

УДК 597.553.1+597—219

К АНАЛИЗУ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ САЛАКИ

Р. Ф. ФЕДЯХИНА

Единого мнения о природе расовых различий сельди нет. Наряду с мнением о генотипической природе различий между весенне- и осенненерестующей расами салаки (Батальянц, 1965; Раннак, 1970 и др.) существует мнение о фенотипической природе наблюдаемых различий между указанными расами, обусловленных воздействием экологических факторов (Кривобок и Тарковская, 1960; Чепурнов, 1963, 1967; Анохина, 1969).

Сложность внутривидовой структуры сельди, в частности ее подвида — салаки Балтийского моря (*Clupea harengus membras* L.), обусловленная разнообразием экологических условий обитания, делает этот вид удобным объектом для исследования внутривидовой структуры, а также для опробования той или иной методики. Мы попытались применить реакцию взаимодействия сыворотки крови с йодным раствором Люголя (Новиков, 1963). Эта методика общедоступна, что позволяет пользоваться ею в полевых условиях.

Ранее на других объектах (некоторые виды рыб Патагонского шельфа, пресноводные виды рыб Куршского залива Балтийского моря, ряд видов рыб Северо-Восточной Атлантики) была показана видоспецифичность этой пробы, независимость ее от пола, размера и веса рыбы, от стадии зрелости половых желез и таких показателей, как степень наполнения желудка и ожирения внутренностей. Вместе с тем была показана географическая изменчивость характера реакции (на примере ставриды и скумбрии Северо-Восточной Атлантики), установлена зависимость реакции от белкового состава крови, в частности от соотношения альбуминовой и γ -глобулиновой фракции.

В связи с тем, что цель работы — выяснить возможность использования йодной реакции для выявления и характеристики различных экологических группировок салаки, рыб для исследования брали произвольно из различных районов Балтийского моря. Эксперименты проводили в 1970 г. в мае—июне (нерестовый период) в Вислинском и Рижском заливах, в июне—июле — в районе Штольпенского желоба ($55^{\circ}12' - 55^{\circ}17'$ с.ш. и $16^{\circ}33' - 17^{\circ}06'$ в.д.) и в начале октября — в районе западнее островов Сааремаа и Хийумаа ($58^{\circ}31' - 58^{\circ}45'$ с.ш. и $21^{\circ}00' - 21^{\circ}45'$ в.д.). В период исследований в районах Штольпенского желоба и западнее островов Сааремаа и Хийумаа плотных скоплений салаки не было, промысловые суда вылавливали ее в качестве прилова (около 10%) к кильке.

Биологическая характеристика исследуемых проб салаки представлена в табл. 1—3, где средний балл степени наполнения желудка и ожирения внутренностей рассчитывали делением общей суммы бал-

дов на число рыб в выборке. На рисунке представлены размерные характеристики каждой выборки и результаты анализа проб при помощи йодной реакции.

Таблица 1
Некоторые биологические показатели салаки, исследованной в Вислинском и Рижском заливах Балтийского моря (май — июнь 1970 г.)

Число исследованных рыб		Степень наполнения желудка	Степень ожирения внутренних органов	Количество рыб (в %) по стадиям зрелости			
самки	самцы			2,2—3	3,3—4	4—5,5	6—2
Вислинский залив							
56	52	0	0	6,5	—	93,5	—
34	30	0	0	—	—	22,0	78,0
30	35	0,5	0	—	—	59,5	40,5
Рижский залив							
47	49	0	0	3,9	6,7	86,5	2,9
61	46	0	0	5,4	10,2	68,0	16,4

Таблица 2
Некоторые биологические показатели салаки, исследованной в районе Штольпенского желоба Балтийского моря (26 июня — 7 июля 1970 г.)

