Московская школа на Юго-Западе № 1543
Кафедра биологии

Изменчивость формы и размера тела *Bosmina* (*Eubosmina*) у юго-восточного берега Ладожского озера

А. И. Киселёва (9“Б”)
А. А. Кульпина (9“Б”)
У. Г. Кычков (9“Б”)
Е. А. Пахомов (9“Б”)
С. Е. Фейгин (9“Б”)

Научные руководители:
П. А. Волкова,
С.М. Глаголев,
Н.С. Глаголева

Москва
2019

Введение

Фенотипическая пластичность – способность одного генотипа обеспечивать альтернативные варианты морфологии, физиологических состояний или поведения в ответ на изменяющиеся условия окружающей среды (Тарантул, 2017). Данное явление в той или иной степени характерно для всех видов. Модельным объектом, у которого ярко выражена такая форма изменчивости, могут служить ветвистоусые ракообразные (*Cladocera*). Босмины (род *Bosmina*, подрод *Eubosmina* Selegro 1900) как одна из наиболее распространённых групп ветвистоусых ракообразных в средней полосе России послужила объектом наших исследований.

На морфологические особенности *Eubosmina* влияет множество факторов. Один из них – это хищничество со стороны рыб (например, известно, что некоторые виды рыб выборочно поедают более крупных ракообразных: Brooks, Dodson, 1965). Другой – влияние со стороны беспозвоночных хищников, таких, например, как *Leptodora*, выборочно поедающих босмин с наименьшими отклонениями по форме от "стандартной" морфологии (Hellsten et al., 1999) или же более мелких особей (Lagergen et al., 2002). Также описано влияние таких абиотических факторов среды, как кислотность водоёма, при повышении которой уменьшаются размеры тела босмин (Locke, Sprules, 2000), температура воды в водоёме, понижение которой вызывает увеличение длины выростов и тела (Kappes, Sinsch, 2002). Как видно из вышесказанного, в зависимости от происходящих изменений в перечисленных условиях среды меняются такие морфологические особенности босмин, как размер их тела (Zaret, Kerfoot, 1975), длина выростов тела (антеннул и мукро) (Korosi et al., 2013), общая форма тела. На основании всех вышеназванных признаков в подроде *Eubosmina* выделяют несколько морфотипов (Faustova et al., 2011). По экзоскелетам босмин (которые можно отнести к описанным морфотипам), сохранившимся в озёрных отложениях, можно судить об абиотических условиях и плотности и таксономическом составе хищников в данном водоёме в разное время его существования (Korosi et al., 2013).

Однако при определении морфотипа, к которому следует отнести ту или иную особь, встаёт несколько проблем. Первая из них – объективность оценки общей формы тела ракообразного безотносительно размеров его тела. Эту задачу позволяет решить метод геометрической морфометрии (Павлинов, Микешина, 2002), использованный в изучении босмин лишь два раза (Faustova et al., 2010; Ковалёва, Смирнова, 2018), причём в первой публикации метод был применён только к спинному участку карапакса. Во второй публикации (Ковалёва, Смирнова, 2018) была доказана действенность геометрической морфометрии для определения морфотипа босмин. Поэтому мы решили применить данный метод, но, в отличие от вышеназванного исследования, мы разделяли пробы ракообразных по датам и дальности от берега, потому что форма ракообразных меняется в зависимости от климатических условий и плотности и таксономического состава хищников (Korosi et al., 2013), которые могут отличаться в разное время и на разных расстояниях от берега. Вторая проблема – отсутствие единого способа измерения выростов тела босмин (например, в публикациях Korosi et al., 2013 и Kerfoot, McNaught, 2010 показаны разные способы измерения мукро) – ставит под сомнение возможность сравнивать данные, полученные разными авторами.

Сбор материала для исследований мы проводили в юго-восточной части побережья Ладожского озера на территории Нижне-Свирского заповедника, в отличие от большинства подобных исследований, проводившихся на территории Западной Европы (Lagergen et al., 2002; Kappes, Sinsh, 2002; Faustova et

al., 2010 и др.), где иной уровень эвтрофикации водоёмов мог также влиять на результаты (Kerfoot, McNaught, 2010: форма тела босмин может изменяться в зависимости от трофности водоёма).

Цель работы

Изучить изменчивость формы тела *Bosmina (Eubosmina)* у юго-восточного берега Ладожского озера.

Задачи

1. Изучить, какие морфотипы встречаются у юго-восточного побережья Ладожского озера.
2. Проанализировать связь между формой тела босмин и расстоянием от берега (проверить наличие различий между формой тела босмин у берега и босмин на расстоянии 300 метров от него)
3. Проанализировать связь между формой тела босмин и плотностью беспозвоночных хищников на разном расстоянии от берега (10 и 300 м)
4. Сравнить разные способы измерения длины антеннулы и длины мукро.
5. Оценить, как влияет тип орудия лова на оценку плотности планктонных беспозвоночных.

Материалы и методы

Пробы были взяты 10, 17, 23 июня, 3 и 4 июля 2018 года в разное время суток (табл. 1) в прибрежной зоне юго-восточной части Ладожского озера вблизи устья р. Гумбарка на территории Нижне-Свирского заповедника (Лодейнопольский район Ленинградской области). Мы отплывали на моторной лодке на расстояния 300 и 10 метров от берега, используя показания GPS-навигатора (Garmin GPSmap 78) (примерные координаты 60.67350° с. ш., 32.93416° в. д.; 60.67258° с. ш., 32.94168° в. д. соответственно). Далее под поверхность воды опускали сачок (с номером газа 48 или 76 – номер мельничного газа определяется по числу нитей на 10 мм ткани) или планктонную сеть (с номером газа 76) и продолжали движение параллельно берегу на приблизительной скорости 3,5 км/ч на протяжении 50 (или 20) метров (табл. 1). Затем содержимое сачка помещали в банку (с водой объёмом около 300 мл).

Далее в лаборатории мы профильтровывали взятые пробы через кусочек мельничного газа. Отфильтрованную массу мы помещали в пробирку с 30 мл раствора этанола (96%). Используя штемпель-пипетку, мы отмеряли 3,5 мл (или 7 мл) субпробы и помещали их в камеру Богорова под бинокуляр (Микромед МС-1), где далее вели количественный подсчёт организмов (половозрелых и неполовозрелых босмин с мукро и без мукро и различных хищников: *Cyclopidae*, *Leptodora*, *Asplanchna*, *Bythotrephes*, *Calanoida* и *Polyphemus* (определение вели по: Глаголев, Чертопруд, 1999). При подсчёте хищников для сравнения их плотности с формой тела босмин мы не учитывали *Cyclopidae* и *Calanoida*, так как среди этих семейств встречаются нехищные виды. Плотность организмов на кубический метр рассчитывали по формуле: ($N_{организмов}$ в пробе × $V_{спирт.\ р\text{-}ра}$) / ($V_{субпробы}$ × $S_{пов\text{-}ти\ орудия\ лова}$ × $L_{пути}$) (табл. 1).

Затем мы помещали половозрелых самок босмин (определяя половозрелость самки по наличию яиц) под микроскоп на бок при восьмикратном увеличении объектива и фотографировали их с помощью камеры (Webbers MYscope 300 M).

Всего проанализировано 8171 босмин (из них нами – 3896 босмин), а сфотографировано 255 босмин

Дата	Время	Расстояние до берега (м)	Погодные условия	Полово-Зрелые босмины		Неполово-Зрелые босмины		Всего босмин	Leptodora	Asplanchna	Cyclopidae	Calanoida	Polyphemus	Bythotrephes	Орудие лова
				С мукро (% от общего количества)	Без мукро	С мукро (% от общего количества)	Без мукро								
10.июн	21:30	10	лёгкое волнение, ветер к берегу	*	*	*	*	792	0	3	3	0	3	0	сачок (№ 48)
10.июн	21:30	10	штиль	551 (100)	0	527 (99)	4	1082	0	0	4	0	0	0	сачок (№ 76)
10.июн	21:30	300	штиль	3492 (95)	179	1127 (72)	446	5244	0	25	35	23	18	0	сетка
17.июн	15:00	300	штиль	504 (93)	38	466 (75)	158	1166	57	82	38	0	25	0	сетка
17.июн	15:00	10	легкое волнение, ветер от берега	88 (100)	0	120 (90)	13	221	6	50	44	0	6	0	сачок (№ 76)
17.июн	15:00	10	легкое волнение, ветер от берега	88 (94)	6	95 (94)	6	195	6	32	32	0	0	0	сачок (№ 48)
23.июн	12:30	10	легкое волнение, ветер от берега	4 (22)	14	78 (95)	4	100	0	0	10	0	0	0	сачок (№ 76)
23.июн	12:30	10	легкое волнение, ветер от берега	8 (67)	4	45 (48)	49	106	0	0	20	0	0	0	сачок (№ 76)
23.июн	12:30	10	легкое волнение, ветер от берега	4 (20)	16	41 (87)	6	67	0	0	0	0	0	0	сачок (№ 48)
23.июн	12:30	300	штиль	239 (63)	139	31 (12)	237	645	0	0	45	6	0	0	сачок (№ 76)
23.июн	12:30	300	штиль	2755 (82)	600	547 (33)	1127	5029	0	0	82	20	0	0	сачок (№ 48)
03.июл	10:30	10	штиль	527 (93)	37	273 (69)	122	959	69	16	1698	1976	0	0	сачок (№ 76)
03.июл	10:30	300	штиль	584 (38)	955	131 (19)	576	2245	306	0	1849		0	12	сачок (№ 76)
03.июл	10:30	10	лёгкое волнение, ветер к берегу	970 (86)	161	477 (17)	2304	3911	145	0	1055	*	0	0	сетка
03.июл	10:30	300	лёгкое волнение, ветер к берегу	3150 (64)	1789	343 (25)	1023	6305	214	0	1409	*	0	27	сетка
04.июл	11:30	10	лёгкое волнение, ветер к берегу	484 (73)	182	439 (17)	2168	3272	50	50	0	*	0	0	сачок (№ 76)
04.июл	11:30	300	лёгкое волнение, ветер к берегу	7 (1)	524	121 (17)	610	1262	20	0	156	*	0	0	сачок (№ 76)

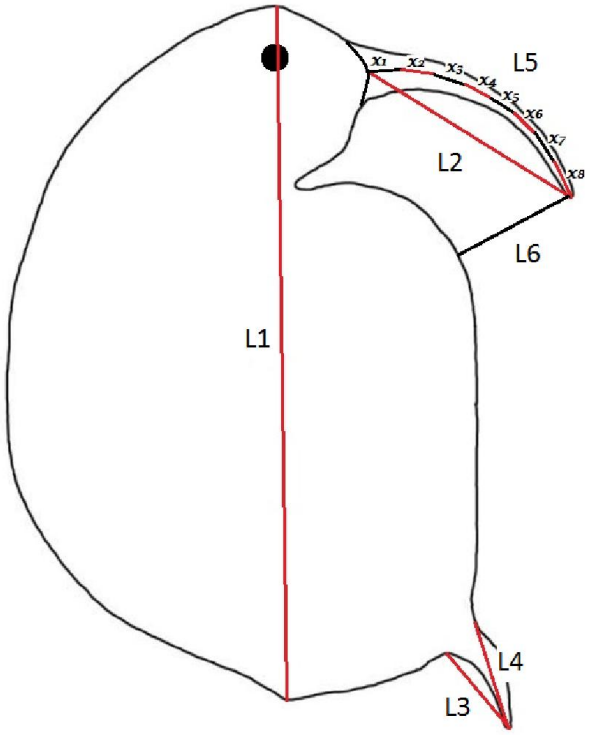
Табл. 1. Число хищников, половозрелых и неполовозрелых, с мукро и без мукро босмин разного возраста и морфологии, пойманных в разные дни в разное время суток на разном расстоянии от берега, различными орудиями лова.

