

**СВЯЗЬ УРОВНЯ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ НЕРКИ
ONCORHYNCHUS NERKA WALB. (SALMONIFORMES,
SALMONIDAE) КАК ОТРАЖЕНИЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ
ОБСТАНОВКИ ВО ВРЕМЯ НЕРЕСТА РОДИТЕЛЕЙ**

В.А. Паренский, Н.С. Романов

Институт биологии моря ДВО РАН, 690041, г. Владивосток

Флуктуирующая асимметрия представляет собой незначительные ненаправленные отклонения от строгой билатеральной симметрии вследствие несовершенства онтогенетических процессов. Она является одним из основных показателей стабильности развития, позволяющим определить нарушения развития, происходящие на основе одного и того же генотипа (Thoday, 1958). П.А. Парсонс (Parsons, 1990) определяет флуктуирующую асимметрию как эпигенетическую меру стресса. Некоторые исследования показали, что уровень асимметрии (как отражение определенной стабильности развития) соответствует лишь конкретным условиям среды и может быть совершенно иным при необычных условиях развития (Beardmore, 1960; Захаров, 1987; и др.). Так, исследование природной и культивируемой кеты *Oncorhynchus keta* Walb. в Приморском крае показало, что уровень флуктуирующей асимметрии был значительно выше у производителей заводского происхождения (Romanov, 1995). Это говорит о пониженной стабильности их развития, что связано с неудовлетворительными условиями инкубации и раннего постэмбрионального развития кеты на Рязановском лососевом рыбопроизводном заводе. Аналогичные результаты получены нами на нерке *O. nerka* Walb. и кете некоторых рыбопроизводных заводов Камчатки. Воздействие на развивающийся организм может быть двояким; с одной стороны, это непосредственное влияние на развивающуюся икру и личинок различных внешних факторов, с чем мы чаще всего и сталкиваемся. С другой – это опосредованное воздействие на развитие через стрессирование производителей. Как известно, увеличение плотности производителей нерки на нерестилищах приводит к ухудшению качества их половых продуктов (Паренский, Подлесных, 1994) и, как следствие, к увеличению доли эмбрионов с морфофункциональными нарушениями развития (Подлесных, Пашенко, 1997). В данном случае не исключено и повышение уровня флуктуирующей асимметрии у лососей, что отмечалось для некоторых млекопитающих (Siegel, Smookler, 1973; Siegel, Doule, 1975a, b; Захаров и др., 1984). Определить влияние какого-то одного из факторов на уровень флуктуирующей асимметрии у нерки не представляется возможным; поэтому мы поставили задачу исследовать гипотезу о возможной детерминированности уровня флуктуирующей асимметрии потомков нерки

демографической обстановкой во время нереста их родителей с учетом численности, соотношения полов, размеров и долей рыб разных возрастов в нерестовых группировках.

Материал и методы

Материалом для данной работы послужили сборы нерки ранней популяции оз. Азабачье (Камчатка). Так как размеры производителей у нерки определяются количеством лет, проведенных ими в море (Коновалов, 1980), весь материал был разбит на следующие группы: крупные самцы и крупные самки – это рыбы, прожившие в море 3 года и 1 или 2 года в пресной воде; средние самцы – рыбы, прожившие в море 2 года и 1 или 2 года в пресной воде. Для каждой из исследованных групп исходя из их возраста определялись год нереста родителей, их численность и состав. Для этого были использованы собственные наблюдения и оценки площадей нерестилищ, а также архивные данные Лаборатории популяционной биологии рыб Института биологии моря ДВО РАН по заполнению нерестилищ ранней неркой оз. Азабачье за с 1983 по 1987 г. Флуктуирующая асимметрия определялась по числу заглазничных костей и по расположению канала второго порядка сейсмосенсорной системы на третьей заглазничной кости (Романов, 1995). Всего обработано около 3 тыс. экз. нерки.