Координаты выборки тралов, с. ш. — в. д.	Число исследованных рыб	Степень наполнения желудков, баллы	Степень ожирения внутренних органов, баллы	Количество рыб (в %) по стадиям зрелости		
				2	2—3	3,3—4
55°16'—16°58'	12	0,7	1,4	31,6	36,8	21,2
	7	0,3	2,0			
55°17'—17°06'	15	0,3	1,2	75,5	—	24,5
	22	0,4	1,2			
55°17'—16°53'	16	0	3,2	92,5	7,5	—
	24	0	3,5			
55°15'—16°49'	33	0,1	1,3	69,0	—	31,0
	32	0,1	1,2			
55°16'—16°53'	46	0	2,2	87,5	—	12,5
	43	0	1,5			
55°12'—16°33'	27	1,0	2,0	77,0	5,2	17,8
	30	0,6	1,8			
55°17'—16°39'	30	0	2,3	80,0	—	20,0
	25	0	2,0			
55°17'—16°38'	16	0	1,6	70,0	—	30,0
	14	0	1,8			
55°16'—16°55'	42	0,4	1,7	76,0	—	24,0
	24	0,3	1,3			
В целом по району	237	0,22	1,8	76,0	3,3	20,7
	221					

Примечание. Числитель — самки, знаменатель — самцы.

Как видно из приведенных данных, наиболее мелкая салака обитает в Рижском заливе, в остальных трех районах сильных различий в модальных размерах исследованных рыб не наблюдалось, но наиболее крупные особи (до 28 см) встречались в районе Штольпенского желоба. Нерестовая салака в Вислинском и Рижском заливах не питалась и не имела жира на внутренностях. Салака в районах Штольпенского желоба и западное о-вов Сааремаа и Хийумаа имела сравнительно большое содержание жира на внутренностях (соответственно 1,8 и 1,7).

Таблица 3

Некоторые биологические показатели салаки, исследованной в районе Балтийского моря западные островов Сааремаа и Хийумаа (октябрь 1970 г.)

Координаты выборки тралов, с. ш. — в. д.	Число исследованных рыб	Степень наполнения желудков	Степень ожирения внутренностей	Количество рыб (в %) по стадиям зрелости		
				2	2—3	3,3—4
58°40'—21°38'	$\frac{49}{41}$	0	2,1	45,5	9,0	45,5
58°31'—21°00'	$\frac{45}{45}$	1,0	1,5	56,6	2,2	41,2
58°45'—21°22'	$\frac{49}{41}$	0,1	1,5	50,0	14,4	35,6
58°40'—21°25'	$\frac{42}{45}$	0,3	1,6	52,2	7,8	40,0
58°44'—20°45'	$\frac{52}{39}$	0,1	1,7	54,5	17,8	27,7
В целом по району	$\frac{237}{214}$	0,3	1,7	51,5	10,7	37,8

Примечание. Числитель — самки, знаменатель — самцы.

Результаты йодной пробы показывают, что наиболее высокий процент положительных реакций (87—100) отмечается в районе Вислинского залива, более низкий в районах Рижского залива (89—96) и западные островов Сааремаа и Хийумаа (78—89). Наибольшее разнообразие в характере реакций и наименьший процент положительных реакций (10,5—88) наблюдаются в районе Штольпенского желоба.

Предположив, что отрицательный фенотип обусловлен гомозиготным состоянием рецессивного гена, а положительный результат — либо гомозиготным состоянием доминантного гена (в случае резко выраженной положительной реакции), либо гетерозиготным состоянием, т. е. совокупностью доминантного и рецессивного аллеля (в случае слабо положительной и положительной реакции), мы проверили это предположение в соответствии с требованиями закона Харди-Вейнберга по двухаллельной системе (Тихонов, 1965). Результаты анализа для каждой из исследованных проб салаки представлены на рисунке.

