

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ И МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ
СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕРКИ**

В.А. Паренский, Е.А. Шевляков

Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток

По характеру соотношения полов в разных возрастных классах Д.Ф. Замахеев (1959) выделял три группы рыб. В первой группе не наблюдается разницы в темпе роста, времени полового созревания и продолжительности жизни самцов и самок. Вторая группа объединяет рыб самцы которых созревают раньше самок и обычно раньше умирают. В третью группу автор включил виды рыб с самцами более крупными чем у самок размеров и их преобладанием среди крупных рыб. По мнению Замахеева, нерка относится именно к третьей группе видов. Однако размерно-половой структуре нерки присущи черты как третьей так и второй групп по классификации Д.Ф. Замахеева. Самцы нерки, в пределах одного возрастного класса, в среднем крупнее самок, но, в то же время, они преобладают по численности среди рыб младших возрастов. Среди производителей старших возрастов наблюдается выравнивание соотношения полов и даже некоторый избыток самок.

Исследователи давно обратили внимание на такую тенденцию изменения доли самок в возрастных классах у тихоокеанских лососей (Замахеев, 1959; Mathisen, 1955, 1962, цит. по: Никольский, 1974; Коновалов, 1980; Бугаев, 1995). Г.В. Никольский (1974) отмечал важность обеспеченности пищей в формировании соотношения полов в популяциях рыб, при этом подчеркивал то, что увеличение плотности популяции, снижая обеспеченность рыб пищей, увеличивает количество самцов в популяции. На такие же закономерности в регуляции полового состава популяций лососевых рыб указывали М.Л. Крыхтин и А.Г. Смирнов (1962), Г.М. Персов (1964, цит. по: Никольский, 1974) и ряд других исследователей. Эти тенденции указывают на то, что процесс формирования соотношения полов в популяциях лососевых рыб тесно связан с размерами, со спецификой роста (и полового созревания) особей, т. е. может быть в значительной мере определен начальной разнокачественностью молоди приступающей к нагулу.

Материал и методика

Материалами для настоящей работы послужили данные архива Лаборатории популяционной биологии рыб ИБМ ДВО РАН о соотношении полов в различных возрастных классах в 12 субизолатах ранней и 8 субизолатах поздней нерки оз. Азабачьего (Камчатка) за период с 1970 по 1992 гг., а также аналогичные данные (1970-1991 гг.) о соотношении полов в различных возрастных классах возвратов стада нерки р. Озерной (Бугаев, 1995).

Предложены модели, объясняющие принципы и механизмы регуляции соотношения полов в эпигенетических группах нерки.

В первой (теоретической) модели рассмотрены ситуации, когда численность каждого из полов формируется в зависимости от обеспеченности их пищей.

Во второй модели рассматриваются ситуации, когда соотношение полов в каждом конкретном возрастном классе рыб определяется постоянной ежегодной смертностью по причинам независимым от численности генерации и начальной разнокачественностью мальков, выраженной для каждого из полов как двумерное нормальное распределение по скорости полового созревания в пресноводном и морском периодах их жизни. Расчеты проводили с использование пакета прикладных статистических программ SYSTAT (Wilkinson et al., 1992a, b).

Результаты и обсуждение

В популяционной биологии существует целый ряд моделей, связывающих выживаемость генерации животных с ее начальной численностью. Одной из наиболее общих и широко используемых для описания связи численности родителей и их потомков является модель Мейнарда Смита и Слаткина (Maynard Smith, Slatkin, 1973) (1), которую мы и используем в качестве «базовой» в настоящей работе:

$$N_t = R * N_0 / (1 + (a * N_0)^b) \quad (1),$$

где N_t – численность популяции через время t , N_0 – начальная численность популяции, R – демографический параметр, a – скорость изменения выживаемости в связи с начальной численностью популяции, b – показатель выраженности конкуренции (причем при $b < 1$ – наблюдается неполная компенсация, при $b = 1$ – точная компенсация, а при $b > 1$ – сверх компенсация). Вкратце, основная идея возможного механизма регуляции соотношения полов в генерации рыб состоит в том, что физиологические различия самцов и самок и, как следствие этого, их различия в экологии питания, должны приводить к дифференцированной смертности полов в связи с изменением начальной численности молоди, приступающей к активному питанию.