Анализ литературных данных показал, что линейные методы при изучении связи флуктуирующей асимметрии с какими-либо параметрами внешней среды, популяционными характеристиками или особенностями организмов не всегда дают хорошие результаты (адекватные описания) или в разных работах получаются результаты, противоречащие друг другу (Tebb, Thoday, 1954a, b; Soule, 1967; 1979; Jackson, 1973; Felley, 1980; Vrijenhoek, Lerman, 1982; Захаров и др., 1982; Pfriem, 1983; Knudsen et al., 1984; Graham, Felley, 1985; Захаров, 1987; и др.). Напротив, применение нелинейного регрессионного анализа позволило выявить значимую сопряженность изменения уровней гетерозиготности и флуктуирующей асимметрии там, где методами линейного регрессионного анализа ничего не выявлялось (Романов, Паренский, 1997). Поэтому в данной работе мы также отошли от традиционных подходов линейного регрессионного анализа. Обработка, анализ данных, графическая интерпретация результатов проведены на персональном компьютере с использованием пакета прикладных статистических программ Systat (Wilkinson et al., 1992).

Результаты и обсуждение

Итогом проведенного регрессионного анализа явились нелинейные регрессионные модели. Уровень флуктуирующей асимметрии крупных самцов достаточно хорошо ($P < 0.05$, $R^2 = 0.639$) описывается через соотношение полов и доли 5- и 6-летних рыб в составе производителей на нерестилищах 6 лет назад:

$$A = 100 / \left(1 + \exp \left(-Z_0 + \left(\frac{s_6 - z_1}{z_2} \right)^2 - \left(\frac{c_6 - z_3 + s_6 / z_4}{z_5} \right)^2 + \left(\frac{p_6 - z_6}{z_7} \right)^2 \right) \right), \quad (1)$$

где A – доля асимметричных рыб среди крупных самцов (%), s_6 – доля 6-летних рыб в составе родителей (%), p_6 – доля 5-летних рыб в составе родителей (%), c_6 – соотношение полов в родительском стаде (самцов к самкам), Z_0 – Z_7 – коэффициенты, расчетные значения, стандартные ошибки и 95%-ные доверительные границы которых приведены в табл. 1. По всем трем определяющим переменным наблюдаются экстремумы. Экстремум по соотношению полов зависит от доли 6-летних рыб в составе родителей, при доле шестилеток в составе родительского стада более 42,5% всякое увеличение соотношения полов в пользу самцов сопровождается увеличением уровня флуктуирующей асимметрии. Следует отметить, что в реальных диапазонах соотношения полов и долей рыб разных возрастов в составе родителей доля асимметричных рыб среди крупных самцов

довольно велика (>10%), за исключением ситуации, когда в составе родителей отсутствуют рыбы 5-летнего возраста и преобладают рыбы младших возрастов, основную массу которых составляют самцы средних размеров.

Для описания доли асимметричных рыб среди самцов средних размеров нами использовано следующее уравнение ($P < 0,05$, $R^2 = 0,609$):

$$B = 100 / \left(1 + \exp \left(z_0 + (c_4 - 1)^2 + S_4 / \exp(Z_1) - d_4 \exp(1) \right) \right), \quad (2)$$

где B – доля асимметричных рыб (%); s_4 – доля родителей шестилетнего возраста 4 года назад (%); c_4 – соотношение полов 4 года назад; d_4 – плотность заполнения нерестилища родителями (экз./м²); Z_0, Z_1 – коэффициенты (табл. 2). Как следует из уравнения, максимальная доля асимметричных рыб наблюдается при равновесном соотношении полов, причем всякое увеличение плотности заполнения нерестилищ производителями приводит к увеличению уровня флуктуирующей асимметрии, а увеличение однородности состава родителей в пользу крупных рыб – уменьшает его.

Таблица 1

Оценки коэффициентов модели 1

Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95%-ный доверительный интервал
Z_0	1,317	0,149	1,012–1,622
Z_1	17,594	5,445	6,421–28,766
Z_2	27,650	11,331	4,401–50,899
Z_3	1,969	0,314	1,324–2,613
Z_4	21,574	8,594	3,940–39,207
Z_5	0,948	0,215	0,507–1,390
Z_6	69,718	5,030	59,397–80,040
Z_7	31,561	6,830	17,548–45,575

Таблица 2

Оценки коэффициентов модели 2

Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95%-ный доверительный интервал
Z_0	1,804	0,166	1,461–2,147
Z_1	4,614	0,730	3,108–6,120

При описании доли асимметричных рыб среди крупных самок нами была получена модель, представленная уравнением 3 ($P < 0,05$, $R^2 = 0,656$):

$$D = 100 / \left(1 + \exp \left(- \frac{s_4}{\exp(z_1)} + \left(\frac{c_4 - z_2}{z_3} \right)^2 - \frac{ch_4}{\exp(z_4)} + \frac{t_4}{\exp(z_5)} + z_6 \right) \right), \quad (3)$$