*-Животные не были посчитаны

Для дальнейшего анализа формы тела босмин, а именно геометрической морфометрии (по Faustova et al., 2010), мы обводили по контуру в программе PhotoShop, затем расставляли точки (в программе tpsDig (Rohlf, 2001 b)), начиная с вершины антеннулы и используя 100 точек, поставленных автоматически через равные промежутки против часовой стрелки (рис. 3). Используя координаты этих точек, мы при помощи геометрической морфометрии сравнивали формы босмин между собой, а также с морфотипами, описанными в литературе. Далее по результатам геометрической морфометрии мы проводили сравнение между морфотипами пойманных босмин и морфотипами, описанными в литературе. Мы также измеряли длину тела, антеннулы и мукро (в программе tpsDig (Rohlf, 2001 b)) (Рис. 4).

Данные промеров и наблюдений мы анализировали в программе R (R Core Team, 2016).

Рисунок 1. Расположение точек на контуре босмины



L1 - длина тела
L2 - длина антеннулы (хорда)
L3 - длина мукро (Korosi et al., 2013)
L4 - длина мукро2 (Kerfoot, McNaught, 2010)
L5 (= X1 + X2 + X3 + X4 + X5 + X6 + X7 + X8) – длина антеннулы (по дуге)
L6 – длина отступа

Рисунок 2. Используемый способ промеров босмин

Результаты

Морфотипы, встречающиеся у юго-восточного берега Ладожского озера

Используя распределение точек на контурах всех босмин, мы создали усредненный контур босмины (рис. 1). Далее все контуры с точками были сравнены с усреднённым контуром и за счёт этого распределены в матрице относительных деформаций (по отклонениям в форме от усреднённой босмины). Ниже приведены диаграммы, на которых контуры босмин обозначены названием фотографии босмины, с которой брали контур. Как видно из рис. 3-5, разделение босмин по форме тела соответствует наличию или отсутствию мукро, а не расстоянию от берега или дате взятия пробы.

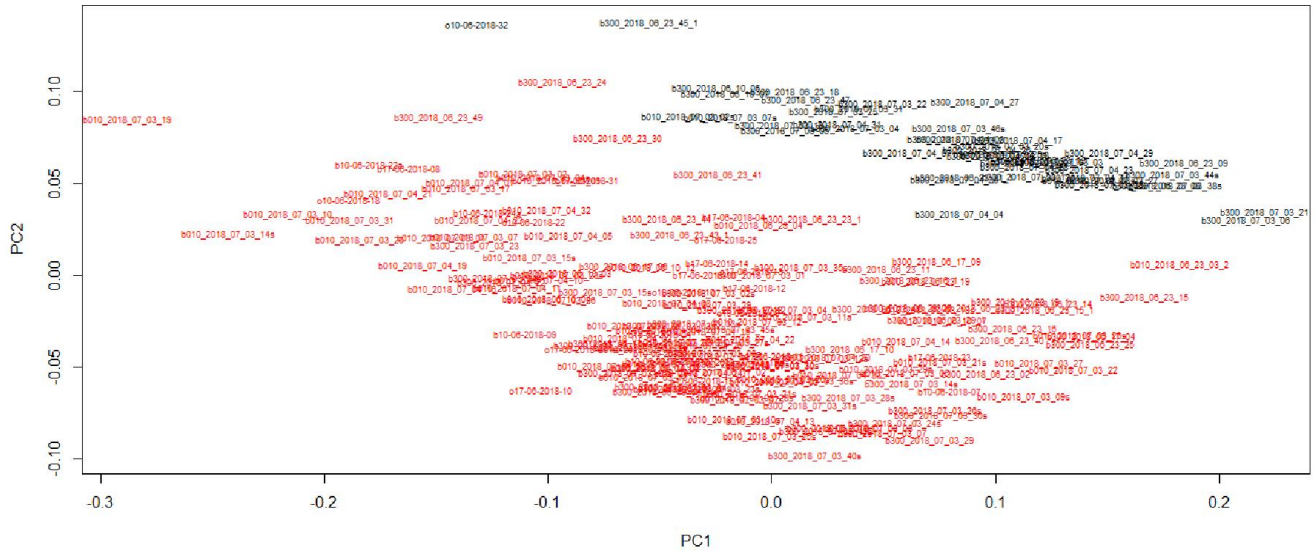


Рисунок 3. Распределение исследуемых босмин в пространстве первых двух компонент матрицы относительных деформаций. Каждая босмина обозначена названием ее фотографии. Цвет соответствует наличию или отсутствию мукро (красный и чёрный соответственно)

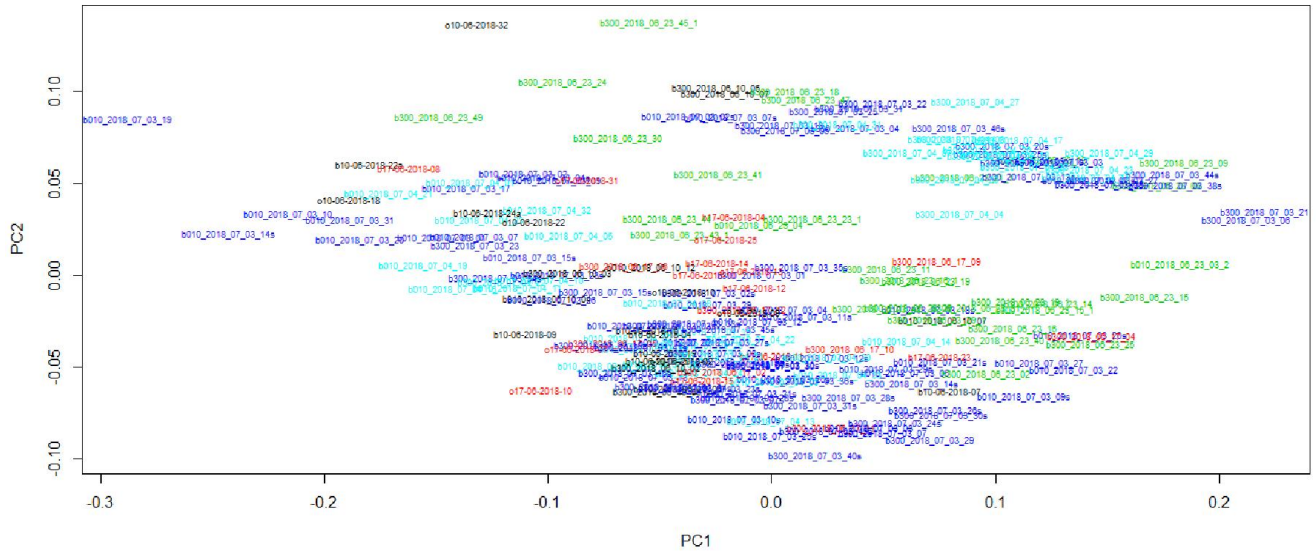


Рисунок 4. Распределение исследуемых босмин в пространстве первых двух компонент матрицы относительных деформаций. Цвет соответствует дате отбора пробы (10.06 - чёрный, 17.06 - красный, 23.06 - зелёный, 03.07 - синий, 04.07 - голубой)

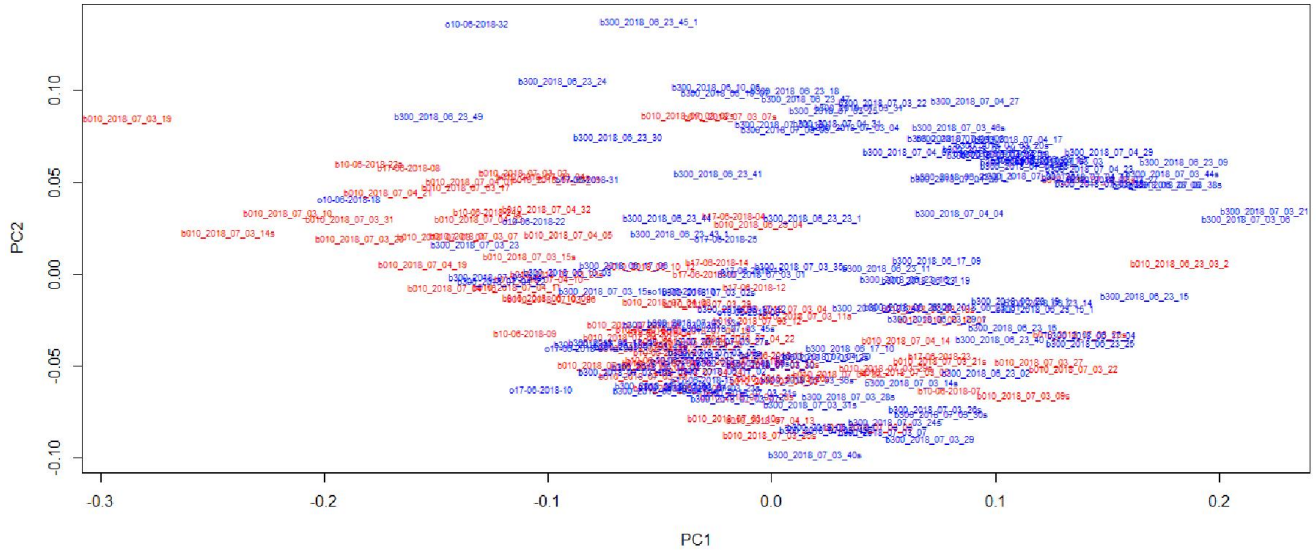


Рисунок 5. Распределение исследуемых босмин в пространстве первых двух компонент матрицы относительных деформаций. Цвет соответствует удаленности места взятия пробы от берега (10 м – красный, 300 м – синий)

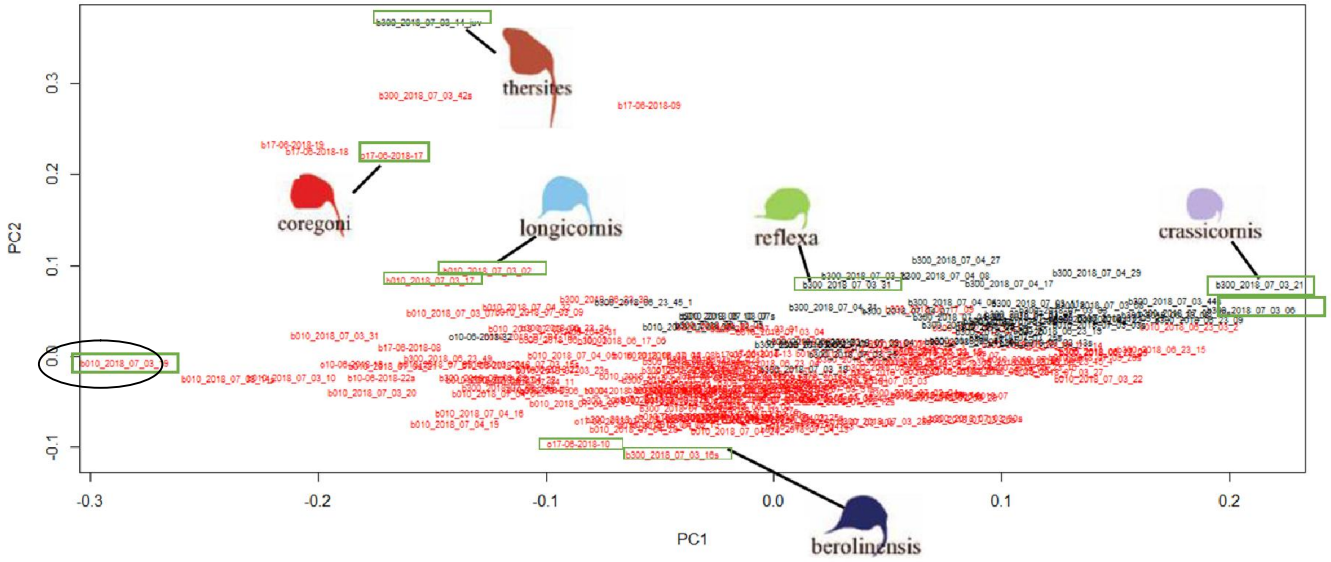


Рисунок 6. Распределение исследуемых босмин и опубликованных морфотипов *B. Eubosmina* (из Faustova et al., 2011) в пространстве первых двух компонент матрицы относительных деформаций (пояснения в тексте)

Для определения морфотипов, к которым относятся босмины из наших проб, мы классифицировали по форме опубликованные морфотипы (Faustova et al., 2011) и 10 исследованных нами босмин, представляющих по форме крайние варианты наблюдаемого континуума форм (заключены в зеленые прямоугольники на рис. 6). Мы не могли использовать для сравнения с опубликованными морфотипами всех проанализированных нами босмин, так как их значительный численный перевес привел бы к искажению результатов (см. подробнее Ковалева, Смирнова, 2018). Поэтому мы выяснили, к каким опубликованным морфотипам ближе всего 10 выбранных особей, и на основании этого разместили опубликованные контуры в пространстве форм (рис. 6).