Предположим, что при рождении соотношение полов равно 1:1, и запишем уравнение выживания, следующее из модели 1, в зависимости от численности родившейся молоди (N_0), дважды, с различными коэффициентами для самок (V_f) и самцов (V_m):

$$V_f = A^f / (1 + (N_0 / B)^f) \quad (2),$$

$$V_m = C^f / (1 + (N_0 / D)^f) \quad (3),$$

где A, B, C, D, f – коэффициенты. Пусть параметр $b=f$ в уравнениях выживания 2, 3. Тогда соотношение полов среди рыб, переживших критический период, будет равно:

$$Z = V_m / V_f = (C / A)^f * (1 + (N_0 / B)^f) / (1 + (N_0 / D)^f) \quad (4),$$

а общая численность выживших особей:

$$N_t = (N_0 / 2) * A^f * (1 + Z) / (1 + (N_0 / B)^f) \quad (5).$$

Выразим N_0 через Z из уравнения 4:

$$N_0 = D * [(Z - (C / A)^f) / ((C * A / (B * D))^f - Z)]^{1/f} \quad (6)$$

и подставим его в уравнение 5. Таким образом мы объединили два сопряженных процесса и выразили конечную численность выживших рыб через соотношение полов:

$$N_t = \frac{A^f * D}{(2 * ((\frac{D}{B})^f - 1))} * (1 + 1 / Z) * (Z - (\frac{C}{A})^f)^{1/f} * ((\frac{C * D}{A * B})^f - Z)^{1-1/f} \quad (7).$$

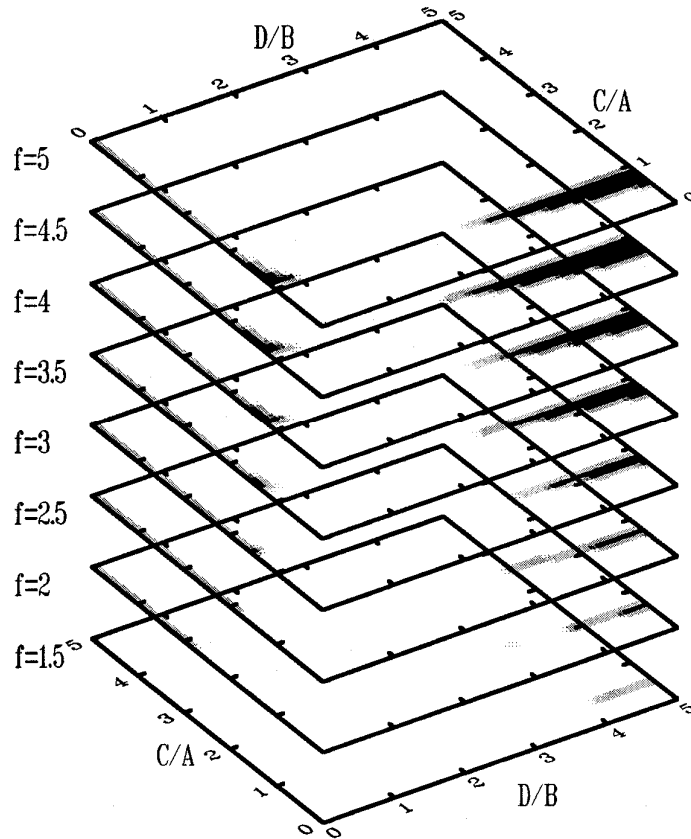


Рис. 1. Анализ условий существования особенностей типа «складка» и «сборка» при различных значениях параметра f . Черным цветом выделены области соотношений коэффициентов при которых наблюдается три действительных корня кубического уравнения, на границе черной и белой областей 2 действительных корня, в белой области 1 действительный корень

