

АКВАКУЛЬТУРА

УДК 639.3:639.371.2

Н.С. Романов¹, В.И. Скирин^{2*}¹ Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17;² Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
НЕКОТОРЫХ ОСЕТРОВЫХ РЫБ
И ИХ ИСКУССТВЕННЫХ ГИБРИДОВ

Исследована морфологическая изменчивость некоторых осетровых и их межвидовых и межродовых гибридов по числу жучек. Уровень флюктуирующей асимметрии по числу брюшных жучек был выше, чем таковой по числу боковых жучек, во всех выборках. Дисперсия флюктуирующей асимметрии этих признаков у амурского осетра *Acipenser schrenckii* была больше таковой большинства гибридов, что противоречит сложившемуся мнению о более высоком уровне флюктуирующей асимметрии у гибридов по сравнению с видами. Сибирский осетр *Acipenser baerii* ленской популяции из наших материалов по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу жучек занимает промежуточное положение среди выборок сибирского осетра из других рыбоводных хозяйств и природных популяций. Наибольшей обобщенной изменчивостью (флюктуирующая асимметрия и коэффициент вариации) отличаются исследованные нами виды, а также простые гибриды, у которых отцовской особью был амурский осетр. Сделан вывод о более высоком уровне изменчивости по числу жучек у видов осетровых рыб по сравнению с большинством исследованных гибридов. Ведущую роль в данном явлении, вероятно, играет стабилизирующий отбор.

Ключевые слова: осетровые рыбы, гибриды, морфологическая изменчивость, флюктуирующая асимметрия, стабильность развития.

Romanov N.S., Skirin V.I. Morphological variability of some sturgeon species and their artificial hybrids // Izv. TINRO. — 2011. — Vol. 165. — P. 283–296.

Morphological variability of some sturgeon species and their artificial hybrids, both interspecific and intergeneric, is investigated by the number of lateral, abdominal and dorsal scutes. Fluctuating asymmetry of the abdominal scutes number is higher than the asymmetry of lateral scutes for all samples. Amur sturgeon *Acipenser schrenckii* has the highest dispersion of fluctuating asymmetry of scutes, that contradicts to developed opinion on higher asymmetry for hybrids comparing with species. Our samples of siberian sturgeon *Acipenser baerii* (population of the Lena) show intermediate dispersion of fluctuating asymmetry comparing with the siberian sturgeon from other farms and natural populations both by the number of lateral and

* Романов Николай Серафимович, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: n_romanov@inbox.ru; Скирин Владимир Иванович, научный сотрудник, e-mail: skirin@tinro.ru.

abdominal scutes. The highest generalized variability (fluctuating asymmetry and variation factor) is found for amur sturgeon and simple hybrids with its paternity. Generally, sturgeon species have higher variability of scutes number then the most of their hybrids. Stabilizing selection is supposed as possible reason of this phenomenon.

Key words: sturgeon, hybrid, morphological variability, fluctuating asymmetry, stabilizing selection.

Введение

Изменчивость — это реально существующие различия между организмами и группами организмов по степени выраженности их качественных и количественных признаков и свойств (Simpson, 1944). Исследование морфологической изменчивости представляет значительный интерес, так как позволяет оценить норму реакции того или иного вида, его адаптивные возможности. Особенно значимым представляется исследование флюктуирующей асимметрии билатеральных признаков, которая является показателем общей стабильности развития и определяется как следствие несовершенства онтогенетических процессов. В общем виде она может быть диагностирована как проявление случайной изменчивости развития. По феноменологии флюктуирующая асимметрия представляет собой незначительные ненаправленные отклонения от строгой билатеральной симметрии и является результатом неспособности организмов развиваться по точно определенным путям; при этом различия между сторонами не являются строго генетически детерминированными. С точки зрения фенотипической изменчивости как разнообразия флюктуирующая асимметрия может быть определена как одна из наиболее обычных и широко распространенных форм проявления внутрииндивидуальной изменчивости, величину которой можно использовать для анализа и иных форм изменчивости (индивидуальной и наиндивидуальной). В силу стохастической природы своего основного показателя (случайной изменчивости развития), который может быть оценен лишь на групповом популяционном уровне, флюктуирующая асимметрия оказывается популяционно-феногенетической характеристикой. Отражая особенности индивидуального развития, она требует для своего анализа не только собственно феногенетического, но и популяционного подхода (Waddington, 1940; Mather, 1953; Захаров, 1987; Захаров, Кларк, 1993; Захаров и др., 2001).

Так как флюктуирующая асимметрия является неспецифическим показателем условий развития, ее анализ представляет интерес в мониторинговых исследованиях популяций, особенно подверженных антропогенному воздействию (Захаров, 1987). Кроме этого, флюктуирующая асимметрия может быть использована для определения оптимальных условий развития, в том числе при разведении рыб и выращивании их в искусственных условиях. Нарушение стабильности развития наблюдается при искусственном воспроизводстве (Романов, 2001), а также при гибридизации вследствие нарушения генного баланса, что отражается на уровне флюктуирующей асимметрии (Захаров, 1987; Parsons, 1992).

Задачей данного исследования является сравнение морфологической изменчивости некоторых видов осетровых рыб и их искусственных гибридов.

Материалы и методы

Материал для исследования формировался в процессе рыбоводных работ на базе научно-исследовательской станции ТИНРО-центра в пос. Лучегорск Приморского края. Морфологические исследования проводились по схеме и методике ВНИРО (Крылова, Соколов, 1981) на живой рыбе. Количество жучек просчитывалось в каждом ряду с обеих сторон тела. При написании названий гибридных форм использованы следующие сокращения: амурский осетр *Acipenser schrenckii* — А; сибирский осетр (ленская популяция) *Acipenser baerii* — С; русский осетр *Acipenser gueldenstaedtii* — Р; стерлядь *Acipenser ruthenus* —

Ст; калуга *Huso dauricus* — К. Таким образом, гибрид амурского осетра с сибирским обозначался как А х С, гибрид стерляди с амурским осетром — как Ст х А и т.д.