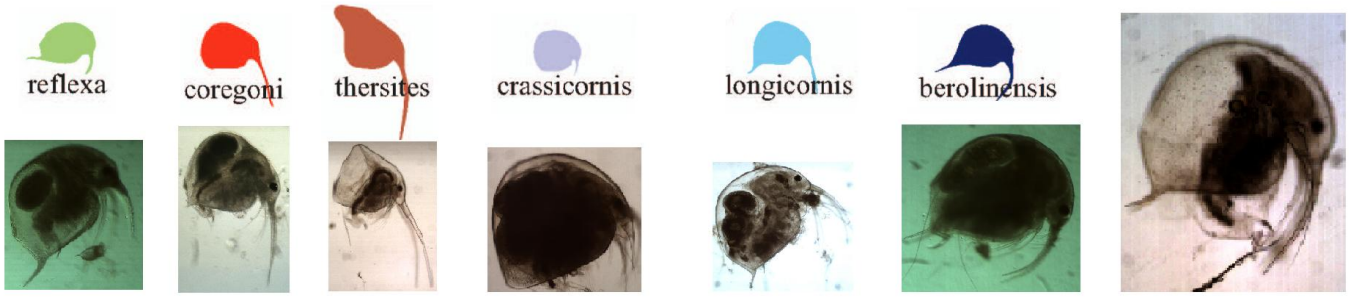


Рисунок 7. Фотография босмины (самая правая) (её номер на рис. 6 обведён чёрным овалом), сильно отличающейся от других по форме, рядом с опубликованными морфотипами (Faustova et al., 2011), под каждым из которых помещена фотография босмины из наших проб, наиболее близкой по форме к соответствующему морфотипу.

Таким образом в наших пробах встречались морфотипы *B.* (*Eubosmina*) *berolinensis*, *B.* (*Eubosmina*) *crassicornis*, *B.* (*Eubosmina*) *longicornis*, *B.* (*Eubosmina*) *reflexa*, *B.* (*Eubosmina*) *coregoni* и *B.* (*Eubosmina*) *thersites* и переходные между ними формы. Абсолютное большинство контуров располагаются между *B.* (*Eubosmina*) *reflexa*, *B. (Eubosmina) longicornis*, *B.* (*Eubosmina*) *crassicornis* и (*Eubosmina*) *berolinensis*. Также один контур расположен далеко от всех описанных морфотипов (рис.7).

Анализ связи между формой тела босмин и расстоянием от берега

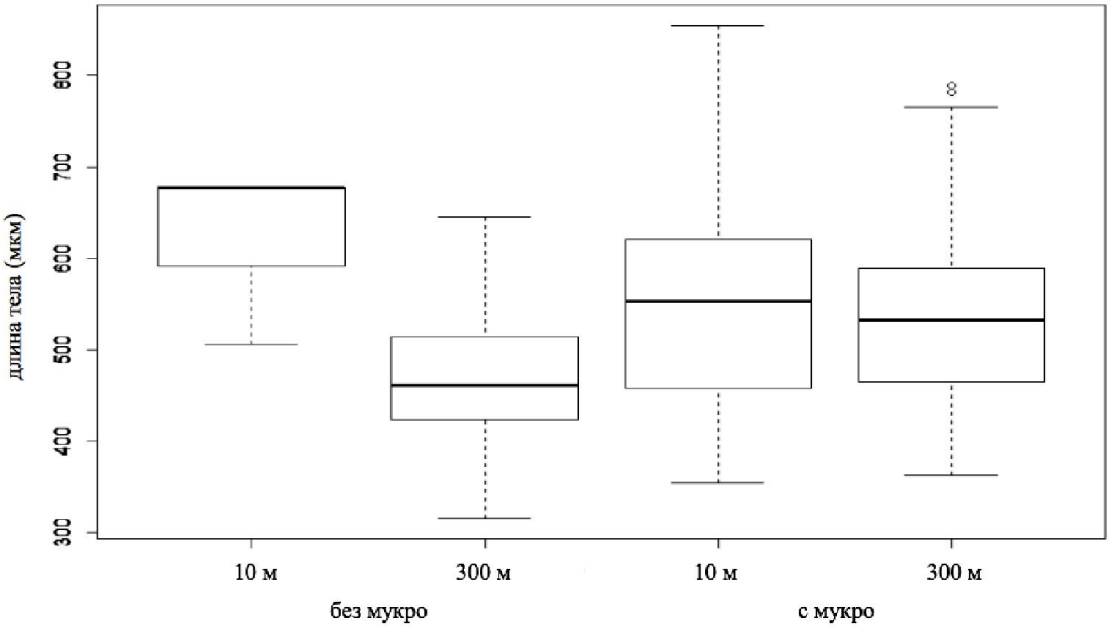


Рисунок 8. Изменчивость длины тела босмин с мукро и без на разных расстояниях от берега

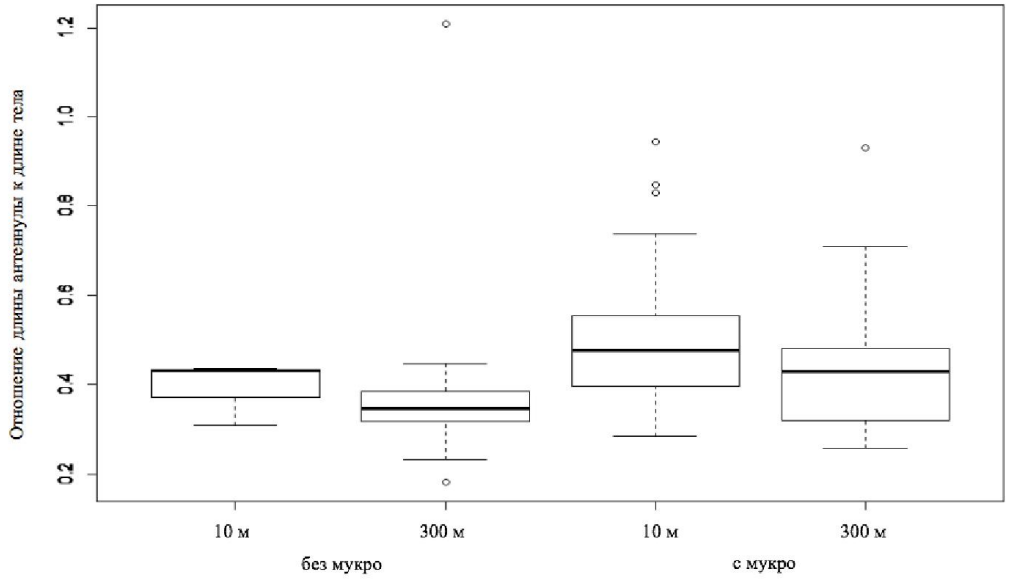


Рисунок 9. Изменчивость отношения длины антеннулы к длине тела босмин с мукро и без мукро на разных расстояниях от берега

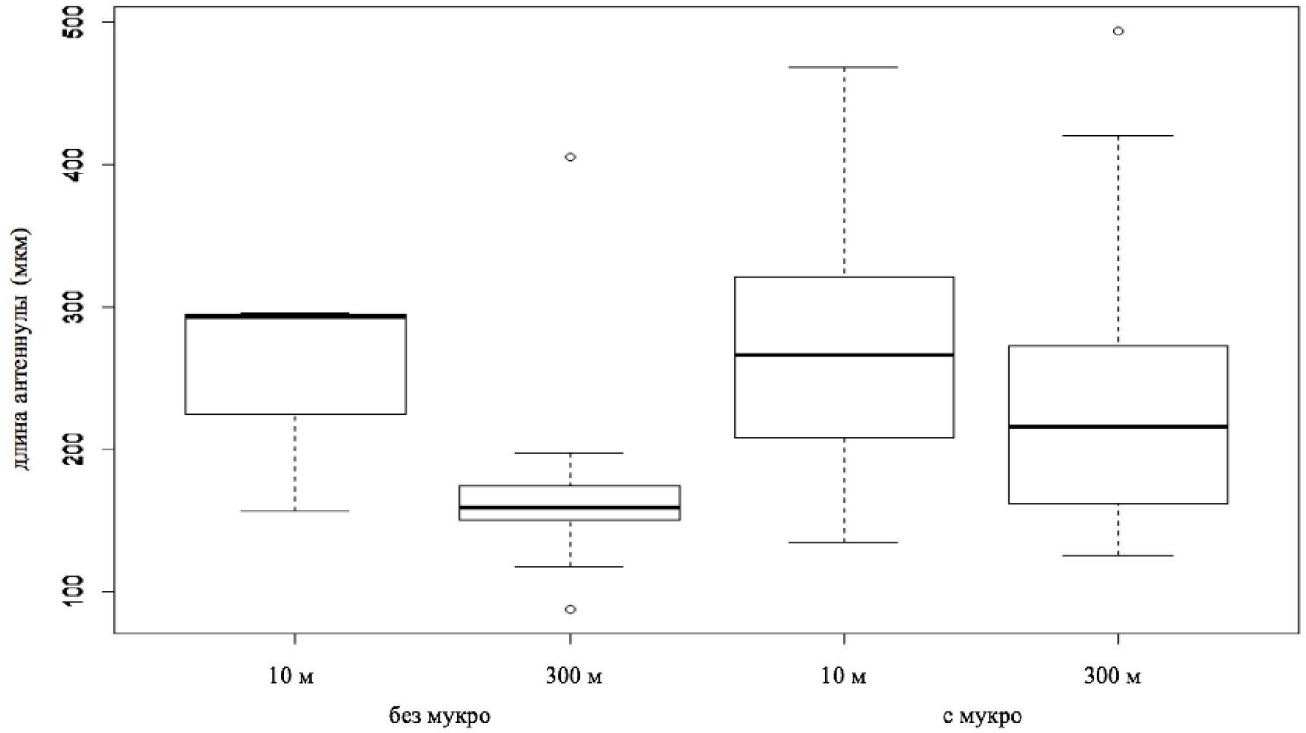


Рисунок 10. Изменчивость длины антеннулы у босмин с мукро и без на разных расстояниях от берега

У босмин без мукро обнаружены статистически значимые различия в длине тела на разных расстояниях от берега (тест Вилкоксона, p = 0.02), в то время как таковых у босмин с мукро не обнаружено (тест Вилкоксона, p = 0.64) (рис. 8). Длины антеннулы на разных расстояниях от берега у босмин с мукро достоверно различаются (тест Вилкоксона, p = 0.0009), в то время как у босмин без мукро таких различий обнаружено не было (тест Вилкоксона, p = 0.1) (рис.10). Аналогично, у босмин с мукро были найдены статистически значимые различия в отношении длины антеннулы к длине тела (тест Вилкоксона, p = 0.00006), а у босмин без мукро такие различия найдены не были (тест Вилкоксона, p = 0.37).