Исследуем это выражение на экстремумы:

$$N'_{tZ} = \frac{E*(Z^3 - F*Z^2 + G*Z - H)}{Z^2*(Z - (C/A)^f)^{1-1/f}*((\frac{C*D}{A*B})^f - Z)^{1/f}} = 0 \quad (8),$$

где: $E = \frac{A^f * D}{2*(1 - (\frac{D}{B})^f)} \quad (9),$

$$F = (C/A)^f * ((D/B)^f + f - 1) / f \quad (10),$$

$$G = (C/A)^f * ((D/B)^f * (f - 1) + 1) / f \quad (11),$$

$$H = (\frac{C^2 * D}{A^2 * B})^f \quad (12).$$

При $f \leq 1$ связь между численностью и соотношением полов монотонная. При $f > 1$ связь немонотонная и задача сводится к нахождению корней кубического уравнения:

$$Y^3 + 3pY + 2q = 0 \quad (13),$$

где: $Y = Z - F/3$, $p = G/3 - (F/3)^2$, $q = G \cdot F/6 - H/2 - (F/3)^2$.

Как известно, количество действительных корней кубического уравнения варьирует от 1 до 3, в зависимости от значений p и q . Так при $p < -q^{2/3}$ существуют три действительных корня; при $p^3 = q^2 \neq 0$ – два действительных корня; при $p = q = 0$ и $p > -q^{2/3}$ – один действительный корень.