Были использованы выборки амурского (А) и сибирского (С) осетров, стерляди (Ст) и их простых (С х А, А х С, А х Ст, Ст х А, К х Ст, Ст х К), а также следующих сложных гибридов: [С х (А х (А х К))], [Ст х (А х (А х К))], (Р х С) х (Р х С), (Р х С) х А. Объем собранного материала представлен в табл. 1.

Таблица 1

Доля асимметричных, симметричных и асимметричных по числу признаков особей у некоторых осетровых рыб и их гибридов, %

Table 1

Ratio of asymmetric, symmetric, and inequivalent by signs number specimens for sturgeon species and hybrids, %

Вид или гибрид	N, экз.	Асим.	Сим.	Асимметричных по числу признаков	
				По 1	По 2
1. А	50	94,0	6,0	57,4	42,6
2. С	100	89,0	11,0	47,2	52,8
3. Ст	10	100	0	40,0	60,0
4. С х А	51	88,2	11,8	62,2	37,8
5. А х С	32	93,7	6,3	46,7	53,3
6. Ст х А	30	86,7	13,3	53,8	46,2
7. А х Ст	29	86,2	13,8	36,0	64,0
8. [С х (А х (А х К))]	40	77,5	22,5	41,9	58,1
9. (Р х С) х (Р х С)	50	84,0	16,0	57,1	42,9
10. (Р х С) х А	50	78,0	22,0	66,7	33,3
11. Ст х К	10	100	0	30,0	70,0
12. [Ст х (А х (А х К))]	30	83,3	16,7	60,0	40,0
13. К х Ст	75	88,0	12,0	50,0	50,0

Флюктуирующая асимметрия оценивалась: 1 — по доле асимметричных особей в выборках, 2 — по доле асимметричных особей по числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке, 3 — по доле асимметричных особей по каждому признаку от числа асимметричных случаев в выборке, 4 — по дисперсии флюктуирующей асимметрии и 5 — по сумме дисперсий флюктуирующей асимметрии по обоим признакам в качестве интегрирующего показателя.

Дисперсия флюктуирующей асимметрии рассчитывалась по формуле, предложенной Палмером и Штробеком (Palmer, Strobeck, 1986): $\sigma_d^2 = \text{var} \left[\frac{A_i}{(R_i + L_i)/2} \right]$,

где $A_i = (R_i - L_i)$; A_i — асимметрия i -й особи; R_i — значение признака справа; L_i — значение признака слева. Так как данная формула дисперсии флюктуирующей асимметрии учитывает мерность признаков, это позволяет сравнивать уровень флюктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки.

Достоверность различий по дисперсии флюктуирующей асимметрии σ_d^2 определялась по значению F-критерия, а по средним значениям признаков — по t-критерию Стьюдента (Плохинский, 1970). Для сравнения по F-критерию необходимы условиями являются: наличие нормального распределения сравниваемых выборок по флюктуирующей асимметрии, соответствующий размер выборки (более 40 экз.). Так как распределение в наших выборках не было нормальным, да и размер некоторых выборок не соответствовал второму требованию, был применен метод Шеффе-Бокса с нормализующим преобразованием Бокса-Кокса (Sokal, Rohlf, 1981; Palmer, Strobeck, 1986; Graham et al., 1993). Для данного преобразования использовалась формула: $A_i' = (|A_i| + 0,00005)^{0,33}$, где $A_i = R_i - L_i$. Преобразованная таким образом асимметрия i -й особи вставлялась в основную формулу при расчете дисперсии флюктуирующей асимметрии.

Для сравнения наших результатов с литературными данными дисперсия флюктуирующей асимметрии сибирского осетра рассчитывалась и по другой формуле $\sigma_d^2 = \Sigma D^2 / (N - 1)$, где $D = d_{L-R} - M_d$, d_{L-R} — разность между значениями признака на левой и правой сторонах тела у каждой особи; N — число особей в выборке; M_d — направленность асимметрии, которая определялась по формуле $M_d = \Sigma d_{L-R} / N$ (Захаров, 1987). Коэффициент вариации рассчитывался по формуле: $CV = 100\sigma / M$, где M — среднее значение признака. Дендрограмму сходства строили методом полного сцепления. В качестве характеристики различий использовали Евклидово расстояние.

Результаты и их обсуждение

В целом доля асимметричных особей в исследованных выборках осетровых рыб и их гибридов была высока и колебалась от 77,5 до 100,0 %. Наименьшие значения этого показателя отмечены для сложных гибридов. Высокая доля асимметричных особей была характерна для амурского осетра и его гибрида с сибирским осетром, а в выборках стерляди и ее гибрида с калугой все рыбы были асимметричны. Сибирский осетр и остальные гибриды занимали промежуточное положение по величине этого показателя. В половине исследованных выборок осетровых рыб и их гибридов: амурский осетр, гибриды, у которых амурский осетр присутствовал в качестве отцовского вида, и гибрид (Р х С) х (Р х С) — большая часть асимметричных особей была асимметрична по одному признаку, а в другой половине — по двум (табл. 1).

Доля асимметричных особей по числу боковых жучек от числа асимметричных случаев варьировала от 52,6 (сибирский осетр) до 65,7 % [Ст х (А х (А х К))]. Соответственно колебания этого параметра между исследованными выборками осетровых рыб и их гибридов по числу брюшных жучек составили от 35,3 до 47,4 %. Таким образом, во всех исследованных выборках большая доля особей от числа случаев асимметрии была асимметрична по числу боковых жучек, что, вероятно, связано с мерностью признаков (табл. 2).