Среди исследованных салак оказались как сбалансированные по частоте генотипов, и следовательно, отвечающие закону моногибридного расщепления признака $(A+a)^2$ в панмиктической популяции, так и не отвечающие этому правилу. В случае генотипически равновесных выборок критерий соответствия χ^2 (хи-квадрат) фактического количества фенотипов теоретически ожидаемому количеству по каждому из рассматриваемых классов (AA, Aa, aa) не превышает минимального

допустимого значения (3,841), при котором отбрасывается гипотеза о наличии генетического равновесия (при 95%-ном уровне вероятности). В случае генотипически несбалансированных выборок критерий χ^2 выше этого допустимого значения.

Из трех салак, взятых в Вислинском заливе, две обследованные в мае, оказались генотипически сбалансированными (критерий χ^2 равен, соответственно, 0,583 и 0,754), и можно считать, что популяции салаки, из которых взяты эти пробы, находятся в генетическом равновесии по рассматриваемому нами признаку — характеру взаимодействия сыворотки крови с йодным раствором Люголя. В то же время подтверждается гипотеза о двухаллельном генном контроле этого признака. Группировка салаки, обследованная в Вислинском заливе в июне, оказывается генотипически несбалансированной (χ^2 равен 9,713).

В Рижском заливе ни одна из двух исследованных проб салаки не является равновесной по частоте генотипов. В районе Штольпенского желоба равновесными оказываются четыре из девяти обследованных выборок салаки, в районе западные островов Сааремаа и Хийумаа — четыре из пяти. Из четырех обследованных экологических группировок салаки Балтийского моря генотипически сбалансированной оказывается лишь группировка в районе западные островов Сааремаа и Хийумаа со средней частотой рецессивного аллеля, равной $0,387 \pm 0,054$.

В связи с тем что в пределах каждой группировки салаки были обнаружены особи с различной стадией зрелости половых желез, можно полагать, что наблюдаемая разнокачественность исследуемых проб обусловлена именно этим смещением рыб с разной степенью зрелости гонад. Для проверки этого предположения мы разделили рыб в пределах каждой из четырех обследованных выборок салаки по стадиям зрелости и анализировали каждую из групп рыб (табл. 4).

Таблица 4

Проверка генетического равновесия и двухаллельности системы генного контроля исследуемого признака у группировок салаки с различными стадиями зрелости

№ пробы	Стадия зрелости	Число рыб	Частота рецессивного аллеля	$\pm m$	χ^2	
Вислинский залив						
1	5	108	0,069	0,019	0,583	
2	6—2,5	62	0,024	0,011	0,754	2,05
3	6—2	25	0,120	0,053	2,217	1,82
3	5	38	0,275	0,070	7,6	
Рижский залив						
1	4—5,5	41	0,060	0,027	1,518	
1	менее 15 см					
1	4—5,5	54	0,176	0,045	4,594	
	более 15 см					
2	6—2	10	0,050	0,052	0,253	
2	3,3—4	17	0,088	0,052	1,169	0,5
2	4—5,5	86	0,192	0,036	67,87	1,6
2	2,2—3	14	0,357	0,135	6,58	

№ проб	Стадия зрелости	Число рыб	Частота рецессивного аллеля	$\pm m$	χ^2	
Общая выборка	Район Штольпенского желоба					
	3	236	0,494	0,042	40,2	
	2—3	18	0,667	0,112	10,125	1,44
	3,3—4	58	0,456	0,082	18,66	1,51
	Район западнее о-вов Сааремаа и Хийумаа					
	2	230	0,415	0,052	1,334	
	2—3	49	0,388	0,087	0,963	0,025
	3,3—4	170	0,347	0,042	0,029	0,042