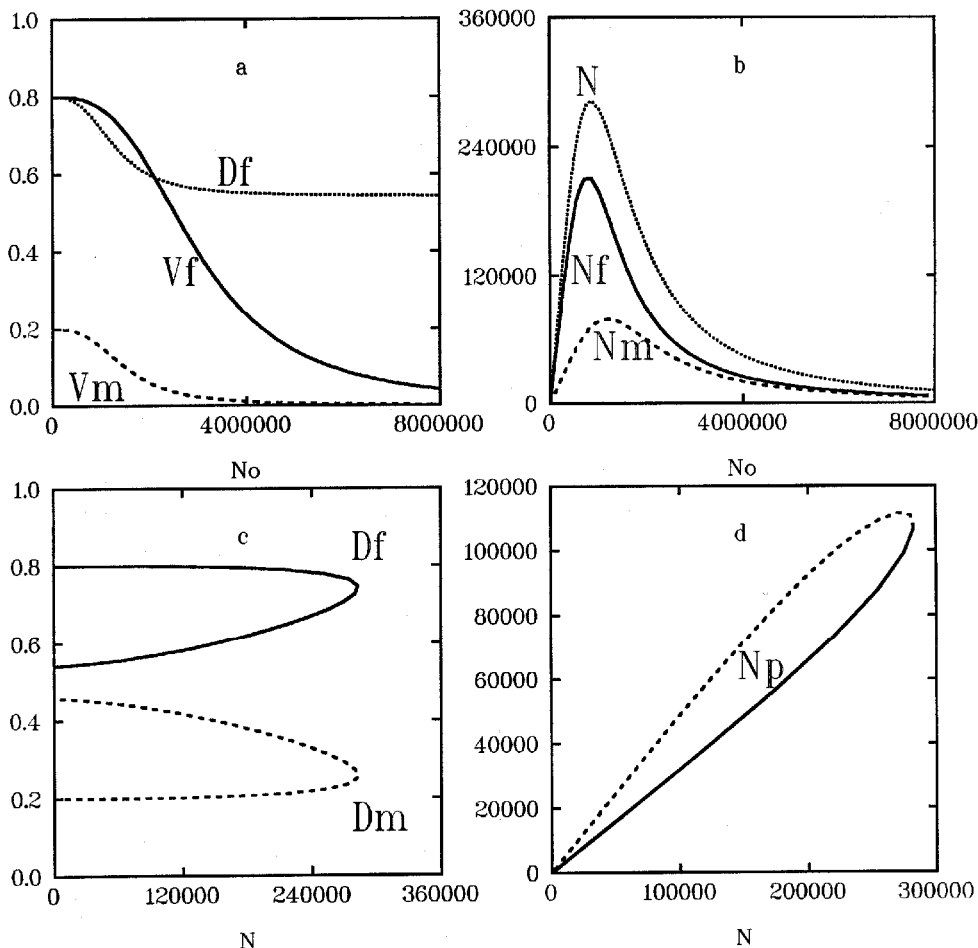


Рис. 2. Пример формирования доли самок, численности половозрелой части популяции от начальной численности молоди и соотношения доли самок, и количества образованных пар, в связи с численностью половозрелой части популяции в модели основанной на трофической конкуренции (уравнения 2–7) при параметрах $A = 0,2$, $B = 1,5 \cdot 10^6$, $C = 0,8$, $D = 1 \cdot 10^6$, $f = 3$. Vf, Vm – выживание самок и самцов; Df, Dm – доля самок и самцов; Nf, Nm, N – численность самок, самцов и общая численность половозрелой части генерации, Np – теоретическое количество пар, образованных производителями при случайном подборе

Для нас представляют интерес всего два из перечисленных условий: $p \geq -q^{2/3}$ и $p < -q^{2/3}$, так как при них, выражаясь терминами теории катастроф, наблюдаются особенности типа «складка» и «сборка» Z относительно N_t . Суть первой выражается в

том, что каждому фиксированному значению N_t (за исключением $N_{t_{\max}}$) соответствуют два значения Z . В случае особенности типа «сборка», применительно к данной ситуации, в разных диапазонах значений N_t , каждому фиксированному значению N_t соответствуют два, три или четыре фиксированных значения Z .