Таблица 2
Флюктуирующая асимметрия некоторых признаков у осетровых рыб и их гибридов
Table 2

Fluctuating asymmetry of some signs for sturgeon species and hybrids					
Вид или гибрид	Доля асимметричных рыб по признакам от числа случаев асимметрии, %		Дисперсия флюктуирующей асимметрии, $\times 10^3$		Σ дисперсий флюктуирующей асимметрии
	SL	SV	SL	SV	
1. А	64,7	35,3	1,183	8,652	9,835
2. С	52,6	47,4	0,595	6,847	7,442
3. Ст	56,3	43,7	0,361	6,063	6,424
4. С х А	58,1	41,9	0,622	6,141	6,763
5. А х С	54,3	45,7	0,793	6,736	7,529
6. Ст х А	60,5	39,5	0,883	7,869	8,752
7. А х Ст	58,5	41,5	1,236	6,354	7,590
8. [С х (А х (А х К))]	60,0	40,0	0,578	6,367	6,945
9. (Р х С) х (Р х С)	56,7	43,3	0,656	6,081	6,737
10. (Р х С) х А	55,8	44,2	0,451	5,605	6,056
11. Ст х К	52,9	47,1	0,678	9,000	9,678
12. [Ст х (А х (А х К))]	65,7	34,3	0,689	5,305	5,994
13. К х Ст	57,6	42,4	0,712	5,635	6,347

Примечание. Здесь и далее SL — число боковых жучек, SV — число брюшных жучек.

Минимальной дисперсией флюктуирующей асимметрии по числу боковых жучек отличалась стерлядь (0,361), а максимальной — амурский осетр (1,183) и его гибрид со стерлядью (1,236). Привлекает внимание тот факт, что сибирский осетр, его гибрид с амурским осетром и сложные гибриды с участием этих видов отличаются значениями дисперсии флюктуирующей асимметрии по этому признаку ниже среднего уровня (табл. 2). Выборка амурского осетра и его гибрида со стерлядью достоверно отличается по этому показателю от большинства выборок. Сибирский осетр, стерлядь и большая часть сложных гибридов достоверно отличаются от небольшого числа выборок по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу боковых жучек, а гибрид стерляди с калугой достоверно не отличается от других выборок (табл. 3).

Сравнение наших материалов по сибирскому осетру (ленская популяция) с данными по этому виду из мест его обитания и других рыбоводных предприятий (Пономарев, 2000) показывает, что по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу боковых жучек сибирский осетр с Лучегорской НИС мало отличается от рыб из среднего течения и дельты р. Лена, рек Индигирка и Колыма. От осетра из нижнего течения р. Обь и с Нарвского рыбоводного завода он отличается значительно меньшим, а от рыб из среднего течения р. Енисей — намного большим значением этого показателя (табл. 4).

Дисперсия флюктуирующей асимметрии по числу брюшных жучек в выборках осетровых рыб и их гибридов варьировала от 5,305 ($[Ст \times (A \times (A \times K))]$) до 9,000 ($Ст \times K$). Немного меньше максимального значения этого показателя дисперсии флюктуирующей асимметрии по данному признаку было у амурского осетра, а выборки стерляди и сибирского осетра занимали промежуточное положение (см. табл. 2). Достоверные различия по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу брюшных жучек отмечались между амурским осетром и гибридами $(P \times C) \times A$ и $K \times Ст$ (табл. 3). Сибирский осетр из наших материалов по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу брюшных жучек мало отличается от рыб из среднего течения рек Лена и Енисей, Индигирка и Колыма, а также Конаковского ПЭО ВНИИПРХ (Производственно-экспериментальное отделение Всероссийского научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства). Сибирский осетр с Нарвского рыбоводного завода и особенно из нижнего течения р. Обь отличается более высоким уровнем этого показателя по сравнению с таковым с Лучегорской НИС (табл. 4).

В большинстве исследованных выборок осетровых рыб и их гибридов уровень флюктуирующей асимметрии по числу брюшных жучек был значительно, а в некоторых — на порядок выше, чем таковой по числу боковых жучек. Отношение дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу брюшных жучек к таковой по числу боковых колебалось от 5,1 у гибрида $A \times Ст$ (за счет небольшой дисперсии по числу брюшных и значительной — по числу боковых жучек) до 16,8 у стерляди (в результате минимальной дисперсии по числу боковых жучек) (см. табл. 2).

Сумма дисперсий флюктуирующей асимметрии по обоим использованным признакам варьировала от 5,994 — гибрид $[Ст \times (A \times (A \times K))]$ — до 9,835 — амурский осетр. У стерляди величина этого показателя была немного больше минимального значения, а сибирский осетр занимал промежуточное положение. Достоверные различия ($P > 0,5$) по сумме дисперсий флюктуирующей асимметрии отмечались между амурским и сибирским осетрами, а также между амурским осетром и следующими гибридами: $C \times A$, $[C \times (A \times (A \times K))]$, $(P \times C) \times A$, $[Ст \times (A \times (A \times K))]$ и $K \times Ст$ (табл. 2). Таким образом, мы можем отметить следующее противоречие: максимальный уровень флюктуирующей асимметрии (по сумме дисперсий) констатируется у вида — амурского осетра, а наименьший и близкий к нему — отмечается для большинства гибридов, хотя теоретически должно быть наоборот, так как у гибридов стабильность развития ниже, чем у видов (Захаров, 1987; Parsons, 1992).