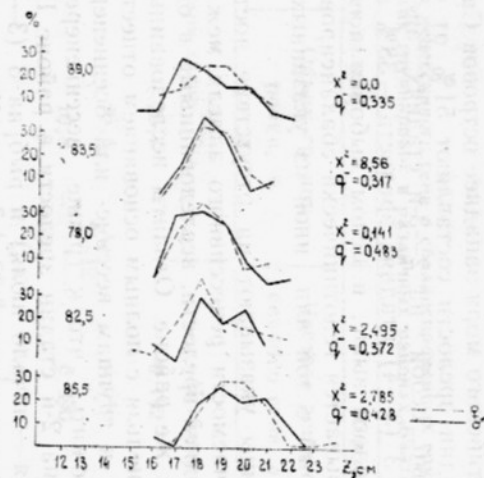
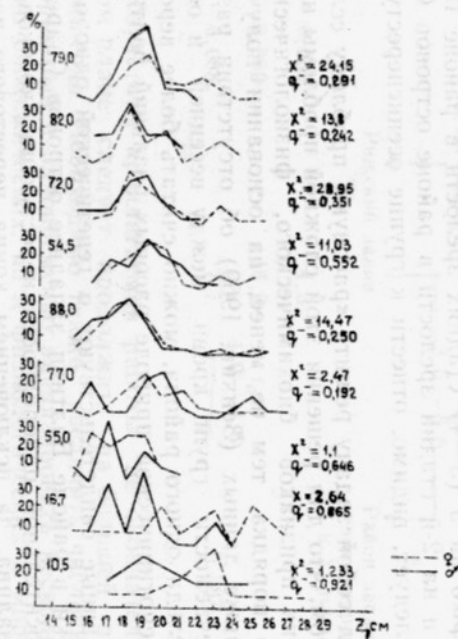
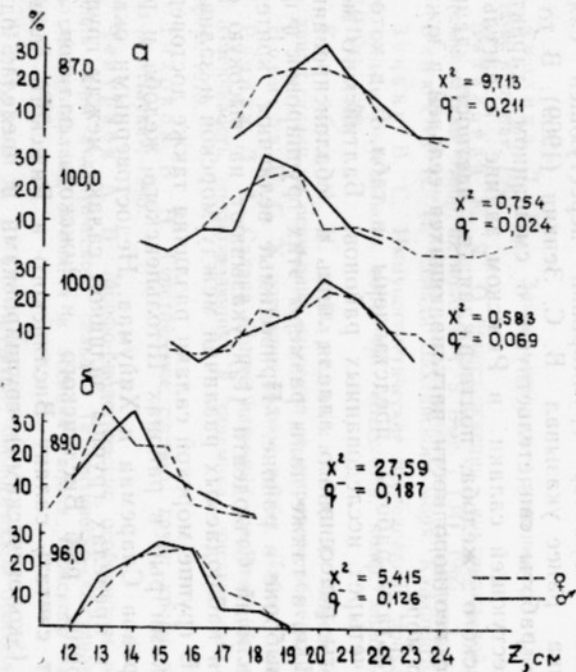
В Вислинском заливе салака первой пробы была на 5-й стадии зрелости и, как указывалось выше, была генотипически сбалансированной. Большинство (81%) салаки второй пробы находилось на 6—2-й стадии зрелости, небольшая часть рыб на 4—5 и 5-й стадиях зрелости, что не отразилось на сбалансированности пробы. По сообщению Л. С. Шапиро*, одновременно с нами проводившей морфологический анализ салаки, эти пробы были сравнительно однородными не только по размеру и стадии зрелости, но и по возрасту составлявших их особей. Так, основную массу (96%) первой пробы салаки составляли рыбы двух- и трехлетнего возраста с модальными размерами, соответственно, 14,5—15,5 и 17—18,5 см и с преобладанием 5-й стадии зрелости (80%). Основную массу (98%) второй пробы также составляли двух- и трехлетние особи с модальными размерами 15—16,8 и 17—18,8 см соответственно, но с преобладанием 6—2-й стадии зрелости (81%). Таким образом, однородность пробы по биологическим показателям рыб связана и с ее сбалансированностью по частоте генотипов.

В третьей пробе, обследованной в Вислинском заливе в июне, генотипически сбалансированной оказывается лишь совокупность рыб на 6—2-й стадии зрелости (40%), салака с текучими половыми продуктами сбалансированной совокупности не образует.