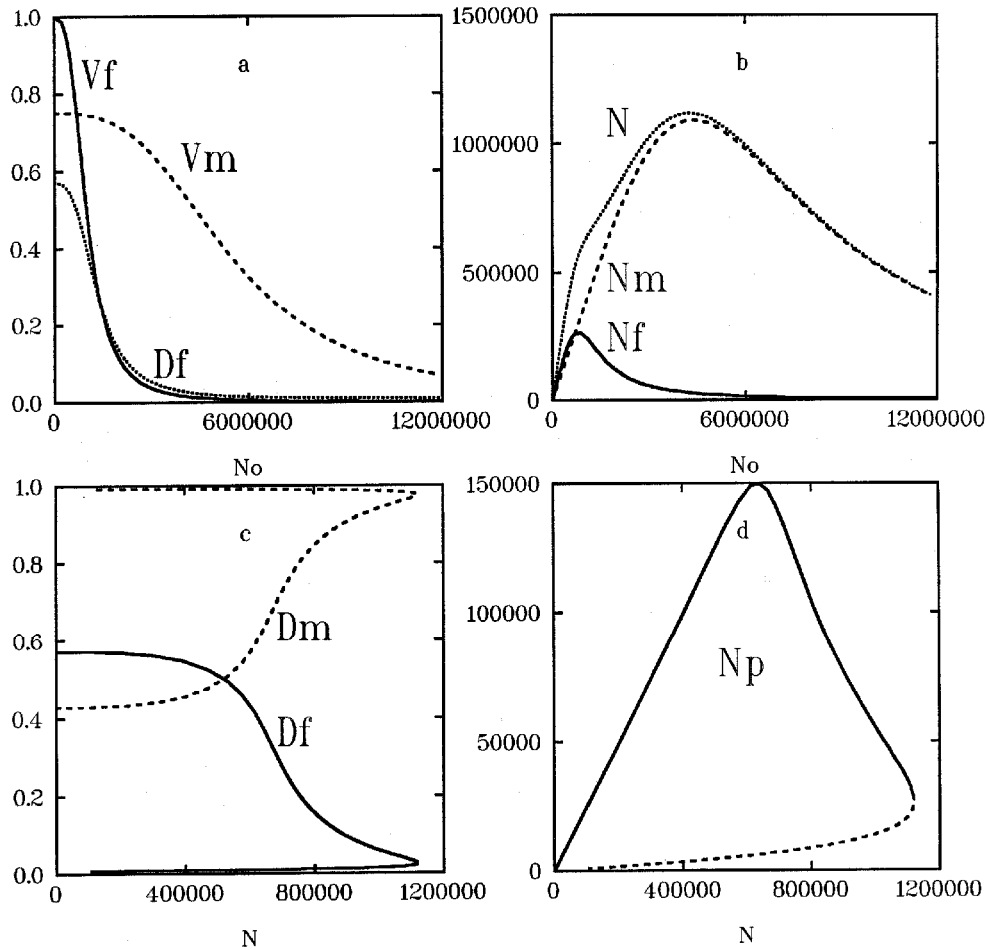


Рис. 3. Пример формирования доли самок, численности половозрелой части популяции от начальной численности молодежи и соотношения доли самок, и количества образованных пар, в связи с численностью половозрелой части популяции в модели основанной на трофической конкуренции (уравнения 2–7) при параметрах $A=1,0$, $B=1 \cdot 10^6$, $C=0.75$, $D=5,5 \cdot 10^6$, $f=3$. Обозначения: как на рис. 2

Анализ условий существования особенностей типа «складка» и «сборка» при различных значениях параметра f , приведен на рис. 1. Рассмотрим, в качестве примера, «типичные» варианты формирования численности и соотношения полов в моделируемом возврате и, обусловленного ими количества пар производителей (при случайном подборе), в случаях существования одного, двух и трех действительных положительных корней уравнения 13 при $f=3$ (рис. 2 и 3). Не трудно заметить, что в обоих вариантах отмечается неоднозначность количества образующихся пар производителей – при одной и той же численности участвующих в размножении особей могут наблюдаться 2 различных значения числа образованных пар, что определено выше рассмотренными вероятными особенностями регуляции соотношения полов.