Таблица 3

Сравнение осетров и их гибридов по дисперсии флюктуирующей асимметрии с использованием критерия Фишера

Table 3

Comparison of sturgeon species and hybrids by dispersion of fluctuating asymmetry, using Fisher criterion

Вид или гибрид	SV												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. А	X	1,3	1,4	1,4	1,3	1,1	1,4	1,4	1,4	1,5*	1,0	1,6	1,5*
2. С	2,0**	X	1,1	1,1	1,0	1,2	1,1	1,1	1,1	1,2	1,3	1,3	1,2
3. Ст	3,3*	1,7	X	1,0	1,1	1,3	1,1	1,1	1,0	1,1	1,5	1,1	1,1
4. С х А	1,9**	1,1	1,7	X	1,1	1,3	1,0	1,0	1,0	1,1	1,5	1,2	1,1
5. А х С	1,5	1,3	2,2	1,3	X	1,2	1,1	1,1	1,1	1,2	1,3	1,3	1,2
6. Ст х А	1,3	1,5	2,5	1,4	1,1	X	1,2	1,2	1,3	1,4	1,1	1,5	1,4
7. А х Ст	1,0	2,1**	3,4*	2,0*	1,6	1,4	X	1,0	1,0	1,1	1,4	1,2	1,1
8. [С х (А х (А х К))]	2,1**	1,0	1,6	1,1	1,4	1,5	2,1*	X	1,1	1,1	1,4	1,2	1,1
9. (Р х С) х (Р х С)	1,8*	1,1	1,8	1,1	1,2	1,3	1,9*	1,1	X	1,1	1,5	1,2	1,1
10. (Р х С) х А	2,6***	1,3	1,3	1,4	1,8*	2,0*	2,7***	1,3	1,5	X	1,6	1,1	1,0
11. Ст х К	1,7	1,1	1,9	1,1	1,2	1,3	1,8	1,2	1,0	1,5	X	1,7	1,6
12. [Ст х (А х (А х К))]	1,7	1,2	1,9	1,1	1,2	1,3	1,8*	1,2	1,1	1,5	1,0	X	1,1
13. К х Ст	1,7*	1,2	2,0	1,1	1,1	1,2	1,7*	1,2	1,1	1,6*	1,1	1,0	X

* Вероятность 0,95.

** Вероятность 0,99.

*** Вероятность 0,999.

Так как флюктуирующая асимметрия является показателем стабильности развития и отражает условия, в которых проходило эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие (Захаров, 1987), мы можем констатировать, что для амурского осетра и гибридов Ст х К, Ст х А условия эмбрионального и раннего постэмбрионального развития не были оптимальными. Напротив, условия развития для стерляди и гибридов (Р х С) х А, [Ст х (А х (А х К))] и К х Ст соответствовали высокой стабильности развития.

Картина кластеризации исследованных выборок осетровых рыб и их гибридов по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу боковых и брюшных жучек демонстрирует разбиение на 4 кластера, из которых в первый входят сибирский осетр и все гибриды с его участием, кроме одного, стерлядь и гибрид амурского осетра со стерлядью. К нему примыкает кластер из гибридов (Р х С) х А, [Ст х(А х (А х К))] и К х Ст. Обособленно располагается кластер из амурского осетра и гибрида Ст х К и примкнувший к нему кластер Ст х А. Таким образом, в отличие от сибирского осетра, стерлядь объединяется только с одним своим гибридом, а амурский осетр “изолирован” от своих гибридов (рис. 1).

Минимальный коэффициент вариации по числу боковых жучек в исследованных выборках осетровых и их гибридов был у гибридов стерляди и калу-

Таблица 4
Флюктуирующая асимметрия некоторых признаков у сибирского осетра
Table 4
Fluctuating asymmetry of some signs for siberian sturgeon

Выборка	N, экз.	Дисперсия флюктуирующей асимметрии	
		SL	SV
Обь (нижнее течение)	13	7,1	1,64
Енисей, среднее течение	88	2,24	0,98
Лена, дельта	260	4,95	0,74
Индигирка	293	4,94	0,95
Колыма	191	4,84	0,91
Лена, среднее течение	67	3,72	0,84
Конаковский ПЭО ВНИИПРХ	75	5,42	0,92
Нарвский рыболовный завод	41	9,33	1,21
Лучегорская НИС ТИНРО-центра	100	4,49	0,98

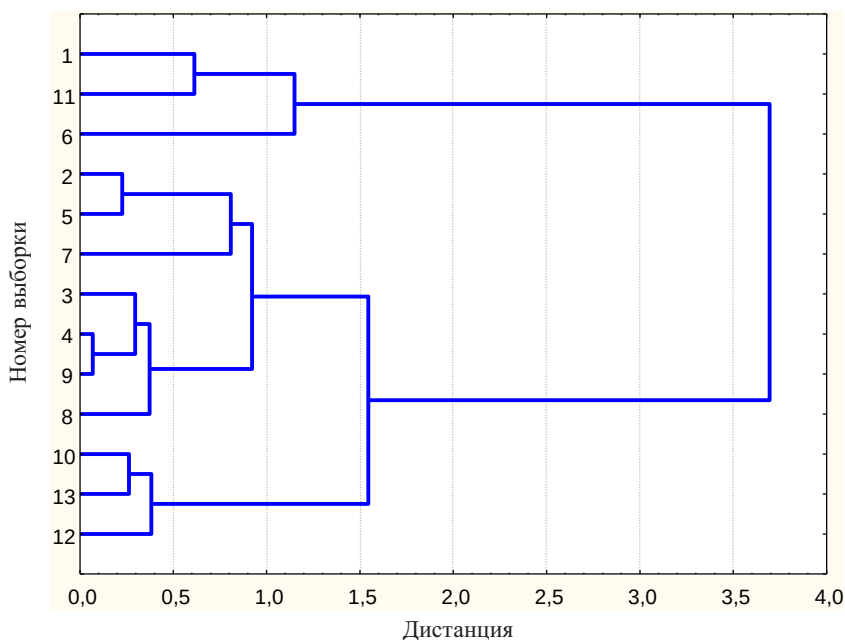


Рис. 1. Дендрограмма сходства выборок некоторых осетровых рыб и их гибридов по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу боковых и брюшных жучек: 1 — амурский; 2 — сибирский (ленская популяция); 3 — стерлядь; 4 — C x A; 5 — A x C; 6 — Ст x A; 7 — A x Ст; 8 — [C x (A x (A x K))]; 9 — (P x C) x (P x C); 10 — (P x C) x A; 11 — Ст x K; 12 — [Ст x (A x (A x K))]; 13 — K x Ст

Fig. 1. Dendrogram of samples similarity for certain sturgeon species and hybrids by dispersion of fluctuating asymmetry of lateral and abdominal scutes number: 1 — amur sturgeon (A); 2 — siberian sturgeon (population of the Lena) (C); 3 — sterlet (Ст); 4 — hybrid C x A; 5 — hybrid A x C; 6 — hybrid Ст x A; 7 — hybrid A x Ст; 8 — hybrid [C x (A x (A x K))]; 9 — hybrid (P x C) x (P x C); 10 — hybrid (P x C) x A; 11 — hybrid Ст x K; 12 — hybrid [Ст x (A x (A x K))]; 13 — hybrid K x Ст

ги, амурского осетра и стерляди, а максимальный — у стерляди, амурского осетра и простых гибридов, где последний присутствовал в качестве отцовского вида. Сибирский осетр занимал промежуточное положение по величине коэффициента вариации по числу боковых жучек (табл. 5).