Между длиной антеннулы и длиной тела найдена положительная статистически значимая связь как для босмин, пойманных у берега, так и на расстоянии 300 м от берега (рис. 11; тест Пирсона: $p = 1.31\times10^{-12}$, $r = 0.6$ и $p = 8.9\times10^{-16}$, $r = 0.6$ соответственно).

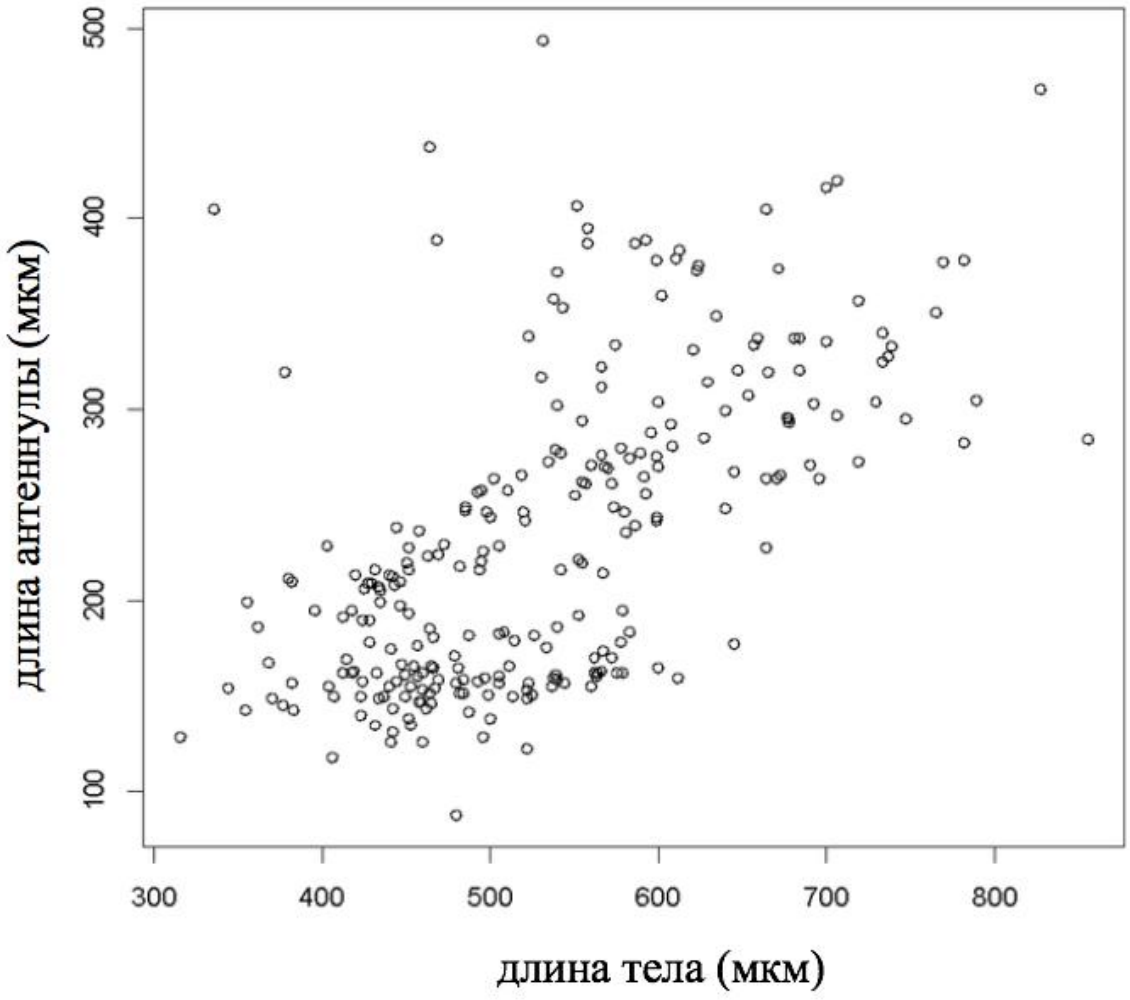


Рисунок 11. Связь между длиной антеннулы и длиной тела босмины (проанализированы пробы за все даты и на разном расстоянии от берега)

Между длиной антеннулы и длиной тела найдена положительная статистически значимая связь как для босмин, пойманных у берега, так и на расстоянии 300 м от берега (рис. 11; тест Пирсона: $p = 1.31\times10^{-12}$, $r = 0.6$ и $p = 8.9\times10^{-16}$, $r = 0.6$ соответственно).

Между длиной антеннулы и длиной мукро найдена нелинейная связь (рис. 12).

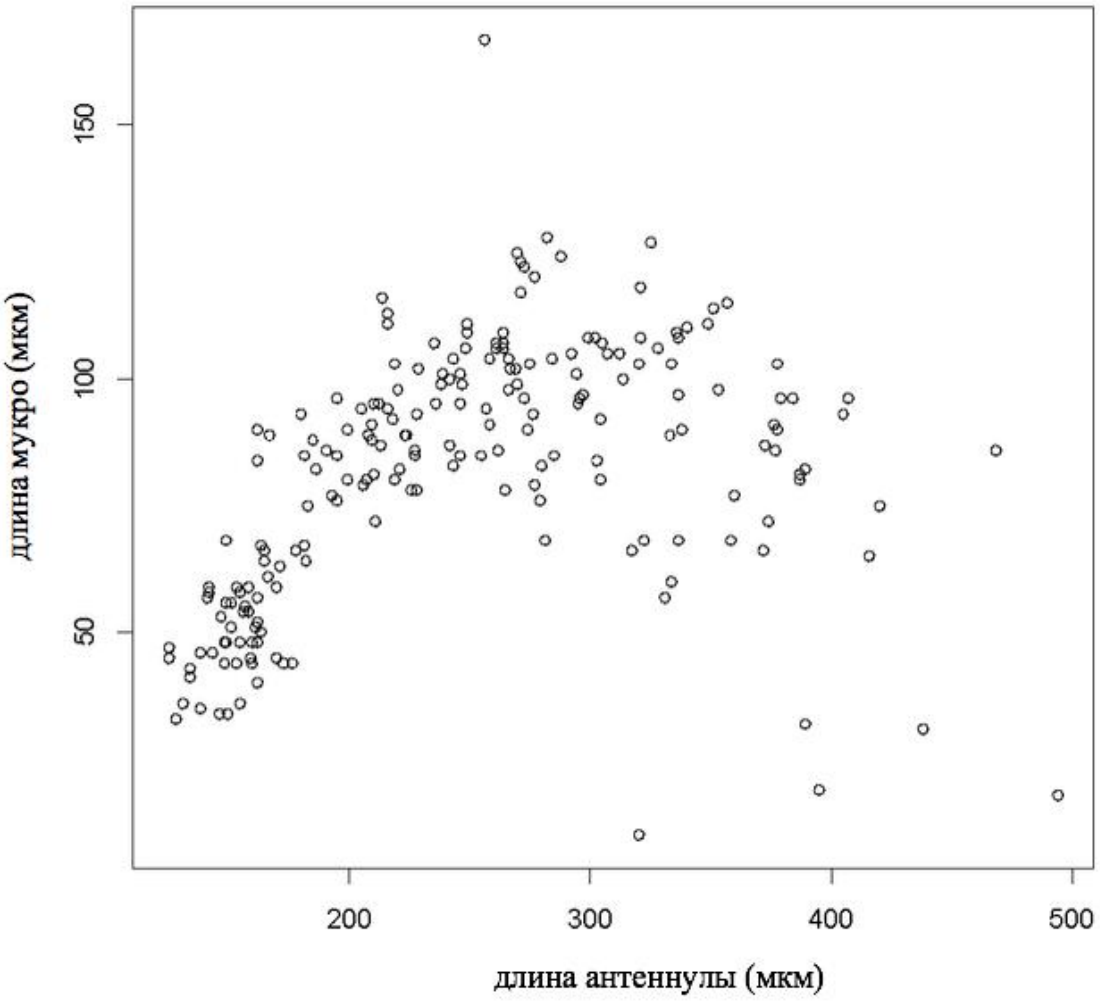


Рисунок 12. Связь между длиной антеннулы и длиной мукро босмин (босмины без мукро не учитывались)

Между длиной антеннулы и длиной мукро у особей с длиной антеннулы, не превышающей медиану, отмечена положительная статистически значимая связь (рис. 13; тест Пирсона: $p = 2.2\times10^{-16}$, $r = 0.77$), а между длиной антеннулы и длиной мукро у босмин с более длинными антеннулами найдена отрицательная статистически значимая связь (рис. 14; тест Пирсона: $p = 3.76 \times 10^{-8}$, $r = -0.51$).

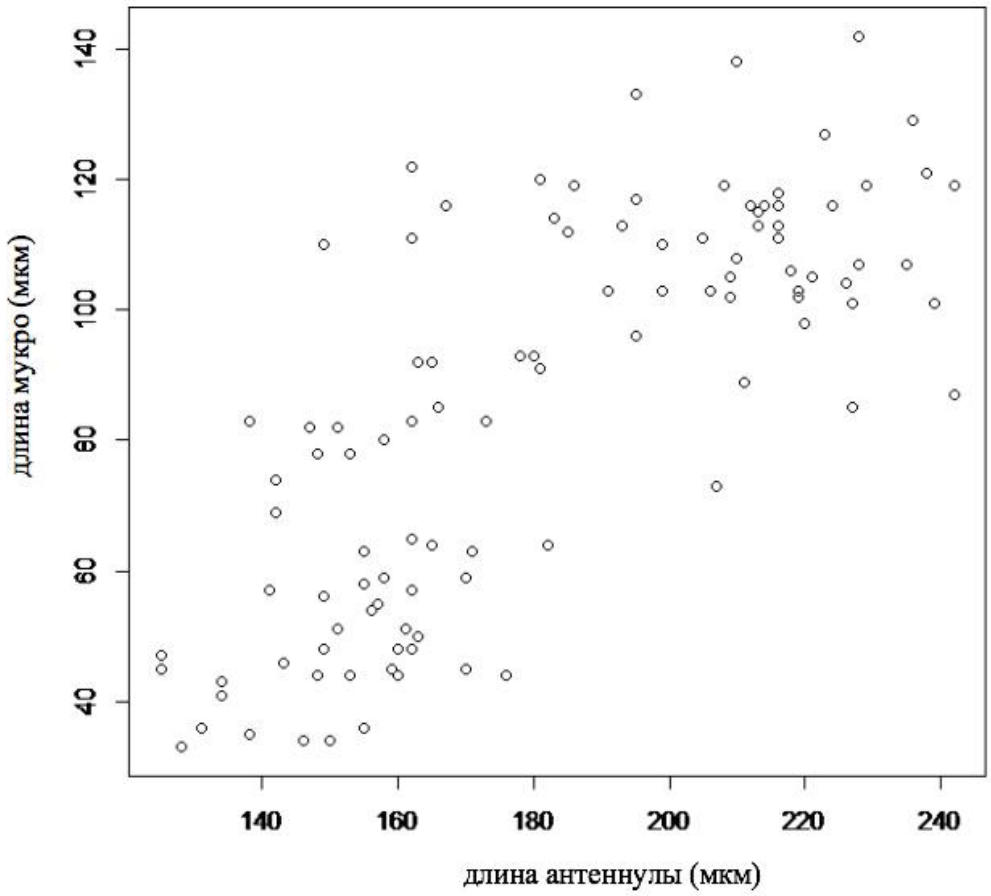


Рисунок 13. Связь между длиной антеннулы и длиной мукро босмин (с длиной антеннулы меньше медианной)