В Рижском заливе из первой пробы, состоящей из рыб, находящихся на 4—5 и 5 стадиях зрелости, можно выделить генотипически сбалансированную группу особей размером менее 15 см (43% от общего количества рыб). Во второй пробе сбалансированными оказываются группы рыб на 6—2 и 3, 3—4 стадиях зрелости, составляющие соответственно 8 и 13,5% от общего количества рыб в пробе. Особи на 4—5, 5 и 2, 2—3 стадиях зрелости не образуют генотипически сбалансированных совокупностей.

В районе Штольпенского желоба совокупности рыб с определенной стадией зрелости — 2, 2—3 или 3 (3—4) — оказываются генотипически несбалансированными, если рассматривать в целом всю выборку рыб в этом районе. Однако те же группировки в пределах сбалансированных проб (например, пробы 1 и 2) оказываются также сбалансированными по соотношению генотипов.

* Автор пользуется случаем выразить признательность Л. С. Шапиро за полученную информацию.



Размерный состав (в %), процент положительных реакций (цифры слева) частота рецессивного гена (q^-) и критерий χ^2 для проб салаки:

а — исследованной в Вислинском; *б* — в Рижском заливах; *в* — в районе Штольненского желоба; *г* — в районе Балтийского моря западнее островов Сааремаа и Хийумаа.

В районе Балтийского моря западнее островов Сааремаа и Хийумаа рыбы на 2-й стадии зрелости составляют 51% от общего количества исследованных рыб, особи на 2—3-й стадиях зрелости составляют 11%, а особи на 3 (3—4) стадиях зрелости — 38% от общей выборки. Как уже указывалось выше, в целом выборка исследованных рыб в этом районе оказывается генотипически сбалансированной, так же как и совокупности рыб с той или иной из указанных стадий зрелости (см. табл. 4).

Данные таблицы указывают на отсутствие достоверных различий по частоте встречаемости рецессивного аллеля между совокупностями рыб с разной стадией зрелости, исследованными в одно и то же время и в одном и том же районе. Отолиты исследованных рыб не сравнивались, поэтому нельзя с полным основанием отнести особей с разной стадией зрелости к группам весенне- или осеннерестующей салаки. Можно предположить, что к группе весеннерестующих сельдей относятся рыбы на 2-й стадии зрелости в районе Штольпенского желоба (конец июня — начало июля) и рыб на 3 (3—4) стадиях зрелости в районе западнее островов Сааремаа и Хийумаа (октябрь 1970 г.). В свою очередь, рыб на 3 (3—4) стадиях зрелости в районе Штольпенского желоба и на 2-й стадии зрелости в районе островов Сааремаа и Хийумаа следует, видимо, отнести к группе осеннерестующих сельдей.

Не ставя перед собой задачу решить «расовую» проблему сельди и отдавая отчет о том, что для решения этой сложной проблемы необходим анализ многих признаков биохимического, физиологического и морфологического порядка, тем не менее, на основании полученных результатов, а также данных (Зенкин, 1969) об отсутствии различий по частоте встречаемости групп крови между весенней и осенней группировками сельди одного района, можно считать более вероятной точку зрения о фенотипической природе расовых различий балтийской сельди.

Полученные данные свидетельствуют о генетической однородности группировки салаки в районе Балтики западнее островов Сааремаа и Хийумаа, об относительной однородности нерестующих косяков салаки Вислинского залива, за исключением конца нерестового периода, когда на нерест в залив подходят, вероятно, особи из других популяций. На смешанный характер группировки нерестующей салаки Вислинского залива ранее указывал В. С. Зенкин (1969). В то же время результаты работы свидетельствуют о смешанном характере группировок нерестующей салаки в Рижском заливе и нагульной салаки Штольпенского желоба, подтверждая, в частности, данные (Бирюков, 1970) о неоднородности нагуливающих сельдей в южной части Балтийского моря.

