



На правах рукописи

Бу Куэт Тхань

**Изменчивость количественных признаков двух видов малоротых
корюшек *Hypomesus japonicus* и *H. nipponensis* (Teleostei: Osmeridae)
в популяциях взрослых особей в природе и у молоди в условиях
искусственного разведения**

03.02.06 – ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2018

Работа выполнена на Кафедре биоразнообразия и морских биоресурсов
Школы естественных наук Федерального государственного автономного
образовательного учреждения высшего образования
«Дальневосточный федеральный университет» (ДФУ)

Научный руководитель

Картавец Юрий Федорович,
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты:

Карпенко Владимир Илларионович,
доктор биологических наук, профессор,
профессор Кафедры «Водные биоресурсы, рыбо-
ловство и аквакультура» Федерального государст-
венного бюджетного образовательного учрежде-
ния высшего образования «Камчатский государ-
ственный технический университет»

Рыбникова Ирина Григорьевна,
кандидат биологических наук, доцент,
доцент Кафедры «Водные биоресурсы и аквакуль-
тура» Федерального государственного бюджетно-
го образовательного учреждения высшего образо-
вания «Дальневосточный государственный техни-
ческий рыбохозяйственный университет»

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное учреж-
дение науки «Институт морских биологических
исследований имени А.О. Ковалевского РАН»

Защита состоится 22 марта 2019 г. в 10 часов на заседании диссертационного сове-
та Д 005.008.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
«Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальне-
восточного отделения Российской академии наук по адресу: 690041, г. Владиво-
сток, ул. Пальчевского, 17, факс (423)2310900.

Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального госу-
дарственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр мор-
ской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской
академии наук:

<http://wwwimb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/soviet-d-005-008-02/45-vu-kuet-tkhan>

Автореферат разослан «___» _____ 2019 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В пределах семейства корюшковых рыб Osmeridae в настоящее время выделяют шесть родов, ареалы которых в основном находятся в северной части Тихого океана (Клюканов, 1970, 1975). Исследования морфологии малоротых корюшек подтвердили, что в прибрежье и реках Приморья обитают преимущественно два вида корюшек рода *Hypomesus*: морская малоротая корюшка *H. japonicus* и пресноводно-проходная корюшка, писуч *H. nipponensis* (Шедько, 2001; Ву, Картавцев, 2017). Морская малоротая корюшка распространена вдоль азиатского побережья Тихого океана от Чиннампо (Корея) до зал. Шелихова (Охотское море) и Карагинского залива (Беринговое море), включая воды Хонсю, Хоккайдо, Сахалина и Курильских островов. В Приморье *H. japonicus* обнаружена вдоль всего обследованного побережья, а пресноводно-проходная *H. nipponensis* населяет прибрежные озера и нижние участки рек с медленным течением. *H. nipponensis* распространяется на север по материковому побережью Японского моря до р. Серебрянка. До 90-х годов уловы разных видов корюшек в Приморье составляли от 3 до 8 тыс. т. Из них до 70% улова приходилось на эстуарно-прибрежные системы зал. Петра Великого Японского моря. Интенсивный промысел корюшек привел к тому, что в последние годы подходы в места промысла стали слабыми. Уловы рыб резко сократились, а их численность находится в крайне неустойчивом состоянии (Завертанова, 2008). Корюшки повсеместно используются как объекты промысла. Кроме того, корюшка *H. nipponensis* как кормовой объект хищных рыб, была вселена во многие озера Японии и акклиматизирована в озерах и водохранилищах США в Калифорнии (Hamada, 1961; Wales, 1962; McAllister, 1963). Однако вопросы биологии, экологии размножения и популяционной структуры видов изучены слабо (Гавренков, Платошина, 2003; Завертанова, 2008).

Биологические особенности видов и их популяций определяются популяционными генофондами, то есть, наследственной информацией, которая в процессе воспроизводства передается от родителей к потомкам и определяет важнейшие свойства организмов, включая рост, развитие (Алтухов, 2002, 2003) и морфотип или шире – фенотип. Наследуемость ряда количественных признаков известна (Кирпичников, 1987; Картавцев, 2009). Однако многие из них имеют сложную наследственную детерминацию и требуют уточнения в планируемых экспериментальных условиях для конкретных видов.