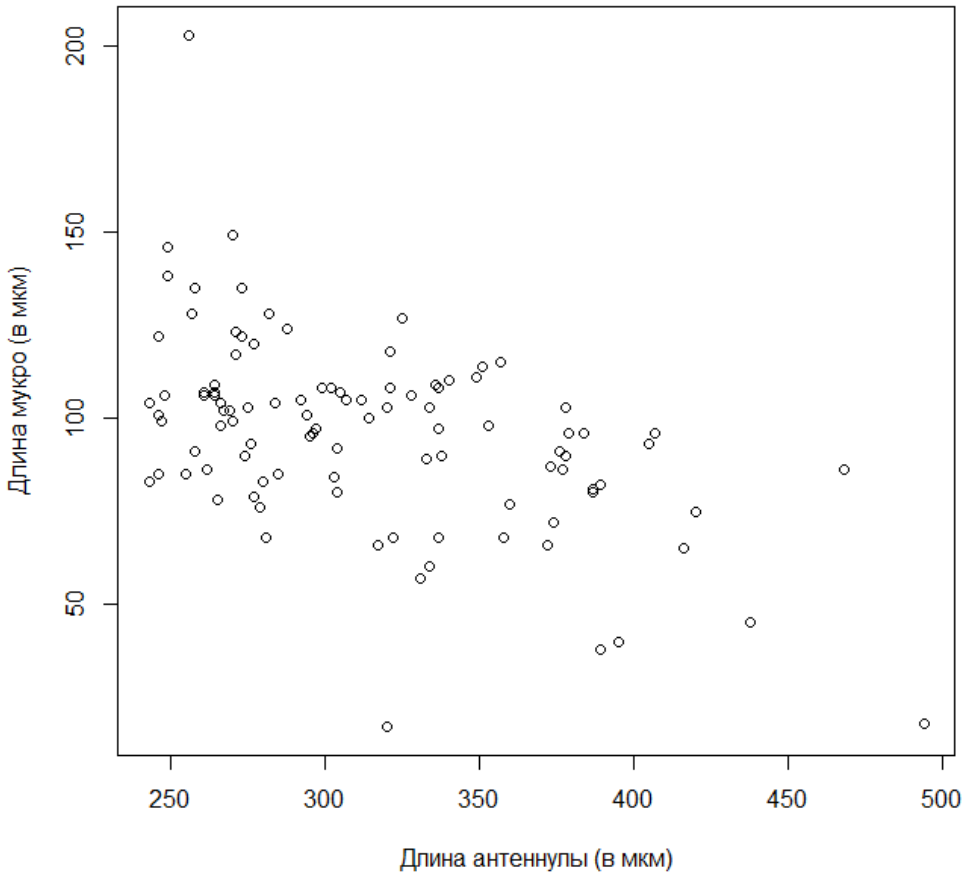


Рисунок 14. Связь между длиной антеннулы и длиной мукро босмин (с длиной антеннулы больше медианной)

Сопоставление формы тела босмин с количественным составом беспозвоночных хищников

Для того чтобы понять, различается ли морфология босмин в зависимости от плотности хищников, мы сравнивали промеры босмин с мукро и без мукро в пробах с разной плотностью хищников (брали только те пробы, где число босмин соответствующей группы превышало 30 штук).

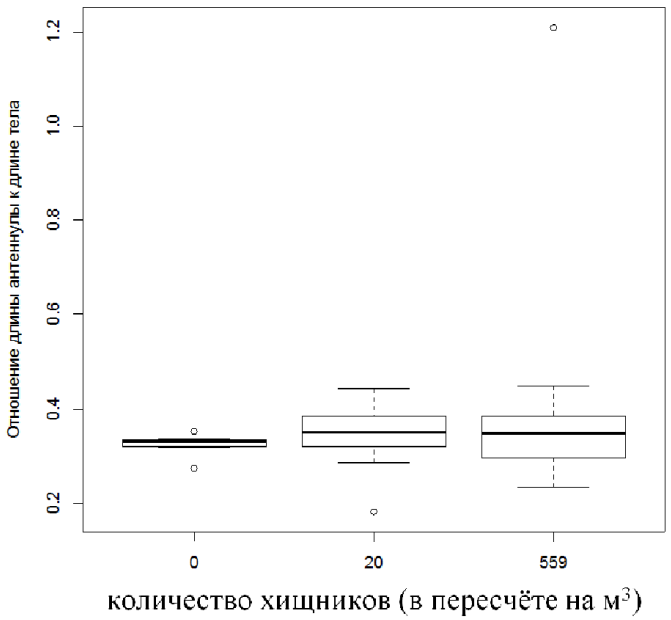


Рис 15. Изменчивость отношения длины антеннулы к длине тела у босмин без мукро

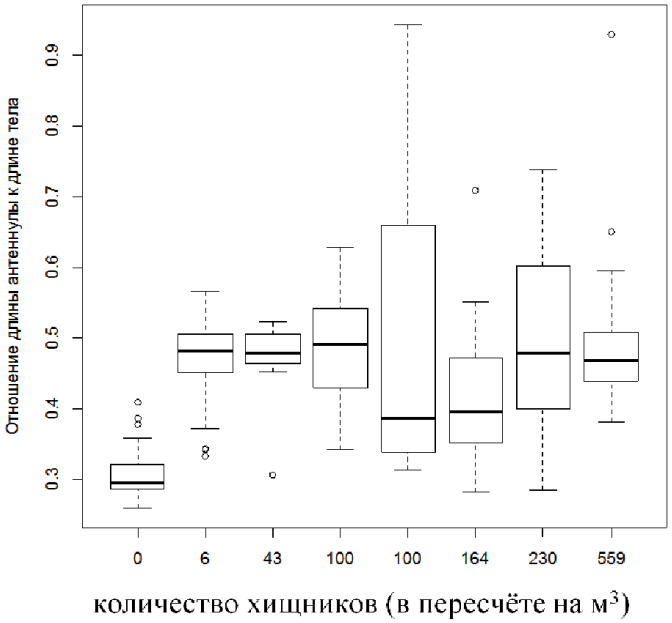


Рис 16. Изменчивость отношения длины антеннулы к длине тела у босмин с мукро

Статистически значимые различия между отношением длины антеннулы к длине тела в пробах с разным количеством хищников у босмин без мукро не обнаружены, но обнаружены у босмин с мукро (рис. 15, тест Краскела-Уоллиса: $p = 0.43$ (у босмин без мукро); рис. 16, тест Краскела-Уоллиса: $p = 9.6\times10^{-13}$ (у босмин с мукро)). При этом достоверно отличается от всех других только та проба, где не было хищников (табл. 2, попарный тест Вилкоксона).

	0	6	43	100	164	230
6	2.9×10^{-10}	-	-	-	-	-
43	3×10^{-9}	1	-	-	-	-
100	1.3×10^{-12}	1	1	-	-	-
164	5.7×10^{-5}	0.18	0.11	0.23	-	-
230	5.2×10^{-11}	1	1	1	0.17	-
559	1.2×10^{-14}	1	1	1	0.07	1

Табл. 2. Попарный тест Вилкоксона для отношений длины антеннулы к длине тела босмин с мукро: первый столбец и первая строка содержат количества хищников (в пересчёте на м^3) в соответствующих пробах; ячейка таблицы, соответствующая данному столбцу и данной строке, содержит p-значение попарного теста для этих двух выборок. Зелёным цветом обозначены p-значения, меньшие 0.05 (говорящие о статистически значимых различиях). Здесь и далее две выборки с одинаковой плотностью хищников (100 шт/м^3) объединены.

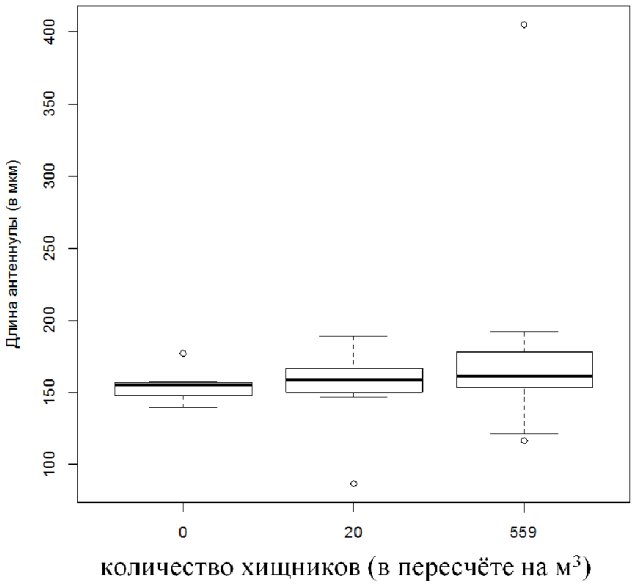


Рис 17. Изменчивость длины антеннулы у босмин без мукро

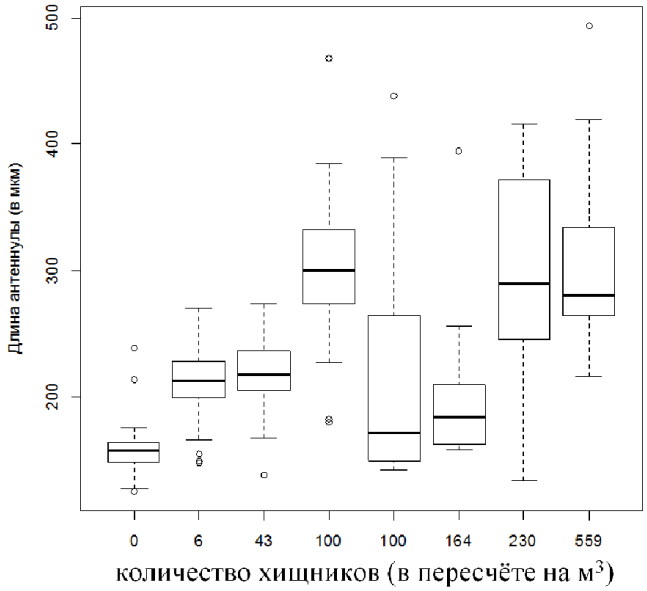


Рис 18. Изменчивость длины антеннулы у босмин с мукро

Статистически значимые различия между длиной антеннулы и числом хищников не обнаружены для босмин без мукро, но были обнаружены для босмин с мукро (рис.17, тест Краскела-Уоллиса: $p = 0.41$ (у босмин без мукро); рис.18, тест Краскела-Уоллиса: $p = 2.2\times10^{-16}$ (у босмин с мукро)). Ниже даны результаты попарного теста Вилкоксона для всех выборок.

	0	**6**	**43**	**100**	**164**	**230**
6	0.0001	-	-	-	-	-
43	9.7×10^{-5}	1	-	-	-	-
100	8.6×10^{-7}	0.01	0.03	-	-	-
164	0.0008	0.35	0.22	0.02	-	-
230	6.2×10^{-8}	9.6×10^{-5}	0.0008	1	0.0007	-
559	4.9×10^{-10}	2.5×10^{-7}	1.3×10^{-5}	1	6.8×10^{-6}	1

Табл. 3. Попарный тест Вилкоксона для длин антенуллы босмин с мукро: первый столбец и первая строка содержат количества хищников (в пересчёте на м^3) в соответствующих пробах; ячейка таблицы, соответствующая данному столбцу и данной строке, содержит p-значение попарного теста для этих двух выборок. Зелёным цветом обозначены p-значения, меньшие 0.05 (говорящие о статистически значимых различиях).