Колебания коэффициента вариации по числу брюшных жучек у осетровых и их гибридов были небольшими — от 7,84 ((P x C) x A) до 10,66 (Ст, Ст x A); немного меньше величина этого показателя была у амурского осетра. Сибирский

Таблица 5

Коэффициент вариации (CV), средние (M ± m) (над чертой)
и колебания значений признаков (под чертой) у некоторых осетровых рыб
и их гибридов

Table 5

Variation factor (CV), mean value (M ± m, above the line),
and fluctuations of signs values (below the line) for sturgeon species and hybrids

Вид или гибрид	CV		Σ CV SL + SV	M ± m		
	SL	SV		SL	SV	SD
1. А	9,08	10,24	19,32	<u>36,44±0,33</u> 29–42	<u>8,01±0,08</u> 6–10	<u>12,74±0,13</u> 11–14
2. С	6,98	9,33	16,31	<u>44,82±0,22</u> 37–52	<u>10,18±0,07</u> 8–13	<u>14,49±0,08</u> 12–16
3. Ст	9,04	10,66	19,70	<u>58,55±0,33</u> 56–61	<u>12,30±0,30</u> 9–14	<u>12,80±0,36</u> 11–15
4. С х А	9,18	9,48	18,66	<u>40,32±0,37</u> 33–50	<u>9,39±0,09</u> 8–12	<u>13,59±0,12</u> 12–16
5. А х С	8,16	9,03	17,19	<u>41,42±0,42</u> 35–50	<u>10,08±0,11</u> 8–12	<u>13,72±0,21</u> 12–16
6. Ст х А	9,04	10,66	19,70	<u>37,37±0,44</u> 33–46	<u>8,63±0,12</u> 7–10	<u>11,83±0,14</u> 11–14
7. А х Ст	5,87	8,70	14,57	<u>41,60±0,32</u> 37–48	<u>10,10±0,11</u> 8–12	<u>12,93±0,16</u> 11–15
8. [С х (А х (А х К))]	6,29	8,77	15,06	<u>41,64±0,29</u> 37–48	<u>8,89±0,09</u> 7–11	<u>12,38±0,13</u> 11–14
9. (Р х С) х (Р х С)	8,38	8,83	17,21	<u>40,46±0,33</u> 33–47	<u>9,40±0,08</u> 7–12	<u>13,46±0,17</u> 11–16
10. (Р х С) х А	6,80	7,84	14,64	<u>42,06±0,29</u> 35–49	<u>9,31±0,07</u> 8–11	<u>13,84±0,11</u> 12–16
11. Ст х К	5,68	7,98	13,66	<u>44,35±0,56</u> 41–49	<u>9,90±0,18</u> 9–12	<u>11,60±0,16</u> 11–12
12. [Ст х (А х (А х К))]	7,13	8,70	15,83	<u>42,23±0,39</u> 36–51	<u>9,20±0,10</u> 7–11	<u>11,93±0,16</u> 10–13
13. К х Ст	6,76	8,20	14,96	<u>40,97±0,23</u> 35–49	<u>10,73±0,07</u> 8–13	<u>11,99±0,11</u> 10–14

Примечание. Здесь и далее SD — число спинных жучек.

осетр и большая часть его гибридов занимали промежуточное положение по величине этого показателя (табл. 5).

Минимальная сумма коэффициентов вариации по числу боковых и брюшных жучек отмечена для гибрида Ст х К (13,66), а максимальная — для стерляди и ее гибрида с амурским осетром (по 19,70). Это обусловлено наименьшими значениями коэффициентов вариации по обоим признакам в первом случае и наибольшими — во втором. Сибирский осетр и по данному показателю занимал промежуточное положение (табл. 5).

Исследованные выборки осетровых рыб и их гибридов при кластеризации по коэффициенту вариации по числу боковых и брюшных жучек образуют 3 кластера. В наиболее многочисленный входит сибирский осетр с двумя сложными гибридами с его участием, а также большая часть гибридов с участием стерляди. Кластер из амурского осетра, стерляди и гибрида Ст х А вместе с кластером из гибридов С х А, А х С и (Р х С) х (Р х С) образуют отдельную группу (рис. 2). Здесь следует заметить, что большая часть гибридов стерляди и амурского осетра из-за низких значений коэффициентов вариации не объединяется со своими видами.