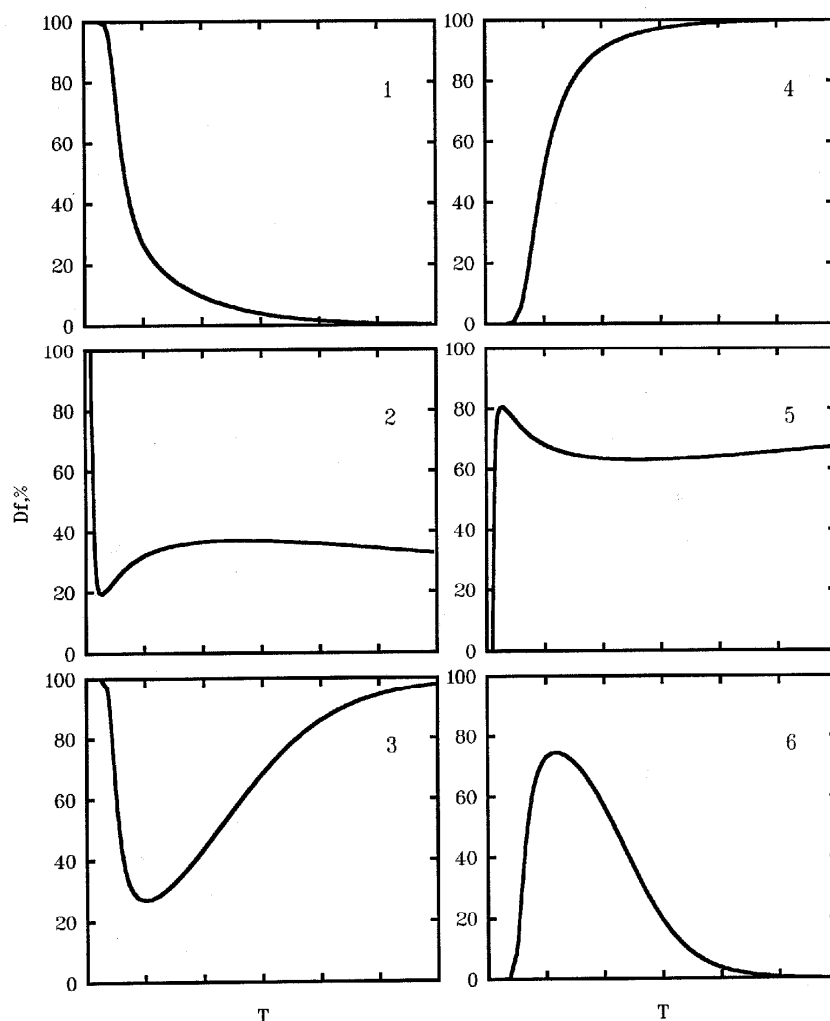


Рис. 4. Наиболее типичные варианты зависимости доли самок (Y) от возраста полового созревания (X) согласно модели 16

Как показывают результаты анализа, варианты формирования численности и соотношения полов, подразумевающие существование двух и трех действительных корней уравнения 13, по-видимому, достаточно «экзотичны» для животных, так как подразумевают очень большие различия в коэффициентах кривых выживания (C/A , B/D), к тому же осложненные конкурентными отношениями (коэффициент f).

Для иллюстрации «работы» второй модели сначала рассмотрим ее упрощенный вариант для видов лососей в жизненном цикле которых отсутствует (или максимально сокращен) период пресноводного нагула (горбуша и кета).

Предположим, что при рождении соотношение полов в генерации равно, а молодь разного пола разнокачественна по темпам полового созревания (в нашем случае – величина обратная возрасту полового созревания), и вероятность доживания мальков до возраста T (и созревания в этом же возрасте) может быть описана как плотность нормального распределения с параметрами $1/\mu$ и δ . Тогда, с учетом естественной смертности по причинам не зависящим от плотности генерации, отдельно для самцов и для самок, численность возврата в возрасте T на нерест в конкретном году будет равна:

$$N_m(T) = (N_0/2) (\alpha_m/(\delta_m\sqrt{2\pi})) \exp(-0,5 ((1/T-1/\mu_m)/\delta_m)^2 - b_m T) \quad (14),$$

$$N_f(T) = (N_0/2) (\alpha_f/(\delta_f\sqrt{2\pi})) \exp(-0,5 ((1/T-1/\mu_f)/\delta_f)^2 - b_f T) \quad (15),$$

где $N_m(T)$, $N_f(T)$ – численности созревших в возрасте T самцов и самок; N_0 – начальная численность молоди; μ_m , μ_f – модальные возраста полового созревания самцов и самок; δ_m , δ_f – среднеквадратичные отклонения самцов и самок по темпам полового созревания; α_m , α_f – коэффициенты пропорциональности; $1-\exp(-b_m)$, $1-\exp(-b_f)$ – ежегодная естественная смертность (по причинам независимым от плотности генерации). Отсюда следует, что:

$$D_f(T) \% = 100 / (1 + \exp(A + B/T + C/T^2 + DT)) \quad (16),$$

где $D_f(T) \%$ – доля половозрелых самок в конкретном возрасте T в процентах;

$$A = \ln(\alpha_m \delta_f / (\alpha_f \delta_m)) - 0,5 (1/(\mu_m \delta_m)^2 - 1/(\mu_f \delta_f)^2);$$

$$B = \mu_m \mu_f (1/(\mu_m \delta_m)^2 - 1/(\mu_f \delta_f)^2);$$

$$C = -0,5 (1/\delta_m^2 - 1/\delta_f^2);$$

$$D = -(b_m - b_f).$$

В графическом виде полученная зависимость определена величиной и знаками при коэффициентах и обладает крайне высокой пластичностью, образуя плавные переходы от одной характерной формы к другой (рис. 4). Среди проиллюстрированных вариантов зависимостей можно обнаружить все три типа группировок видов рыб по характеру изменения соотношения полов (доли самок) в связи с возрастом полового созревания по Замахаву (1959), а также варианты, совмещающие в себе черты разных типов.