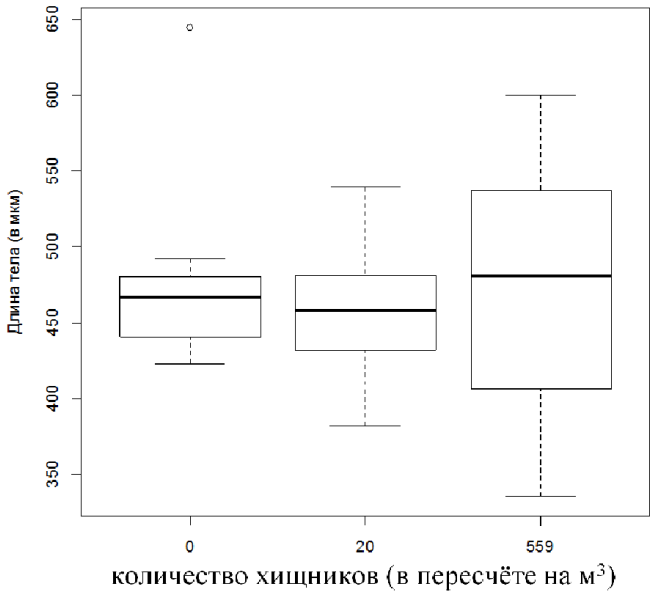


Рис 19. Изменчивость длины тела у босмин без мукро

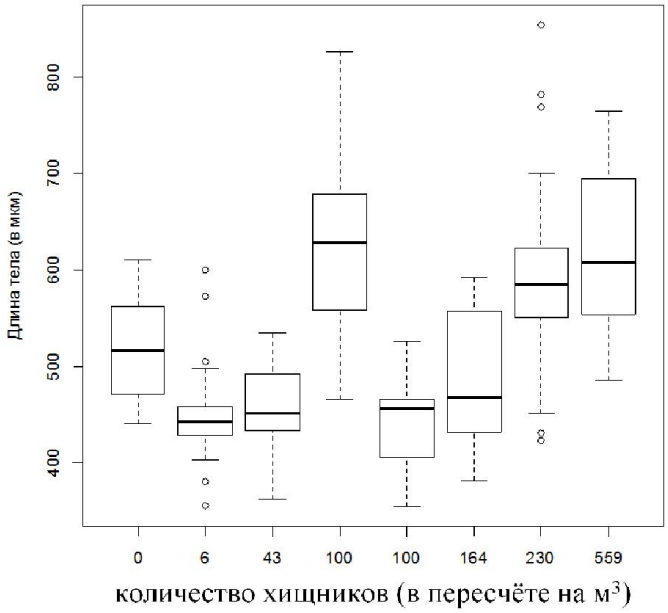


Рис 20. Изменчивость длины тела у босмин с мукро

Статистически значимые различия между длиной тела босмин и количеством хищников не обнаружены для босмин без мукро и обнаружены для босмин с мукро (рис. 19, тест Краскела-Уоллиса: $p = 0.82$ (у босмин без мукро); рис. 20, тест Краскела-Уоллиса: $p = 2.2\times10^{-16}$ (у босмин с мукро)). Ниже даны результаты попарного теста Вилкоксона для всех выборок.

	0	**6**	**43**	**100**	**164**	**230**
6	0.0006	-	-	-	-	-
43	0.004	0.9	-	-	-	-
100	0.36	0.0003	0.003	-	-	-
164	0.69	0.69	0.89509	0.07	-	-
230	0.0006	1.4×10^{-6}	4.2×10^{-6}	0.9	0.0008	-
559	3.8×10^{-5}	1.2×10^{-7}	1.2×10^{-6}	0.26	7.2×10^{-5}	0.69

Табл. 4. Попарный тест Вилкоксона для длин антеннулы босмин с мукро: первый столбец и первая строка содержат количества хищников (в пересчёте на м^3) в соответствующих пробах; ячейка таблицы, соответствующая данному столбцу и данной строке, содержит p-значение попарного теста для этих двух выборок. Зелёным цветом обозначены p-значения, меньшие 0.05 (говорящие о статистически значимых различиях).

Сравнение формы босмин при разной плотности *Leptodora* в пробах

При сравнении формы босмин в пробах с разной плотностью *Leptodora* в пробе мы разделили наши данные на два блока: первый, где плотность *Leptodora* составила 6шт./м^3 и менее, и второй, где плотность *Leptodora* составила 20шт./м^3 и более. Такое разделение обусловлено тем, что промежуточных значений плотности между 6шт./м^3 и 20шт./м^3 в наших пробах не наблюдалось (табл.1). Далее в подписях к рисункам «меньше хищников» – первый блок данных, а «больше хищников» – второй блок данных.

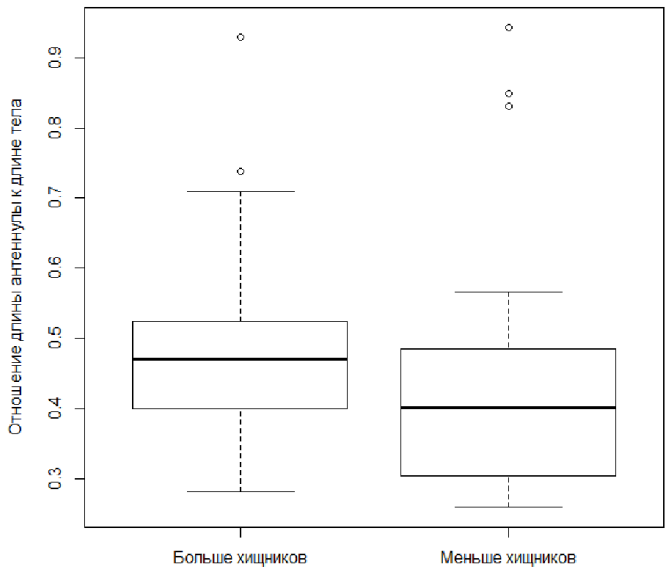


Рис 21. Изменчивость относительной длины антеннулы у босмин с мукро при разном количестве лептодор

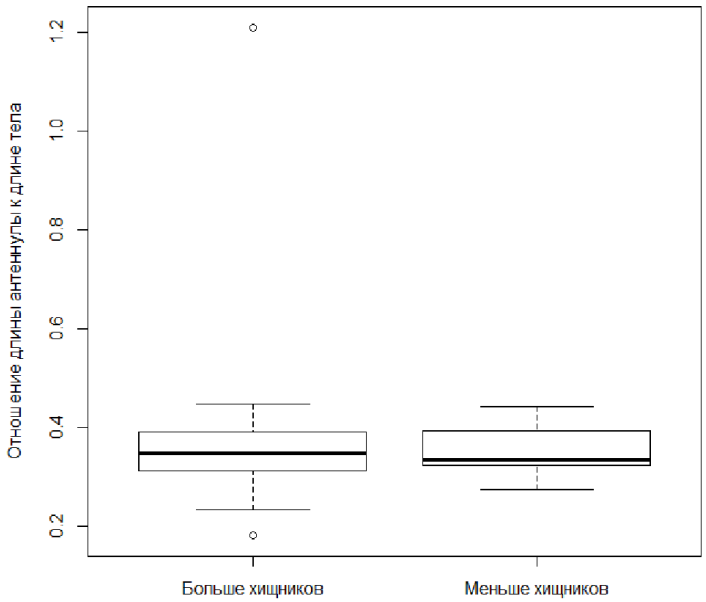


Рис 22. Изменчивость относительной длины антеннулы к длине тела у босмин без мукро при разном количестве лептодор

Статистически значимые различия между относительной длиной антеннулы у босмин без мукро при разных плотностях лептодор не найдены, но обнаружены у босмин с мукро (рис.21, рис.22, табл. 5).

	p-value
Сравнение выборок относительных длин антеннулы босмин с мукро при разных плотностях лептодор	1.61×10^{-5}
Сравнение выборок относительных дли антеннулы босмин без мукро при разных плотностях лептодор	0.91

Табл. 5. Попарный тест Вилкоксона для отношений длин антеннул к длинам тел босмин.

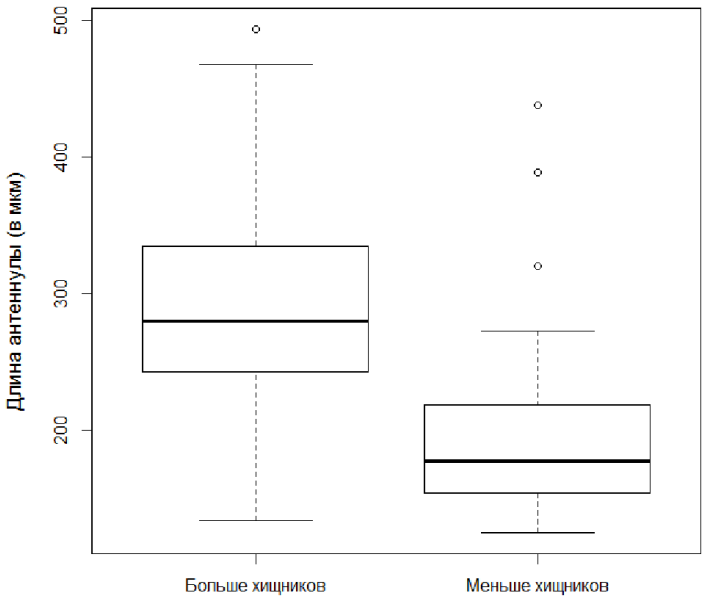


Рис 23. Изменчивость длины антеннулы у босмин с мукро при разном количестве лептодор

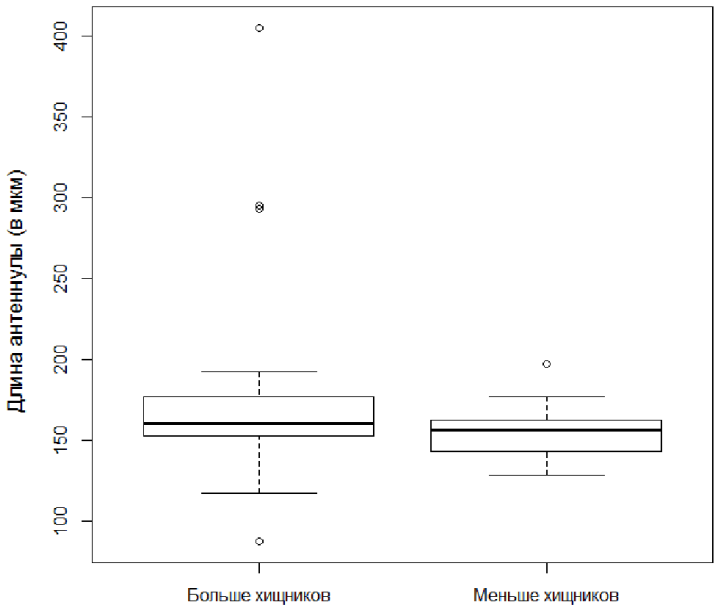


Рис 24. Изменчивость длины антеннулы у босмин без мукро при разном количестве лептодор

Статистически значимые различия между длинами антеннулы у босмин без мукро при разных плотностях лептодор не найдены, но обнаружены у босмин с мукро (рис.23, рис.24, табл. 6).

	p-value
Сравнение выборок длин антеннулы босмин с мукро при разных плотностях лептодор	2.2×10^{-16}
Сравнение выборок длин антеннулы босмин без мукро при разных плотностях лептодор	0.28

Табл. 6. Попарный тест Вилкоксона для длин антенуллы босмин.