Все сказанное выше послужило основанием для проведения исследований по корюшковым рыбам, обитающим в приморских водах и их представления в данной диссертации. Для решения задач рационального использования и сохранения биологического разнообразия малоротых корюшек, необходимо дальнейшее исследование их биологии, в том числе многомерный морфологический анализ степени дифференциации видов и их популяций, что будет способствовать упрощению классификации особей, как для целей систематики, так и для уточнения внутривидовой структуры. Последние данные могут оказаться востребованными при искусственном разведении и лове этих ценных промысловых рыб.

Степень разработанности темы. Исторически в роде *Hypomesus* выделяли различное число видов. В исследованиях Берга (1932), в водах Приморья малоротые корюшки описаны одним видом – обыкновенная малоротая корюшка *H. olidus* (Pallas). Под данным названием Таранец (1934, 1936) смешивал два вида – *H. olidus* и *H. pretiosus* (Girard). Исходя из прошлых исследований, а также изучив остеологический материал, Клюканов (1966, 1970, 1975) нашел стабильные признаки, позволяющие разделить малоротых корюшек на 5 видов: *H. japonicus* и *H. nipponensis*, *H. pretiosus* из азиатских вод и *H. transpacificus* из вод побережья Северной Америки, а также *H. olidus*, распространенный как в Азии, так и Северной Америке. Наконец, недавно (Saruwatari et al., 1997) был описан шестой вид – курильская малоротая корюшка *H. chishimaensis* Saruwatari, Lopez et Pietsch, морфологически чрезвычайно близкая к японской малоротой корюшке *H. nipponensis* и замещающая последнюю на южных Курильских о-вах (о. Кунашир и о. Итуруп) (Saruwatari et al., 1997). Исследования по репродуктивной биологии рода *Hypomesus* известны (Завертанова, 2008; Гриценко, 2002; Гавренков, Платошина, 2003), но исследований по популяционной структуре видов не проводилось. Также не проводились исследования отолитов и индексов их формы для оценки различий видов, включая *H. japonicus* и *H. nipponensis*. Анализ биологии размножения, проводился неоднократно, в том числе при искусственном содержании, но в диссертации выполнено оригинальное исследование в специальной установке, предусматривающее возможность реализации факторных схем скрещивания и соответствующего анализа. Реализованная наследуемость широко используется в генетических и селекционных исследованиях, однако для морских малоротых корюшек такая информация отсутствует. Полученные данные будут способствовать лучшему пониманию значимости количественных признаков для систематики корюшковых и других рыб и найдут применение для искусственного разведения корюшек.

Цель и задачи работы

Целью работы является исследование изменчивости двух видов малоротой корюшки (*Hypomesus japonicus* и *Hypomesus nipponensis*) в популяциях взрослых особей в природе и у молоди в условиях искусственного разведения с применением многомерных методов анализа признаков внешней морфометрии тела и отолитов. Основные задачи:

1. Провести сравнительный анализ изменчивости морфологических признаков тела и формы отолитов как инструментов видовой идентификации и изучения популяционной организации малоротых корюшек.

2. Разработать и описать установку для содержания потомства корюшек, полученного посредством искусственного осеменения и выполнить эксперимент в соответствии со схемой скрещивания 2×2 для оценки развития и изменчивости молоди в контролируемых условиях содержания.

3. Провести учет численности и смертности потомства морской малоротой корюшки *H. japonicus* в экспериментальной установке. Охарактеризовать изменчивость пластических и меристических признаков потомства *H. japonicus* в экспериментальных условиях. Выяснить наследуемость призна-

ков внешней морфологии морской малоротой корюшки *H. japonicus* в ходе содержания в искусственных условиях.

Научная новизна. Впервые на основании многомерного подхода проведен анализ изменчивости морфометрических признаков и дивергенции популяций *H. japonicus* в Приморье. Оценены различия признаков внешней морфологии и отолитов *H. japonicus* и *H. nipponensis* из популяций Приморья.

Впервые для идентификации двух видов малоротых корюшек, *H. japonicus* и *H. nipponensis* использованы эллиптические вейвлет-преобразования (EWL), эллиптические дескрипторы Фурье (EFD) и основные параметры размера отолитов (BZP). Определена регрессионная зависимость между индексами морфологии отолитов и морфометрией особей. Этот анализ также позволяет идентифицировать популяции *H. japonicus* Приморья. Комбинированный анализ признаков внешней морфологии и формы отолитов, реализованный в работе является новым подходом, пригодным для повышения точности идентификации.