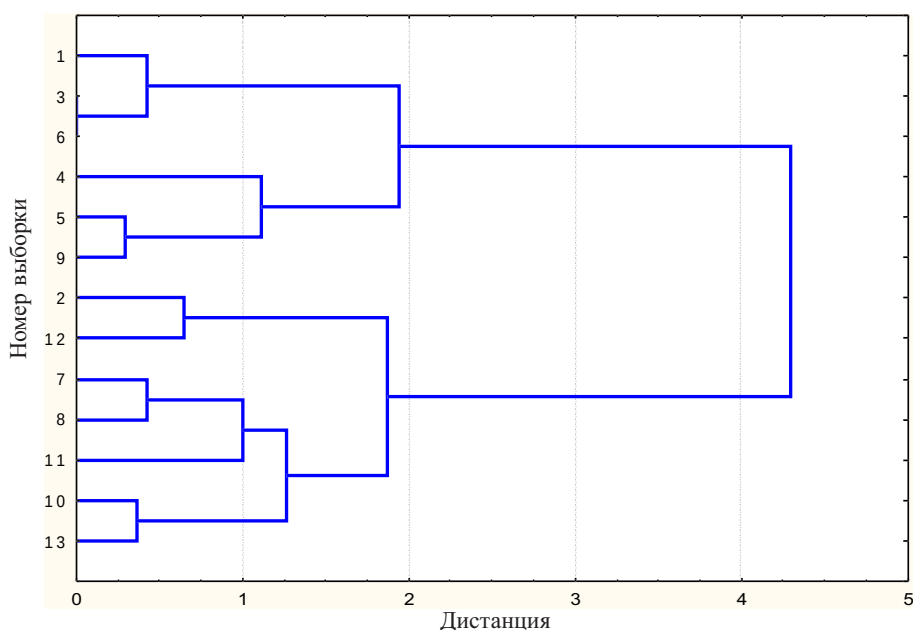


Рис. 2. Дендрограмма сходства выборок некоторых осетровых рыб и их гибридов по коэффициенту вариации по числу боковых и брюшных жучек (обозначения как на рис. 1)

Fig. 2. Dendrogram of samples similarity for certain sturgeon species and hybrids by variation factor of lateral and abdominal scutes number. Legend as Fig. 1

Кластеризация исследованных осетровых рыб и их гибридов по интегрирующим показателям изменчивости: сумме дисперсий флюктуирующей асимметрии по числу боковых и брюшных жучек и сумме коэффициентов вариации по числу боковых и брюшных жучек — демонстрирует деление на 5 кластеров, которые в свою очередь формируются в две группы. В одну группу входит многочисленный кластер из гибридов: $A \times C$, $[C \times (A \times (A \times K))]$, $(P \times C) \times A$, $[C \times (A \times (A \times K))]$, $K \times C$, кластер из сибирского осетра и гибридов $A \times C$, $(P \times C) \times (P \times C)$ и стоящий обособленно кластер гибрида $C \times K$. Вторая группа состоит из кластера амурский осетр и гибрид $C \times A$ и кластера стерлядь и гибрид $C \times A$. Для данного случая характерно, что в один кластер с сибирским осетром объединяются два его гибрида, с амурским осетром — один его гибрид, а со стерлядью — ни одного (рис. 3).

Чтобы ранжировать исследованные нами выборки осетров и их гибридов по обобщенному уровню изменчивости, расставим их, учитывая сумму мест, которые они заняли по величине суммы дисперсий флюктуирующей асимметрии и суммы коэффициентов вариации по обоим исследованным признакам. Тогда этот список будет выглядеть так (в скобках сумма мест): амурский осетр (4), гибрид $C \times A$ (4), стерлядь (11), гибриды $A \times C$ (11), $C \times A$ (12), сибирский осетр (13), далее следуют гибриды: $(P \times C) \times (P \times C)$ (14), $C \times K$ (15), $[C \times (A \times (A \times K))]$ (16), $A \times C$ (16), $[C \times (A \times (A \times K))]$ (21), $K \times C$ (21), $(P \times C) \times A$ (23). Таким образом, наибольшей обобщенной изменчивостью, по нашим данным, отличаются исследованные нами виды и простые гибриды, у которых отцом был амурский осетр, а также гибрид $A \times C$. Остальные простые и сложные гибриды демонстрируют невысокий уровень обобщенной изменчивости, что, вероятно, является результатом действия стабилизирующего отбора. При этом отсекаются крайние варианты, для которых характерна низкая стабильность развития и малая жизнеспособность.

Амплитуда колебаний числа боковых жучек в выборках осетровых рыб и их гибридов была различной и варьировала от 5 у стерляди до 17 у гибрида $C \times A$.

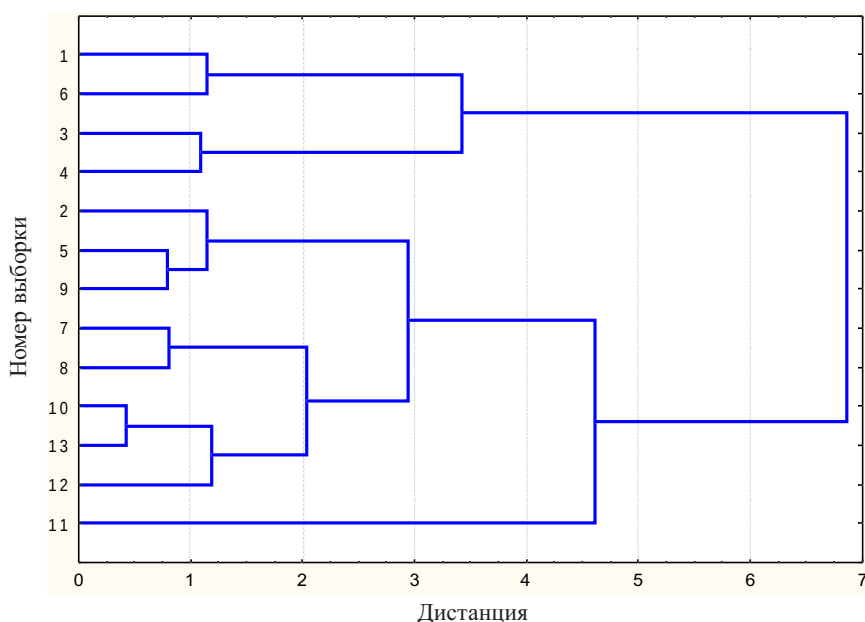


Рис. 3. Дендрограмма сходства выборок некоторых осетровых рыб и их гибридов по сумме дисперсий флюктуирующей асимметрии и сумме коэффициентов вариации по числу боковых и брюшных жучек (обозначения как на рис. 1)

Fig. 3. Dendrogram samples similarity for certain sturgeon species and hybrids by sum of dispersions of fluctuating asymmetry and sum of variation factors of lateral and abdominal scutes number. Legend as Fig. 1

Средние значения числа боковых жучек у этих рыб по нашим материалам колебались от 36,44 — амурский осетр — до 58,55 — стерлядь (табл. 5). По средним значениям числа боковых жучек стерлядь достоверно отличалась от всех выборок ($P > 0,01$), амурский и сибирский осетры, а также гибриды Ст х А и Ст х К — от 11 выборок, а гибрид А х С отличался от 6 выборок (табл. 6).