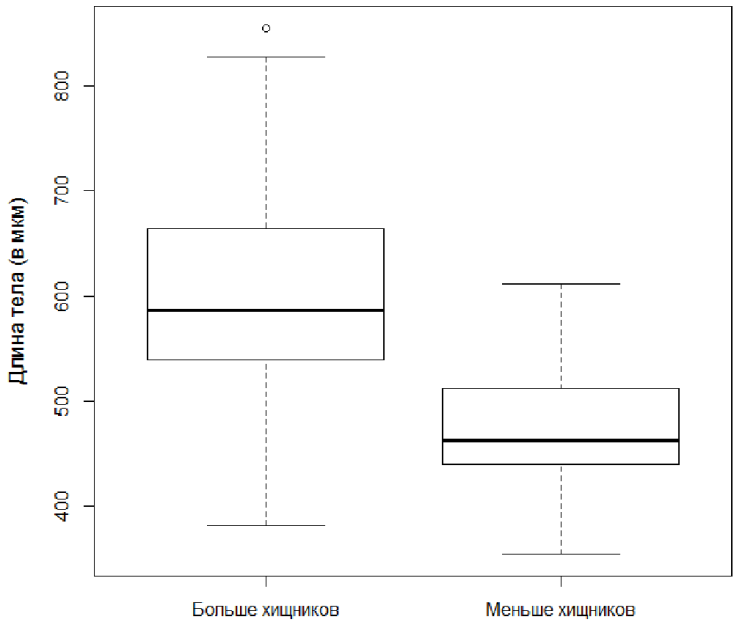


Рис 25. Изменчивость длины тела у босмин с мукро при разном количестве лептодор

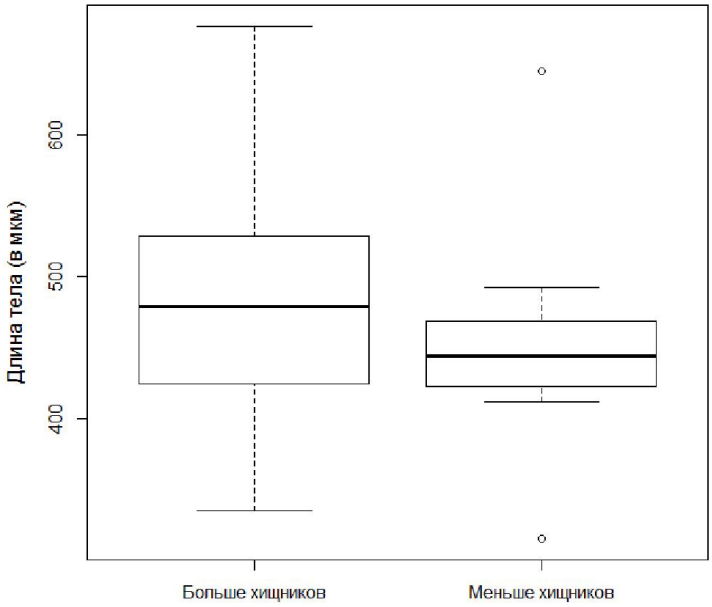


Рис 26. Изменчивость длины тела у без мукро при разном количестве лептодор

Статистически значимые различия между длинами тела у босмин без мукро при разных плотностях лептодор не найдены, но обнаружены у босмин с мукро (рис.19, рис.20, табл. 7).

	p-value
Сравнение выборок длин тела босмин с мукро при разных плотностях лептодор	2.2×10^{-16}
Сравнение выборок длин тела босмин без мукро при разных плотностях лептодор	0.34

Табл. 7. Попарный тест Вилкоксона для длин тела босмин.

Сравнение разных способов измерения выростов тела босмин

Обнаружена статистически значимая линейная положительная связь между длиной антеннулы и длиной отступа (рис.2) (рис. 21; тест Пирсона: $p < 2.2\times10^{-16}$, $r = 0.86$). Обнаружена статистически значимая линейная положительная связь между длиной мукро и длиной мукро2 (различающихся разным способом промеров: рис. 2) (рис. 22; тест Пирсона: $p < 2.2\times10^{-16}$, $r = 0.96$).

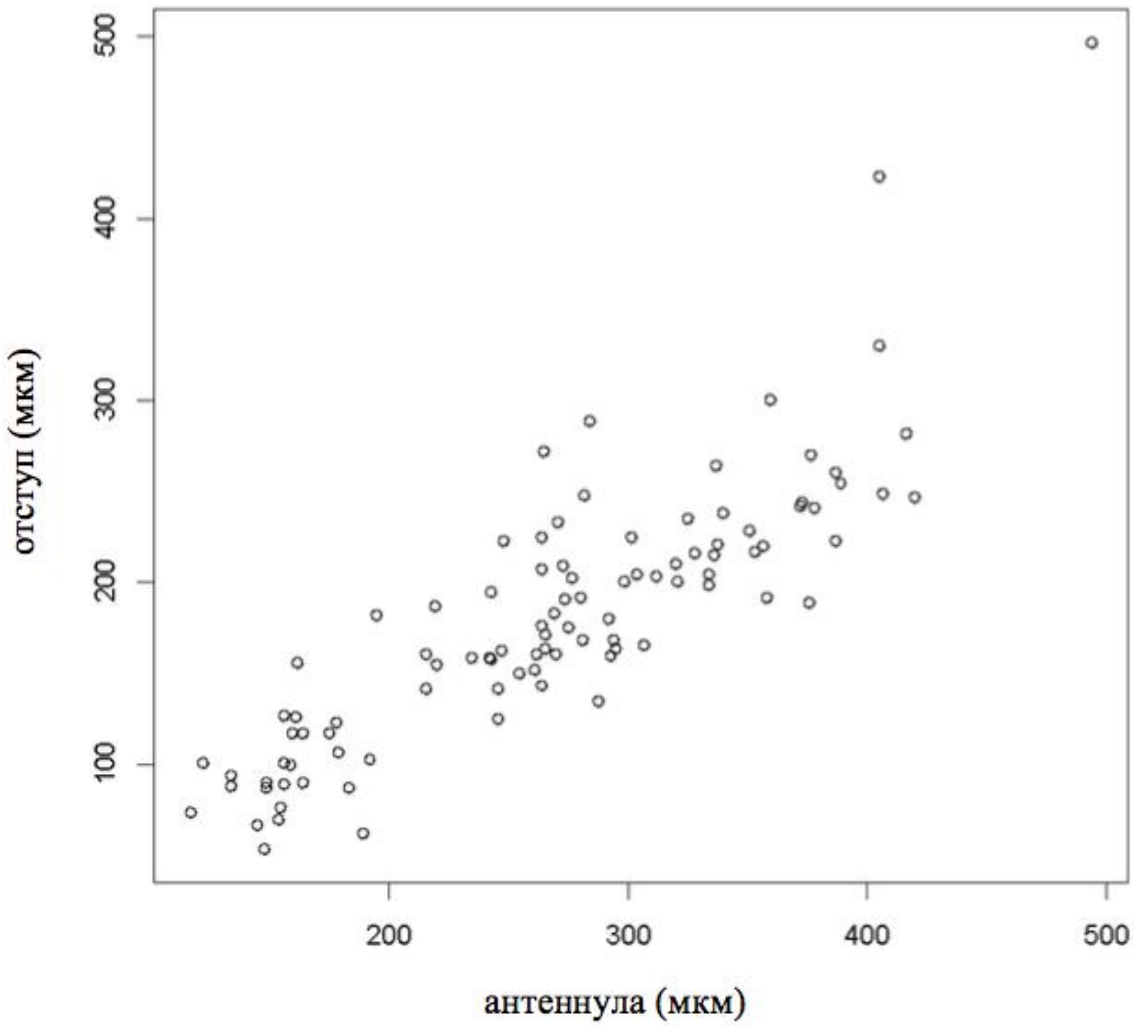


Рисунок 27. Связь между длиной антеннулы и длиной отступа (см. рис. 2)

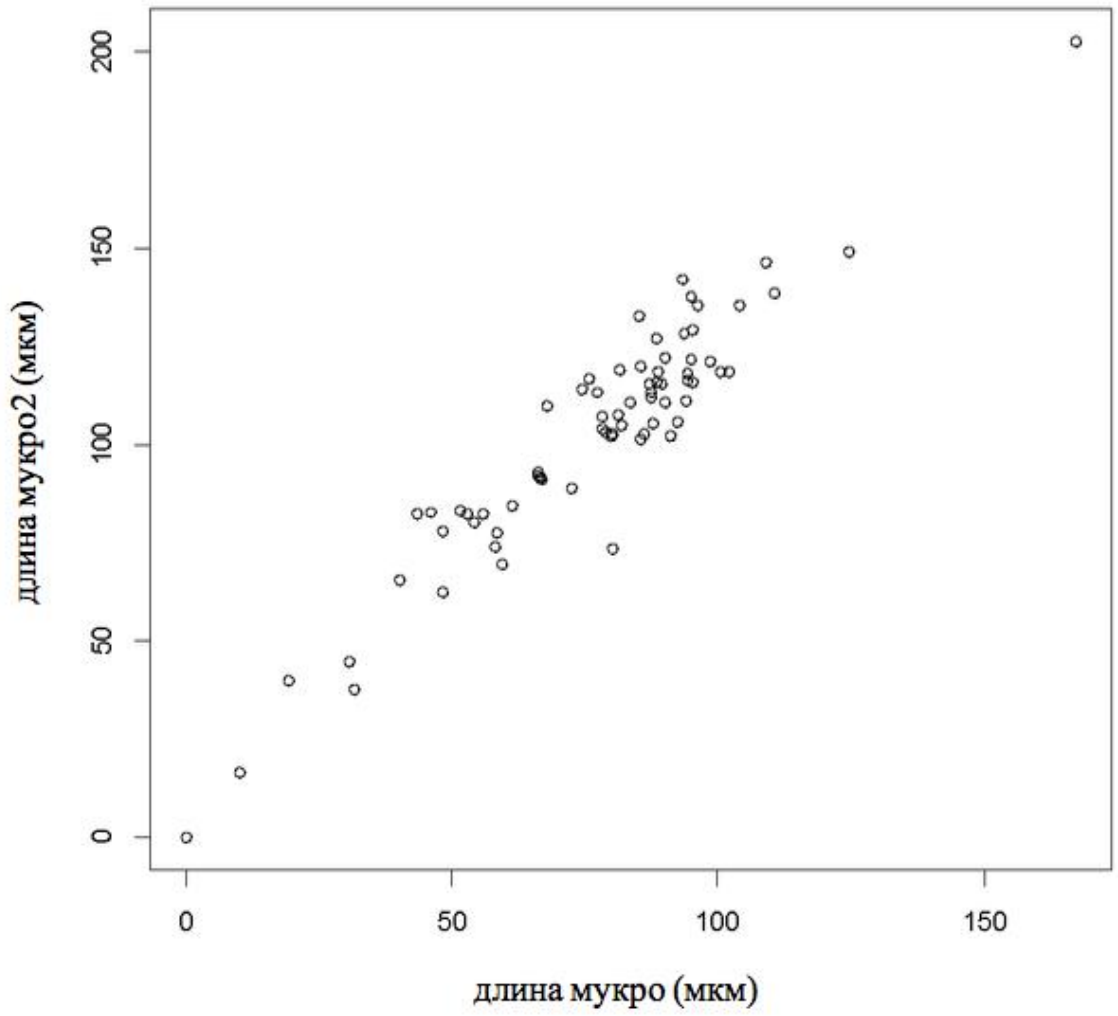


Рисунок 28. Связь между результатами разных способов измерения мукро: мукро (Korosi et al., 2013) и мукро2 (Kerfoot, McNaught, 2010)

Сравнение эффективности различных орудий лова

Обнаружены статистически значимые различия между количеством босмин, пойманных с помощью сачка (номер 76) и количеством босмин, пойманных с помощью планктонной сетки (рис.19), (тест Краскелла-Уоллиса: p = 0,03; попарный тест Вилкоксона: p = 0,04.). При этом статистически значимых различий между количеством босмин, пойманных с помощью сачков номеров 76 и 48, обнаружено не было (попарный тест Вилкоксона: p=0,5). Статистически значимых различий между количеством босмин, пойманных с помощью сачка (номер 48), и количеством босмин, пойманных с помощью планктонной сетки, также не обнаружено (попарный тест Вилкоксона: p = 0,1).