Коэффициенты модели 19 для популяций ранней и поздней нерки оз. Азабачье и стада нерки р. Озерная (Камчатка), и результаты дисперсионного анализа проверки значимости подобранных коэффициентов

Коэффици- циенты	Азабачье, ранняя		Азабачье, поздняя		Озерная	
	Значение	Ошибка, %	Значение	Ошибка, %	Значение	Ошибка, %
A	-H(H+1)	-	-G	-	4,546	32,56
B	Hb, b=2,43	5,72	4,180	14,11	-3,576	33,33
C	1	-	0	-	0	-
D	H(H+1)	-	-G	-	-Bd, d=2,951	9,73
E	H ² (H+1)	-	B	-	-F	-
F	-H ²	-	0	-	20,673	31,77
G	-H	-	1,720	14,47	0	-
H	2,781	2,19	-G	-	0	-
D _{общ}	28465,387		22253,001		142312,863	
v _{общ}	32		33		177	
D _{ост}	4821,933		3604,868		67942,316	
v _{ост}	31		32		174	
R ²	0,831		0,838		0,523	
P<	0,001		0,01		0,05	

Жизненный цикл нерки включает в себя два периода нагула – пресноводный и морской (которые в разных популяциях могут продолжаться от нескольких месяцев до 3–4 лет). Понятно, что совокупности и сила влияния факторов, определяющих как скорость роста молоди, так и естественную смертность, в пресноводном и морском периодах нагула различны. Этот факт мы не можем игнорировать в модели формирования соотношения полов в различных возрастных классах половозрелой части популяций нерки. В связи с наличием четко выраженной средовой компоненты в процессе формирования численности (и полового состава) возвратов, для описания зависимости доли самок в связи с возрастом, мы используем модель в которой соотношение полов в каждом конкретном возрастном классе рыб определяется постоянной ежегодной смертностью по причинам независимым от численности генерации и начальной разнокачественностью мальков, выраженной для каждого из полов как двумерное нормальное распределение по скорости полового созревания в пресноводном и морском периодах их жизни:

$$N_m(T_f, T_m) = (N_0/2) (\alpha_m / (\delta_{mf} \delta_{mm} 2\pi(1-\rho_{mfm})^{1/2})) \exp(-0,5 (((1/T_f - 1/\mu_{mf})/\delta_{mf})^2 - 2(1-\rho_{mfm})^2(1/T_f - 1/\mu_{mf})(1/T_m - 1/\mu_{mm})/\delta_{mf} \delta_{mm} + ((1/T_m - 1/\mu_{mm})/\delta_{mm})^2) - b_{mf} T_f - b_{mm} T_m) \quad (17),$$

$$N_f(T_f, T_m) = (N_0/2) (\alpha_f / (\delta_{ff} \delta_{fm} 2\pi(1-\rho_{ffm})^{1/2})) \exp(-0,5 (((1/T_f - 1/\mu_{ff})/\delta_{ff})^2 - 2(1-\rho_{ffm})^2(1/T_f - 1/\mu_{ff})(1/T_m - 1/\mu_{fm})/\delta_{ff} \delta_{fm} + ((1/T_m - 1/\mu_{fm})/\delta_{fm})^2) - b_{ff} T_f - b_{fm} T_m) \quad (18),$$

