Авторы глубоко признательны Ф. Марроне за любезно представленные пробы из Испании, Италии и Туниса. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН “Институт мор-

ских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
2. Андреева С.И., Андреев Н.И. Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд-во Омск. гос. пед. ун-та, 2003. 382 с.
3. Астауров Б.Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма // Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. С. 54–109.
4. Букварева Е.Н., Алещенко, Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи соврем. биологии. 2005. Т. 125. Вып. 4. С. 337–348.
5. Гершензон С.М. “Мобилизационный резерв” внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2. Вып. 1. С. 85–107.
6. Дранун И.Е. Изменчивость длины раковины взрослых особей массовых видов пелагических остракод Южной Атлантики // Биол. моря. 2002. Вып. 62. С. 46–51.
7. Егоркина Г.И., Царева Г.А., Бендер Ю.А. Корреляционные связи морфометрических признаков артемии из озера Большое Яровое // Вестн. Алтайск. гос. аграр. ун-та. 2009. № 6. С. 39–42.
8. Зеликман А.Л., Гейнрих А.К. К вопросу влияния плотности популяции на смертность и развитие ее компонентов у циклопов *Eucyclops serrulatus* (Сороперода, Cyclopoida) // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 4. С. 125–140.
9. Истомин А.В. Половой диморфизм скоррелированности развития морфологических признаков // Вестн. Псков. гос. ун-та. Сер. естеств. и физ.-мат. науки. 2009. Вып. 8. С. 18–23.
10. Ковалев А.В. Изменчивость некоторых планктонных Сороперода (Crustacea) в морях средиземноморского бассейна // Биол. моря. 1969. Вып. 17. С. 144–197.
11. Лайус Д.Л., Грэм Д.Х., Католикова М.В., Юрцева А.О. Флуктуирующая асимметрия и случайная фенотипическая изменчивость в популяционных исследованиях: история, достижения, проблемы, перспективы // Вестн. С.-Петербург. ун-та. 2009. Сер. 3. Вып. 3. С. 98–110.
12. Михайловский Г.Е. Описание и оценка состояний планктонных сообществ. М.: Наука, 1988. 214 с.
13. Раузер-Черноусова Д.М. Геологическое обследование Соленого озера в Круглой бухте близ Севастополя // Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук. 1928. Вып. 3. С. 273–298.
14. Сапунов В.Б. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 4. С. 557–567.
15. Шадрин Н.В. Исчерпал ли себя балансово-энергетический подход в гидробиологии: возможности и ограничения // Мор. экол. журн. 2011. Т. 10. № 1. С. 98–103.



16. Шадрин Н.В. Динамика экосистем и эволюция: множественность устойчивых состояний и точки опрокидывания/невозврата. Необходимость нового понимания // Мор. экол. журн. 2012. Т. 11. № 2. С. 85–95.
17. Шакин В.В. Биосистемы в экстремальных условиях // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 6. С. 784–792.
18. Шмальгаузен И.И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2. № 3. С. 307–354.
19. Anufrieva E.V. Do copepods inhabit hypersaline waters worldwide? A short review and discussion // Chin. J. Oceanol. Limnol. 2015. V. 33. № 6. P. 1354–1361.
20. Anufrieva E.V., Shadrin N.V. Factors determining the average body size of geographically separated *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) populations // Zool. Res. 2014. V. 35. № 2. P. 132–141.
21. Anufrieva E., Shadrin N. Resting stages of crustaceans in the Crimean hypersaline lakes (Ukraine) and their ecological role // Acta Geol. Sin. (Engl. Ed.). 2014. V. 88(s1). P. 46–49.
22. Anufrieva E.V., Shadrin N.V. Morphometric variability of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda) in the Mediterranean-Black Sea region // Zool. Res. 2015. V. 36. № 6. P. 328–336.
23. Boyko E.G., Litvinenko L.I., Kutsanov K.V., Gabdullin M.A. Specific features of the biology of *Artemia* in lakes of the Urals and Western Siberia // Rus. J. Ecol. 2012. V. 43. № 4. P. 333–340.
24. Clarke G.M. The genetic basis of developmental stability. V. Inter- and intra-individual character variation // Heredity. 1998. V. 80. № 5. P. 562–567.
25. Dongen S.V. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future // J. Evol. Biol. 2006. V. 19. № 6. P. 1727–1743.
26. Hairston N.G., Kearns C.M., Ellner S.P. Phenotypic variation in a zooplankton egg bank // Ecology. 1996. V. 77. № 8. P. 2382–2392.
27. Jimenez-Melero R., Parra G., Souissi S., Guerrero F. Post-embryonic developmental plasticity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) at different temperatures // J. Plankt. Res. 2007. V. 29. № 6. P. 553–567.
28. Lajus D., Alekseev V. Components of morphological variation in Baikalian endemial cyclopid *Acanthocyclops signifer* complex from different localities // Hydrobiologia. 2000. V. 417. № 1. P. 25–35.
29. Lajus D., Sukhikh N., Alekseev V. Cryptic or pseudocryptic: can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex // Ecol. Evol. 2015. V. 5. № 12. P. 2374–2385.
30. Matthews B., Hausch S., Winter C. et al. Contrasting ecosystem-effects of morphologically similar Copepods // PLoS ONE. 2011. V. 6. № 11. P. e26700.
31. May R.M. Stability and complexity in model ecosystems. Monographs in Population Biology. Princeton; N.Y.: Princeton Univ. Press, 1974. V. 6. 265 p.
32. Müller P.H., Neuman P., Storm R. Tafeln der mathematischen Statistik. Leipzig: Fachbuchverlag, 1979. 272 p.
33. Shadrin N.V., Anufrieva E.V. Size polymorphism and fluctuating asymmetry of *Artemia* (Branchiopoda: Anostraca) populations from the Crimea // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. 2017. Т. 10. № 1. P. 114–126.
34. Waddington C.H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // Nature. 1942. V. 150. № 3811. P. 563–565.
35. Wagner G.P., Altenberg L. Perspective: Complex adaptations and the evolution of evolvability // Evolution. 1996. V. 50. № 3. P. 967–976.
36. Whitehouse I.V., Levis B.G. The effect of diet and density on development, size and egg production in *Cyclops abyssorum* Sars, 1863 (Copepoda, Cyclopoida) // Crustacea. 1973. V. 25. № 3. P. 225–236.
37. Williamson P.G. Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic mollusks from Turkana Basin // Nature. 1981. V. 293. № 5832. P. 437–443.

## Integral Indicators of Variability of *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Diaptomidae) and Their Possible Use in Assessing the Population State

N. V. Shadrin<sup>a,\*</sup> and E. V. Anufrieva<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences,  
299011 Sevastopol, Russia*

<sup>\*</sup>*e-mail: snickolai@yandex.ru*

The intrapopulation morphometric variability of the widespread species *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) has been studied in different water bodies of the Mediterranean and Black Sea regions. The authors evaluate the effect of temperature, salinity, and population density; estimate the integral characteristics of the variability levels and connectivity of morphometric parameters; and discuss the possibility of using these integral characteristics for diagnostics of the planktonic–crustacean population status.

**Keywords:** Copepoda, zooplankton, connectedness of parameters, destabilization of populations, morphometric variability