Разработанная установка для искусственного разведения рыб (далее для краткости – установка) предусматривает возможность реализации факторных схем скрещивания (в конкретной реализации – диаллельного 2×2, а также обеспечивает автоматический контроль трех средовых параметров при инкубации икры и содержании потомств (семей или линий) на стадиях личинок и молоди рыб.

Впервые установка для содержания оплодотворенной икры и личинок *H. japonicus* использована для исследовательских целей.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, из них 2 статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 5 глав, а также заключения, выводов и списка литературы, включающего 223 цитируемых работы, из них 111 на русском языке и 112 на английском языке. Диссертация изложена на 204 страницах печатного текста, иллюстрирована 36 рисунками и содержит 38 таблиц, 12 из которых представлены в приложении.

Практическая и теоретическая ценность работы. В представленной работе для идентификации использован морфологический подход с применением многомерных методов анализа признаков внешней морфометрии тела и отолитов. Анализ этих двух различных групп признаков, дает сходные выводы, обнаруживая существование четких различий между двумя исследованными видами – *H. japonicus* и *H. nipponensis*. Исследование, проведенное в северо-западной части Японского моря, дало представление о морфометрической дифференциации популяций морской малоротой корюшки *H. japonicus*, а также о степени морфологических отличий данного вида от писуча *H. nipponensis*. На основе полученных результатов доказано, что в исследованном регионе существуют, по меньшей мере, две обособленные группы популяций морской малоротой корюшки. При этом особей вида удастся идентифицировать с высокой точностью посредством различных мор-

фологических структур: пластических признаков традиционной морфометрии и морфологии отолитов на основе функциональных преобразований. Полученные данные могут быть востребованы для более рационального промысла этих видов, а также использованы при организации их искусственного разведения. Полученные результаты могут быть применены также для выяснения вклада различных особей и видов при анализе смешанных популяций. В сочетании с демографическим анализом и оценкой запасов различных популяций, возможно оперативное управление несколькими популяциями и реализации стратегии, которая поможет улучшить промысел и сохранение этого важного рыбного ресурса в Приморье.

Создана установка для разведения рыб, изучения их эмбрионального развития, анализа морфологической изменчивости в контролируемых условиях содержания, а также для многих других фундаментальных и прикладных целей (Картавцев и др., 2016). Данная установка предусматривает возможность реализации факторных схем скрещивания (в частности – диаллельного скрещивания 2×2), а также обеспечивает контроль трех параметров среды при инкубации икры и содержании личинок и молоди рыб, представляющих однородные потомства (семьи или линии). Используемая установка имеет большое значение в исследовательской работе на рыбах. Она позволяет контролировать параметры среды и организовать факторный анализ с оценкой влияния родителей на потомство, невозможные в других системах и в природе. Кроме научных результатов, в перспективе будут получены, безусловно, важные данные для успешного разведения конкретных видов рыб, имеющих значение для рыбоводных заводов, и в широком аспекте для рыбной промышленности.

Методология и методы исследования. Методология исследования базируется на применении различных морфологических признаков особей и многомерных статистических подходов. Методы исследования включают анализ признаков внешней морфологии тела и отдельных структур ориентации рыб – отолитов, а также статистический анализ. Статистический анализ выполнен с использованием пакета программ STATISTICA 6 (StatSoft, 2001). Из этого пакета использовали основной модуль для расчёта средних и характеристики вариационных рядов, а также модули для дисперсионного (ANOVA/MANOVA), канонического и дискриминантного анализ. Основные подходы применяемого многомерного статистического анализа описаны ранее (Афифи, Эйзен, 1982). Кроме этого, для анализа применяли программный пакет (ПП) R, версии 3.4.3 (The R Project, 2017). При анализе всего массива данных использовали следующие программы ПП R: gplots (Warnes et al., 2014); ipred (Peters, Hothorn, 2013); jpeg (Urbanek, 2014); pixmap (Bivand et al., 2011); wavethresh (Nason, 2012); Psych (William, 2017); FactoMineR и Factoextra (Alboukadel, 2017); vegan (Oksanen et al., 2013); MASS Version 7.3-50 (Brian, 2017). При исследовании отолитов их графические изображения автоматически анализировались в программе shapeR. Материал исследования охарактеризован в связи с разнообразием представляемых материалов в каждой из четырех основных глав диссертации, частично представленных ниже в

автореферате, и включает морфометрию более 300 особей взрослых рыб, анализ 6491 экземпляров икры, а также отдельный микроскопический материал отолитов и признаков личинок.