где $N_m(T_f, T_m)$, $N_f(T_f, T_m)$ – численности созревших в возрасте T_f , T_m самцов и самок; N_0 – начальная численность молоди; $1/\mu_{mf}$, $1/\mu_{ff}$, $1/\mu_{mm}$, $1/\mu_{fm}$ – модальные скорости полового созревания самцов и самок в период пресноводного и морского нагула соответственно; δ_{mf} , δ_{ff} , δ_{mm} , δ_{fm} – среднеквадратичные отклонения самцов и самок по темпам полового созревания в период пресноводного и морского нагула соответственно; α_m , α_f – коэффициенты пропорциональности; $1-\exp(-b_{mf})$, $1-\exp(-b_{mm})$, $1-\exp(-b_{ff})$, $1-\exp(-b_{fm})$ – ежегодная естественная смертность (по причинам независимым от плотности генерации); ρ_{mfm} , ρ_{ffm} – скоррелированности скоростей полового созревания в пресноводном и морском периодах нагула для самцов и самок. Отсюда следует, что:

$$D_f(T_f, T_m)\% = 100 / (1 + \exp(A + B/T_f + C/T_f^2 + D/(T_f T_m) + E/T_m + F/T_m^2 + G T_f + H T_m)) \quad (19),$$

где $D_f(T_f, T_m)\%$ – доля половозрелых самок в конкретном возрасте T_f , T_m в процентах; A-H – коэффициенты, представляющие из себя различные комбинации определенных выше параметров начальных двумерных распределений и естественной смертности и характеризуют степень различий между самцами и самками.

При подборе коэффициентов модели 19 для популяций ранней и поздней нерки оз. Азабачье и стада нерки р. Озерная (Камчатка) обнаружено, что некоторые коэффициенты незначимы (т. е. недостоверно отличаются от нуля), в то время как остальные сильно коррелируют между собой. Это позволило выразить скоррелированные коэффициенты в виде функций одного из них и таким образом уменьшить число степеней свободы по модели. Полученные результаты приведены в таблице.

Проведенный анализ свидетельствует в пользу того, что полученные результаты не противоречат нашему предположению о том, что формирование соотношения полов в генерации определено начальной разнокачественностью приступающей к нагулу молоди и дифференцированной смертностью рыб разного пола. С нашей точки зрения, довольно низкая детерминированность доли самок в стаде нерки р. Озерной может быть объяснена тем, что это стадо, по-видимому, представляет из себя смесь нескольких популяций или, исходя из модели плотностной регуляции соотношения полов, выраженной трофической конкуренцией среди хотя бы одного из полов.

Литература

- Бугаев В.Ф. Азиатская нерка. М.: Колос, 1995. 464 с.
- Замахаев Д.Ф. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Труды Мосрыбвтуза, 1959. Вып. 10. С. 183–209
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 237 с.
- Крыхтин М.Л., Смирнов А.Г. О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей // Вопр. ихтиол. 1962. Т. 2, вып. 1(22). С. 29–41
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 447 с.
- Персов Г.М. К вопросу о соотношении полов у молоди горбуши // Материалы сессии ученого совета ПИНРО по результатам исследований в 1962–1963 г.г. Мурманск, 1964. С. 173–178
- Maynard Smith J., Slatkin M. The stability of predator-prey systems // Ecology. 1973. V. 54. P. 384–391
- Mathisen O.A. Studies on the spawning biology of the red salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) in Bristol Bay Alaska with special reference to the effect of altered sex ratios. Ph. D. thesis Univ. Washington, 1955.
- Mathisen O.A. The effect of altered sex ratios on the spawning of red salmon // Studies of Alaska red salmon. Univ. Washington Press, 1962. P. 137–246
- Wilkinson L., Hill MaryAnn, Welna J.P., Birkenbeuel G.K. SYSTAT for Windows: Statistics, Version 5 Edition. Evanston, IL; Systat Inc., 1992a. 750 pp.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Miceli S., Birkenbeuel G., Vang E. SYSTAT for Windows: Grafics, Version 5 Edition. Evanston, IL; Systat Inc., 1992b. 636 pp.