Основные результаты работы представлены в табл. 5, в которой для каждого из четырех исследованных районов Балтийского моря приведены частоты рецессивного аллеля лишь в сбалансированных группировках салаки, а также даны размеры этих группировок в процентах к общей выборке в районе. Приводимые величины критерия достоверности различий Стьюдента (t_d) указывают на высокую степень достоверности наблюдаемых различий между морской и заливной формами салаки. В группе морской салаки различия также достоверны между группировками рыб в районах Штольпенского желоба и района западнее островов Сааремаа и Хийумаа. Недостоверными оказываются различия в пределах группы заливной салаки между группировками нерестующих рыб Вислинского и Рижского заливов. Эти данные позволяют считать салаку Вислинского и Рижского заливов фенотипическими (экологическими) группировками в пределах одной популяции заливной салаки.

Таблица 5

Частота рецессивного гена в сбалансированных группировках
и объем этих группировок в различных районах Балтийского моря

Заливная салака		Морская салака	
Частота рецессивного гена, q	Объем группировки, %	Частота рецессивного гена, q	Объем группировки, %
Вислинский залив		Штольпенский залив	
0,024	26,7	0,192	14,2
0,069	46,4	0,646	8,8
0,120	10,8	0,890	12,1
$t_d = 0,027-0,64$		$t_d = 3,7-5,3$	
Рижский залив		Район западнее о-вов Сааремаа и Хийумаа	
0,050	4,5		
0,060	18,6		
0,088	7,7	0,387	80-100
$t_d = 4,0-4,6$			

Результаты предлагаемой работы не окончательны. Исследования в этом плане следует продолжить на большей акватории и во все сезоны года. Необходимо также увеличить численность исследуемых выборок рыб и одновременно анализировать несколько показателей не только биохимических, но и физиологических и морфологических.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., Изд-во «Наука», 1969.
- Батальянц К. Я. О происхождении внутривидовой дифференциации балтийской салаки «Вопр. ихтиол.» Т. 5. Вып. 1 (34), 1965.
- Бирюков Н. П. Сельди Балтийского моря. Калининград. АтлантНИРО, 1970.
- Зенкин В. С. Иммуногенетические исследования популяций весенней и осенней сельди Балтийского моря. Сб. «Всесоюзн. конф. молодых ученых», Мурманск. ГИНРО, 1969.
- Кривобок М. Н. и Тарковская О. Н. Определение сроков нерестовых миграций салаки на основании изучения ее жирового обмена. Тр. ВНИРО. Т. 42, 1960.
- Новиков В. С. К методике йодной пробы. Лабор. дело. № 12, 1963.
- Раппак Л. А. Салака *Clupea harengus membras* (Биологические группировки, их изменчивость, микроэволюция и динамика численности). Автореф. докт. дисс. Тарту., 1970.
- Тихонов В. Н. Генетические системы групп крови животных. Новосибирск, Изд-во «Наука», 1965.
- Чепурнов А. В. Морфо-биологические особенности внутривидовых биологических форм атлантической сельди (атлантическо-скандинавская сельдь, морская балтийская салака, весенняя и осенняя салака Рижского залива), Автореф. канд. дисс. М., 1963.
- Чепурнов А. В. Об отсутствии биологической обособленности сезонных форм салаки Рижского залива. «Вопр. ихтиол.» Т. 7. Вып. 6, 1967.

ON THE ANALYSIS OF THE INTRASPECIFIC STRUCTURE
OF BALTIC HERRING
R. F. Fedyakhina

R. F. Fedyakhina

Summary

The genetic structure of the Baltic herring population has been studied using one of the biochemical methods of population genetics, namely a reaction of serum protein complex with Lugol's iodine solution.

It has been shown that the group of Baltic herring from the area west of the Saaremaa and Hiiumaa Islands reveals characters of an isolated population. The spawning groups of Baltic herring in the Gulfs of Riga and Finland and in the Stolpe Channel are of a mixed nature.