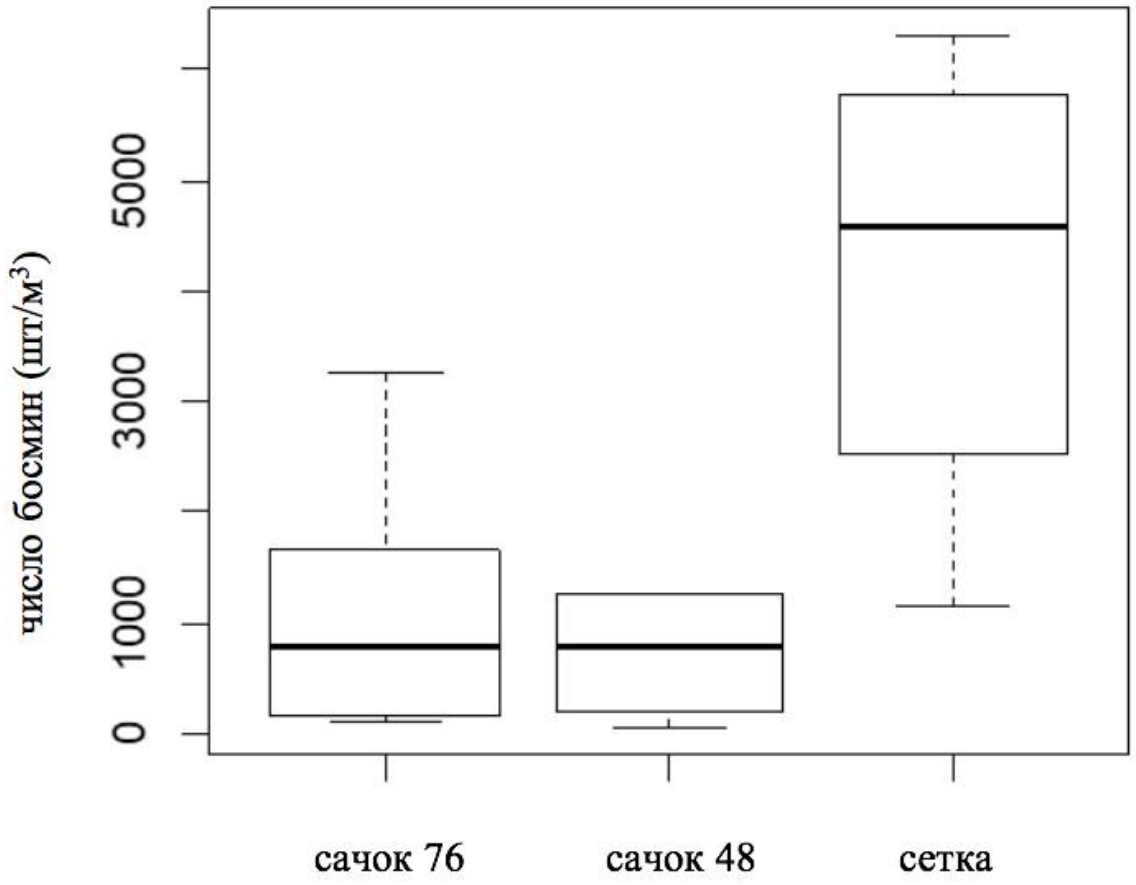


Рисунок 29. Эффективность различных орудий лова

Обсуждение

Сравнение эффективности различных орудий лова

Мы выяснили, что планктонная сеть с номером газа 76 ловит босмин лучше, чем сачок с газом того же номера. Это, скорее всего, объясняется спецификой данных орудий лова (устройством сети). В то же время мы не нашли статистически значимых различий между эффективностью лова босмин сачком с номером газа 48 и другими орудиями лова, что, возможно, объясняется малым количеством проб при помощи этого сачка (табл. 1).

Анализ связи между формой тела босмин и расстоянием от берега

В целом длина выростов у босмин на расстоянии 300 метров от берега меньше, чем на расстоянии 10 метров (рис. 8-10). Возможно, такие результаты объясняются тем, что на большом расстоянии от берега беспозвоночных хищников поедают рыбы, которые тоже едят босмин, выбирая более крупных особей (Brooks, Dodson, 1965).

Между длиной антеннулы и длиной мукро найдена статистически значимая положительная связь, что противоречит результатам прошлого года (Ковалёва, Смирнова, 2018).

Сравнение формы тела босмин с количественным составом беспозвоночных хищников

Наши результаты показывают, что количество беспозвоночных хищников никак не влияет на длину антенуллы и её отношение к длине тела у босмин без мукро вне зависимости от

расстояния от берега (рис. 15, рис. 17, рис. 19), в отличие от босмин с мукро. В отсутствии хищников у босмин с мукро длина антеннулы и её отношение к телу достоверно отличаются от тех же показателей босмин при наличии хищников (табл. 2 и табл. 3). Отсюда можно сделать вывод, что больше всего на форму босмин влияет наличие/отсутствие хищников, а не их плотность. Однако при сравнении формы тела босмин при разных плотностях только *Leptodora*, а не всех хищников, результаты получаются другими: у босмин с мукро при большей плотности *Leptodora* увеличивается и длина тела, и длина антеннулы, и относительная длина антеннулы (рис. 25, рис. 23, рис. 21), что подтверждает гипотезу о выростах босмин как о средствах защиты от беспозвоночных хищников. В то же время для босмин без мукро статистически значимых различий между выборками с разной плотностью *Leptodora* ни для одного из рассмотренных параметров мы не нашли (рис. 22, рис. 24, рис. 26). Мы находим два возможных объяснения таким результатам: 1) возможно, босмины без мукро в принципе меньше подвержены влиянию со стороны беспозвоночных хищников за счёт не измеренных нами параметров тела (например, его ширины), которые защищают их в большей степени, чем выросты; 2) не исключено, что босмины без мукро быстрее перемещаются в воде (за счёт отсутствия тормозящего мукро) и избегают беспозвоночных хищников за счёт скорости плавания, а не за счёт длины выростов.

Морфотипы, встречающиеся у юго-восточного берега Ладожского озера

Результаты геометрической морфометрии показали, что наличие или отсутствие мукро сильнее всего определяет общее сходство босмин по форме.

Классификация босмин при помощи геометрической морфометрии показала, что в наших пробах встречались следующие морфотипы: *B.* (*Eubosmina*) *berolinensis*, *B.* (*Eubosmina*) *crassicornis*, *B.* (*Eubosmina*) *longicornis*, *B.* (*Eubosmina*) *reflexa* и (единично) *B.* (Eubosmina) *coregoni* и *B.* (*Eubosmina*) *thersites*. При этом большинство ракообразных нельзя точно отнести ни к одному из описанных ранее (Faustova et al., 2011) морфотипов, так как большая часть контуров занимает промежуточное положение между опубликованными морфотипами. К тому же мы обнаружили контур босмины, который сильно отличается от всех описанных морфотипов (рис.7), который, возможно, представляет собой ещё не описанный морфотип.

Также можно заметить, что в составе проб 2017 года (Ковалёва, Смирнова, 2018) почти не встречались морфотипы, близкие к *B.* (*E.*) *berolinensis* (характерные для эвтрофных водоемов: Faustova et al., 2010). В этом году их количество заметно увеличилось. Из этого можно сделать предположение, что трофность полосы водоёма, из которого брались пробы либо неустойчива, либо растёт.

Сравнение способов измерения антеннулы и мукро

Мы выяснили, что существует сильная положительная линейная связь между разными способами измерения выростов босмин. Это доказывает, что можно сравнивать результаты промеров, выполненных разными способами, например, измерения мукро из работ Korosi et al., 2013 и Kerfoot, McNaught, 2010.

Выводы

1) У юго-восточного берега Ладожского озера отмечены следующие морфотипы: *B.* (*Eubosmina*) *berolinensis*, *B.* (*Eubosmina*) *crassicornis*, *B.* (*Eubosmina*) *longicornis*, *B.* (*Eubosmina*) *reflexa* и

(единично) *B.* (Eubosmina) *coregoni* и *B.* (*Eubosmina*) *thersites* и все переходные формы между ними. К тому же был найден ещё не описанный морфотип, наиболее близкий к *B.* (Eubosmina) *coregoni* и *B.* (*Eubosmina*) *berolinensis*, но отличающийся от первого наличием мукро, а от второго формой мукро и тела.
2) У юго-восточного берега Ладожского озера в целом длина выростов у босмин на расстоянии 300 метров от берега меньше, чем на расстоянии 10 метров.
3) У юго-восточного берега Ладожского озера в отсутствии хищников у босмин с мукро длина антеннулы и её отношение к длине тела и длина тела меньше, чем при их наличии. У босмин без мукро такой закономерности найдено не было.
4) Найдена сильная связь между разными способами измерения выростов у босмин, а следовательно, доказана возможность сравнения результатов, полученных разными авторами.
5) При равных размерах ячеи планктонная сеть ловит планктонных ракообразных эффективнее, чем сачок.

Благодарности

Мы благодарим П.А. Волкову, С.М. Глаголева и Н.С. Глаголеву за научное руководство и моральную поддержку; администрацию Нижне-Свирского государственного природного заповедника и лично заместителя директора В.А. Ковалева за содействие в проведении практики на территории заповедника; С.М. Глаголева и Е.В. Елисееву за организацию практики; и Л.А. Абрамову за помощь на полевом этапе работы.

Литература

Глаголев С. М., Чертопруд М. В. Летние школьные практики по пресноводной гидробиологии // Под ред. МВ Чертопруда. М.: Добросвет, электронный ресурс. Режим доступа: http://www. bioclass. ru. – 1999.
Ковалева А. Ю., Смирнова А. В., Волкова П. А. Изменчивость формы и размера тела *Bosmina* (Eubosmina) Selegro 1900 (Bosminidae, Cladocera) у юго-восточного берега Ладожского озера.
Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. – 2002. – Т. 63. – №. 6. – С. 473-493.
Тарантул В.З. Реформирование биотехнологического образования на основе Болонского процесса: методическое пособие: в 3-х т. / под ред. А.Е. Кузнецова. – М.: Лаборатория знаний - 2017. – 865 с.
Brooks J. L., Dodson S. I. Predation, body size, and composition of plankton // Science. – 1965. – Т. 150. – №. 3692. – С. 28-35.
Faustová M. et al. Coexisting cyclic parthenogens comprise a Holocene species flock in *Eubosmina* //Plos One. – 2010. – Т. 5. – №. 7. – С. e11623.
Faustova M. et al. Radiation of European *Eubosmina* (Cladocera) from *Bosmina (E.) longispina*—concordance of multipopulation molecular data with paleolimnology //Limnology and Oceanography. – 2011. – Т. 56. – №. 2. – С. 440-450.
Kerfoot W. C. The divergence of adjacent populations //Ecology. – 1975. – Т. 56. – №. 6. – С. 1298-1313.
Hellsten M., Lagergren R., Stenson J. Can extreme morphology in *Bosmina* reduce predation risk from Leptodora? An experimental test //Oecologia. – 1999. – Т. 118. – №. 1. – С. 23-28.
Kappes H., Sinsch U. Temperature and predator induced phenotypic plasticity in *Bosmina cornuta* and *B. pellucida* (Crustacea: Cladocera) //Freshwater Biology. – 2002. – Т. 47. – №. 10. – С. 1944-1955.

Kerfoot W. C., McNaught A. S. Two step dialogue between the cladoceran *Bosmina* and invertebrate predators: Induction and natural selection //Limnology and Oceanography. – 2010. – Т. 55. – №. 1. – С. 403-419.
Korosi J. B., Kurek J., Smol J. P. A review on utilizing *Bosmina* size structure archived in lake sediments to infer historic shifts in predation regimes //Journal of plankton research. – 2013. – Т. 35. – №. 2. – С. 444-460.
Lagergren R., Svensson J. E., Lundqvist N. Clutch size variation and morphology in a cyclomorphic *Bosmina* population //Journal of plankton research. – 2002. – Т. 24. – №. 7. – С. 653-659.
Locke A., Sprules W. G. Effects of acidic pH and phytoplankton on survival and condition of *Bosmina longirostris* and *Daphnia pulex* //Hydrobiologia. – 2000. – Т. 437. – №. 1-3. – С. 187-196.
R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: https: //www.R-project.org/
Rohlf F.J. (2001b) tpsDig. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.23. [Electronic resource]
Rohlf F.J. (2000) tpsUtil: TPS utility program. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. [Electronic resource]
Zaret T. M., Kerfoot W. C. Fish predation on *Bosmina longirostris*: body size selection versus visibility selection //Ecology. – 1975. – Т. 56. – №. 1. – С. 232-237.