где D – доля асимметричных рыб (%); s_4 – доля родителей 6-летнего возраста 4 года назад (%); c_4 – соотношение полов 4 года назад; ch_4 – доля родителей 4-летнего возраста (%); t_4 – доля родителей 3-летнего возраста в составе нерестового стада (%); $Z_1 - Z_6$ – коэффициенты (табл. 3). Как видно из (3), оно отличается от (2) направлением влияния доли 6-летних рыб, экстремумом по соотношению полов ($1,207 \pm 0,098$), отсутствием влияния плотности и заметным влиянием доли 3- и 4-летних рыб в составе родителей на уровень флуктуирующей асимметрии. Из полученной зависимости следует, что при отсутствии рыб младших возрастов (3- и 4-летних) в составе родителей, фактически все самки-потомки будут асимметричными. При нересте рыб средних размеров отклонения соотношения полов от экстремума будет сопровождаться снижением уровня флуктуи-

рующей асимметрии, а при увеличении доли 4-летних рыб она будет расти; при нересте 5- и 3-летних рыб увеличение доли последних снижает уровень флуктуирующей асимметрии; увеличение доли 5-летних рыб в родительском стаде должно приводить к снижению уровня флуктуирующей асимметрии потомков.

Таблица 3

Оценки коэффициентов модели 3

Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95%-ный доверительный интервал
Z_1	3,841	0,518	2,742–4,939
Z_2	1,207	0,098	0,999–1,416
Z_3	0,528	0,119	0,277–0,780
Z_4	4,848	1,508	1,651–8,045
Z_5	1,602	1,148	–0,832–4,036
Z_6	1,749	0,395	0,912–2,586

Таким образом, следует отметить, что для всех моделей существуют экстремумы по соотношению полов, причем у средних самцов и крупных самок максимум асимметричных рыб наблюдается при соотношении полов в родительском стаде, близком к 1. По-видимому, отклонения в соотношении полов приводят к большему стрессированию одного из полов, ухудшению качества половых продуктов, к летальным нарушениям в морфофункциональном развитии эмбрионов. У крупных самцов, напротив, минимум асимметричных рыб наблюдается при соотношении полов, зависящем от доли 6-летних рыб на нерестилищах ($C < 2$).

Для крупных самцов и самок влияния плотности заполнения нерестилищ родителями на уровень флуктуирующей асимметрии потомков не обнаружено. Напротив, в случае средних самцов рост числа производителей на нерестилищах резко увеличивает долю асимметричных особей в этой группе потомков. Как известно, увеличение плотности заполнения нерестилищ производителями нерки приводит к ухудшению качества их половых продуктов (Паренский, Подлесных, 1994) и, как следствие, к увеличению доли эмбрионов с морфофункциональными нарушениями развития разной степени тяжести (Подлесных, Пашенко, 1997). Логично было бы предположить наличие единого механизма для всех групп потомков, когда увеличение плотностного стрессового воздействия на родителей сопровождалось бы увеличением доли асимметричных рыб до некоторого уровня и резким снижением уровня флуктуирующей асимметрии при переполнениях. Странно, что подобного влияния не обнаружено для всех размерных и половых групп потомков. По нашему мнению, такие различия размерных и половых групп потомков нерки в реакции на стрессовое воздействие плотности во время нереста родителей могут косвенно свидетельствовать о некоторых генетически предопределенных различиях этих групп по устойчивости особей с нарушениями морфофункционального развития к воздействию факторов отбора: одно и то же давление отбора в одних группах будет приводить к значительной элиминации рыб, уклоняющихся от нормы, а в других группах его воздействие будет намного слабее.

Исходя из полученных моделей можно предположить, что асимметричные рыбы среди самцов средних размеров по некоторым наследственным причинам более устойчивы к давлению отбора, чем аналогичные особи крупных размеров. Тут следует пояснить, почему мы считаем эти различия генетически предопределенными. Как показано в работе В.И. Островского (1988), продолжительность морского нагула нерки с достаточной степенью надежности может быть объяснена двухаллельной системой наследования с неполным доминированием. В свою очередь, продолжительность морского нагула лососей определяет их конечные размеры (Коновалов, 1980). Таким образом, генетически предопределенными оказываются не только темпы роста, но соответственно и определяющие их физиологические механизмы.