Диапазон варьирования числа брюшных жучек у осетровых рыб и их гибридов также был неодинаков и колебался от 3 до 5. Средние значения числа брюшных жучек у этих рыб по нашим материалам варьировали от 8,01 — амурский осетр — до 12,30 — стерлядь (табл. 5). Уровень различий между выборками осетровых рыб и их гибридов по средним значениям числа брюшных жучек был заметно выше, чем по числу боковых жучек. Амурский осетр, стерлядь и гибрид К х Ст достоверно отличались от всех выборок ($P > 0,01$), гибриды Ст х А и [С х (А х (А х К))] — от 11 выборок, а сибирский осетр и остальные гибриды от 9 выборок (табл. 6).

Амплитуда колебаний числа спинных жучек в выборках осетровых рыб и их гибридов также была различной. Она варьировала от 1 у гибрида Ст х К до 5 у гибрида (Р х С) х (Р х С). Средние значения числа спинных жучек у этих рыб по нашим материалам колебались от 11,60 — гибрид Ст х К — до 14,49 — сибирский осетр (см. табл. 5). Уровень различий между выборками осетровых рыб и их гибридов по средним значениям числа спинных жучек был довольно высок. Сибирский осетр достоверно отличался от всех выборок ($P > 0,01$), 5 выборок гибридов — от 10 выборок, а амурский осетр и стерлядь — только от 8 выборок (табл. 7).

При кластеризации по средним значениям боковых, брюшных и спинных жучек исследованные выборки осетровых рыб и их гибридов объединяются в 7 кластеров, которые в свою очередь образуют три группы. В самую большую входит кластер гибрида К х Ст, кластер из гибридов С х А, А х С, А х Ст, (Р х С) х (Р х С), (Р х С) х А, кластер из гибридов [С х (А х (А х К))], [Ст х (А х (А х К))];

Сравнение осетров и их гибридов по средним значениям признаков с использованием критерия Стьюдента

Таблица 6

Table 6

Вид или гибрид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
		SV												
1.	A	X	20,4***	13,8***	11,5***	15,2***	4,3***	15,4***	7,3***	12,3***	12,2***	9,6***	9,3***	25,6***
2.	C	21,1***	X	6,9***	6,9***	0,8	11,2***	0,6	11,3***	7,3***	8,8***	1,4	8,0***	5,6***
3.	Ст	47,4***	34,6***	X	9,3***	6,9***	11,4***	6,9***	10,9***	9,3***	9,7***	6,9***	9,8***	5,1***
4.	C x A	7,8***	10,5***	36,8***	X	4,9***	5,1***	5,0***	3,9***	0,1	0,7	2,5*	1,4	11,8***
5.	A x C	17,5***	7,2***	32,1***	2,0*	X	8,9***	0,1	8,4***	5,2***	5,9***	0,9	5,9***	15,1***
6.	Ст x A	1,7	15,1***	38,5***	5,1***	6,7***	X	9,0***	1,7	5,3***	4,9***	5,9***	3,6***	15,1***
7.	A x Ст	11,2***	8,3***	36,9***	2,6**	0,3	7,8***	X	8,5***	5,1***	6,1***	0,9	6,1***	4,8***
8.	[C x (A x (A x K))]	11,8***	8,7***	38,5***	2,8**	0,4	8,1***	0,1	X	4,2***	3,7***	5,0***	2,3*	16,1***
9.	(P x C) x (P x C)	8,6***	11,0***	38,8***	0,3	1,8	5,6***	2,5*	2,7**	X	0,8	2,5*	1,6	12,5***
10.	(P x C) x A	12,8***	7,6***	37,5***	3,7***	1,3	8,9***	1,1	1,0	3,6***	X	3,1**	0,9	14,3***
11.	Ст x K	12,2***	0,8	21,8***	6,0***	4,2***	9,8***	4,3***	4,3***	6,0***	3,6***	X	3,4**	4,3***
12.	[Ст x (A x (A x K))]	11,3***	5,8***	31,9***	3,6***	1,4	8,3***	1,2	1,2	3,5***	0,3	3,1**	X	12,5***
13.	K x Ст	11,3***	12,1***	43,7***	1,5	0,9	7,3***	1,6	1,8	1,2	2,9**	5,6***	2,8**	X

* Вероятность 0,95.

** Вероятность 0,99.

*** Вероятность 0,999.

Comparison of sturgeon species and hybrids by mean number of dorsal scutes, using Student criterion

Вид или гибрид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. А	X											
2. С	11,46***	X										
3. Ст	0,15	4,58***	X									
4. С х А	4,80***	6,24***		X								
5. А х С	0,08	3,43***	2,21*		X							
6. Ст х А	4,76***	16,5***	2,51*	9,54***		X						
7. А х Ст	0,92	8,72***	0,33	3,30**	2,99**	5,17***	X					
8. [С х (А х (А х К))]	1,47	13,8***	1,10	6,84***	5,43***	2,88**	2,67**	X				
9. (Р х С) х (Р х С)	3,36***	5,48***	1,66	0,62	0,96	7,40***	2,27*		X			
10. (Р х С) х А	6,46***	4,78***	2,76**	1,54	0,51	11,29***	4,69***	7,52***	1,88	X		
11. Ст х К	5,53***	16,2***	3,05**	9,95***	8,03***	1,08	5,88***	3,78***	7,97***	11,54***	X	
12. [Ст х (А х (А х К))]	3,93***	14,3***	2,21*	8,30***	6,78***	0,47	4,42***	2,18*	6,55***	9,84***	1,46	X
13. К х Ст	4,40***	18,4***	2,15*	9,83***	7,37***	0,90	4,84***	2,29*	7,26***	11,89***	2,01*	0,31

* Вероятность 0,95.

** Вероятность 0,99.

*** Вероятность 0,999.

другую группу образует кластер Ст х К и кластер выборки сибирского осетра, а также кластер из амурского осетра и гибрида Ст х А. Кластер стерляди значительно дистанцируется от всех остальных, что обусловлено максимальными значениями ее средних по числу боковых и брюшных жучек. Интересным представляется факт “изоляции” видов от своих гибридов, что особенно резко проявляется в отношении стерляди и сибирского осетра (рис. 4).

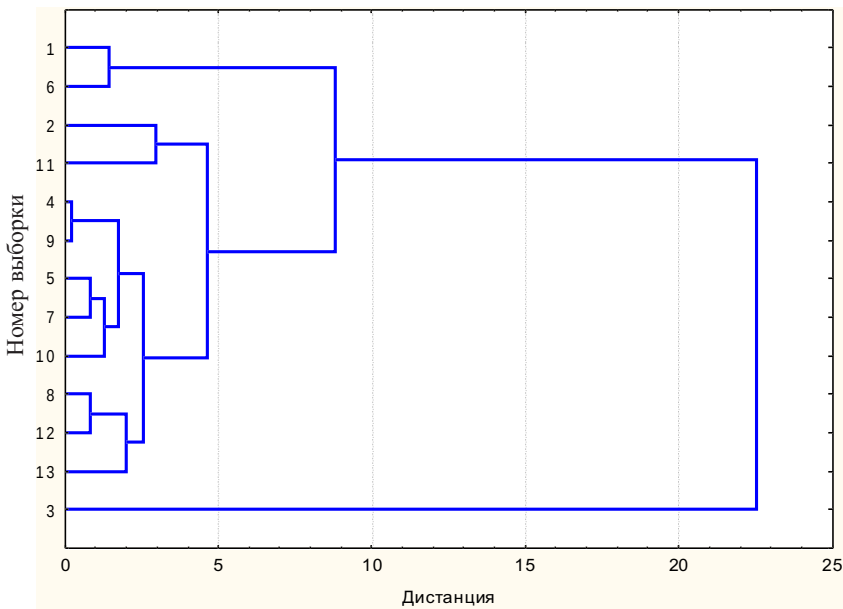


Рис. 4. Дендрограмма сходства выборок некоторых осетровых рыб и их гибридов по средним значениям числа боковых, брюшных и спинных жучек (обозначения как на рис. 1)

Fig. 4. Dendrogram of samples similarity for certain sturgeon species and hybrids by mean number of lateral, abdominal and dorsal scutes. Legend as Fig. 1

Заклучение

Проведенное исследование показало довольно высокий уровень морфологической изменчивости исследованных осетровых рыб и их гибридов по числу жучек. Это подтверждается как значительной долей асимметричных рыб в выборках, так и большими значениями дисперсии флюктуирующей асимметрии, особенно по числу брюшных жучек. Дисперсия флюктуирующей асимметрии этих признаков у амурского осетра была больше таковой у большинства гибридов, что противоречит сложившемуся мнению о более высоком уровне флюктуирующей асимметрии у гибридов по сравнению с видами. Сибирский осетр из наших материалов по дисперсии флюктуирующей асимметрии по числу жучек занимает промежуточное положение среди выборок сибирского осетра из других рыбоводных хозяйств и природных популяций. Наибольшие значения коэффициентов вариации по числу жучек отмечались у стерляди, амурского осетра и некоторых простых гибридов. Исследованные нами виды осетровых рыб отличаются наибольшей обобщенной изменчивостью (флюктуирующая асимметрия и коэффициент вариации) по сравнению с большинством гибридов. Ведущую роль в данном явлении, вероятно, играет стабилизирующий отбор. Амплитуда колебаний числа боковых жучек в выборках была значительной, а брюшных и спинных — намного меньше. При кластеризации по средним значениям жучек исследованные выборки объединяются в 7 кластеров, которые в свою очередь образуют три группы. В самую объемную входит большинство гибридов; в другой выборке объединяются кластеры сибирского и амурского осетров. Кластер стерляди значи-

тельно дистанцируется от всех остальных, что обусловлено максимальными значениями ее средних по числу боковых и брюшных жучек. Таким образом, можно отметить факт “изоляции” видов от своих гибридов, что особенно выражено у стерляди и сибирского осетра.

Список литературы

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход) : монография. — М. : Наука, 1987. — 216 с.

Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. — 2001. — Т. 32, № 6. — С. 404–421.

Захаров В.М., Кларк Д.М. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. — М. : Моск. отд. Международ. фонда “Биотест”, 1993. — 68 с.

Крылова В.Д., Соколов Л.И. Морфологические исследования осетровых рыб и их гибридов : методические рекомендации. — М. : ВНИРО, 1981. — 49 с.

Плохинский Н.А. Биометрия : монография.. — М. : МГУ, 1970. — 367 с

Пономарев А.К. Биомониторинг по флуктуирующей асимметрии // Водные экосистемы и организмы. — М. : МАКСпресс, 2000. — С. 66–67.

Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 328–335.

Graham J., Freeman D.C., Emlen J. Antisymmetry, directional asymmetry and dynamic morphogenesis // *Genetica*. — 1993. — Vol. 89, № 1–3. — P. 121–137.

Mather K. Genetical control of stability in development // *Heredity*. — 1953. — Vol. 7, pt 3. — P. 297–336.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1986. — № 17. — P. 391–421.

Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // *Heredity*. — 1992. — № 68. — P. 361–364.

Simpson G.G. Tempo and mode in evolution. — N.Y., 1944. — 234 p.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. — N.Y.: Freeman and Co., 1981. — 859 p.

Waddington C.H. Organisers and genes. — Cambridge : Univ. Press, 1940. — 240 p.

Поступила в редакцию 27.12.10 г.