В заключение стоит отметить, что полученные в работе зависимости уровня флуктуирующей асимметрии потомков от численности и состава родительского стада во время нереста не претендуют на истину в последней инстанции, но достаточно надежно свидетельствуют о том, что такое влияние реально прослеживается. Это подтверждается достаточно высокими и приблизительно равными долями объясняемой вариации уровня флуктуирующей асимметрии ($R^2 > 0,60$), значимостью ($P < 0,05$) и устойчивостью коэффициентов всех подобранных моделей.

Литература

- Захаров В.М., Баранов А.С., Валецкий А.В. Влияние температуры инкубации на продолжительность развития прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 6. С. 883–889.
- Захаров В.М., Шефтель Б. И., Александров Д.Ю. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих // ДАН СССР. 1984. Т. 275, № 3. С. 761–764.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 237 с.
- Островский В.И. О наследуемости длительности морского периода жизни родителей потомками у нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачьего (Камчатка) // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28, № 1. С. 53–62.
- Паренский В.А., Подлесных А.В. Качество спермы самцов нерки в связи с их морфофизиологическими характеристиками // Биология моря. 1994. Т. 20, № 2. С. 148–153.
- Подлесных А.В., Пашенко С.В. Эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Биология моря, 1997. Т. 23, № 6. С. 370–375.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия заглазничных костей у тихоокеанских лососей // Биология моря. 1995. Т. 21, № 3. С. 211–215.
- Романов Н.С., Паренский В.А. Связь внутривидового уровня флуктуирующей асимметрии с гетерозиготностью по некоторым биохимическим маркерам у красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. 1997. Т. 33, № 5. С. 687–692.
- Beardmore J.A. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures // Am. J. Phys. Anthropol. 1960. V. 14. P. 411–422.
- Felley J. Analysis of morphology and asymmetry in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) in the Southeastern United States // Copeia. 1980. N 1. P. 18–29.
- Graham J.H., Felley J.O. Genetic coadaptation and developmental stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriosus* and *E. obeses* (Pisces, Centrarchidae) // Evolution, 1985. V. 39. P. 72–87.
- Jackson J.F. A search for the population asymmetry parameter // Syst. Zool. 1973. V. 22, N 2. P. 166–170.
- Knudsen K.L., Leary R.F., Talluri M. Reduced developmental stability of null allele heterozygotes at two lactate dehydrogenase loci in rainbow trout // Genetics. 1984. V. 107, N 3. P. 57–60.
- Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress // Biol. Rev. 1990. V. 65. P. 131–145.
- Pfriem P. Latitudinal variation in wing size in *Drosophila subobscura* and its dependence on polygenes of chromosome O // Genetica (Ned.). 1983. V. 61. P. 221–232.
- Romanov N.S. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyology. 1995. V. 35, N 9. P. 171–182.
- Siegel M.I., Smookler H.H. Fluctuating asymmetry and audiogenic stress // Growth. 1973. V. 37. P. 35–39.
- Siegel M.I., Doule W.J. The differential effects of prenatal and postnatal audiogenic stress of fluctuating dental asymmetry // J. Exp. Zool. 1975a. V. 191. N 2. P. 211–214.
- Siegel M.I., Doule W. J. The effects of cold stress on fluctuating asymmetry in the dentition of the mouse // J. Exp. Zool. 1975b. V. 193. N 3. P. 385–389.
- Soule M.E. Phenetics of natural populations. II: Asymmetry and evolution in a lizard // Amer. Natur. 1967. V. 101, N 918. P. 141–160.
- Soule M.E. Heterozygosity and developmental stability: another look // Evolution. 1979. V. 33, N 1. P. 396–401.
- Tebb G., Thoday J.M. Genetic effects of diurnal temperature change in laboratory populations of *Drosophila melanogaster* // Proc. IX Intern. Congr. Genet. Caryl. Suppl., 1954a. V. 1. P. 789–791.
- Tebb G., Thoday J.M. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster* // Nature. 1954b. V. 174, N 4441. P. 1109–1110.
- Thoday J.M. Homeostasis in a selection experiment // Heredity. 1958. V. 12. N 4. P. 401–415.
- Vrijenhoek R.C., Lerman S. Heterozygosity and developmental stability under sexual breeding systems // Evolution. 1982. V. 36. N 4. P. 768–776.
- Wilkinson L., Hill M. A., Welna J.P., Birkenbeul G. K. SYSTAT. Evanstone: SYSTAT, Inc., 1992. 750 p.