Положения, выносимые на защиту. 1. Многомерный анализ признаков внешней морфологии доказывает, что *H. japonicus* отличается от *H. nipponensis* как по известным ранее признакам (меньший диаметр глаза и более близкое к голове положение вертикальной проекции начала спинного плавника по сравнению с началом брюшных плавников), так и большей высотой спинного и жирового плавников. 2. Внутри вида *H. japonicus* морфологически наиболее близки группировки из зал. Ольги и из побережья пос. Терней, а также представители двух южных выборок, а наибольшие различия демонстрируют особи этого вида из северных и южных акваторий. 3. Созданная установка и проведенные на её основе эксперименты на корюшке, пригодна для изучения эмбрионального развития, морфологической изменчивости и наследуемости количественных признаков.

Личный вклад автора. Автором самостоятельно проведены все этапы научного исследования: участие в планировании, подготовка и проведение экспериментов, анализ полученных результатов.

Апробация работы и публикации. Результаты исследования были представлены на российских и международных конференциях: международный симпозиум «Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics» (Vladivostok, 2017); Научно-практическая конференция на английском языке студентов и аспирантов Школы естественных наук ДВФУ, «Секция Биология и экология» (Владивосток, 2018); международная конференция «Тропическая экология - некоторые научные и практические вопросы» (Ханой, Вьетнам, 2017).

Благодарности. Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую признательность своим руководителям Картавцеву Юрию Федоровичу (ННЦМБ ДВО РАН, ДВФУ, Владивосток, Россия) и научному руководителю аспирантуры Иванкову Вячеславу Николаевичу (ДВФУ, Владивосток, Россия) за неоценимую помощь и огромную моральную поддержку в проведении исследования. Автор выражает благодарность сотрудникам Лаборатории молекулярной систематики (ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия) и персонально Туранову С.В. за помощь в освоении молекулярно-генетических методов и в статистической обработке полученного материала.

Автор искренне благодарен за оказанную помощь в сборе материала С.В. Васильевичу, А.А. Худолееву, С.Ю. Незнановой, И.В. Попеко, без помощи которых данное исследование было бы невозможно.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В данной главе рассмотрены основные особенности биологии и популяционной структуры двух видов малоротых корюшек (*H. japonicus* и *H. nipponensis*). Описана история их изучения и современное состояние систематики, экологии, биологии размножения и другие вопросы. В главе пред-

ставлены: объекты исследования, таксономическая характеристика исследуемых видов, распространение и таксономия видов рода *Hypomesus*, характеристика корюшковых рыб из районов исследования в Приморье, миграция, возраст, репродуктивная биология, питание рыб в возрасте одного года и старше, созревание, морфологическая изменчивость, исследования личинок, особенности изучения отолитов, методы статистического анализа и их использование для оценки идентификации популяций и видов, а также подходы для оценки наследуемости количественных признаков.

ГЛАВА 2. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МАЛОРОТЫХ КОРЮШЕК *HYPOMESUS JAPONICUS* и *H. NIPPONENSIS*

2.1 Материал и методика

Взрослые рыбы отловлены во время нерестового хода в 5 точках Приморского края (рис. 2.1). Основные орудия лова: закидной невод с ячеей в мотне 6 мм, ставная сеть с ячеей 14-20 мм, ставной невод с ячеей в ловушке 6-10 мм и удочка-закидушка. Пойманные особи составили коллекцию экземпляров, хранимых в Лаборатории молекулярной систематики ННЦМБ ДВО РАН. Для скрещиваний и анализа морфометрии у каждого экземпляра на левой стороне выполнены промеры с точностью 0,1 мм. Детали анализа, отолитов и личинок, а также материалы и методы эксперимента с использованием установки изложены в соответствующих главах ниже. Морфометрические (пластические) признаки рыб анализировали, используя традиционную схему промеров (Правдин, 1966) с некоторыми модификациями (рис. 2.2). Основной материал по взрослым рыбам, а также отолитам, представлен четырьмя выборками *H. japonicus* (H.j.) из Амурского и Уссурийского заливов, р. Серебрянка и зал. Ольги, а также одной выборкой *H. nipponensis* (H.n.) из Амурского залива (рис. 2.1). Численность выборок (n) половозрелых особей *H. japonicus* составляла: $n_1 = 100$, $n_3 = 34$, $n_4 = 41$ и $n_5 = 45$, размер выборки *H. nipponensis*: $n_2 = 100$. Экземпляры корюшки были промерены по схеме, формируя набор анализируемых признаков (рис. 2.2).

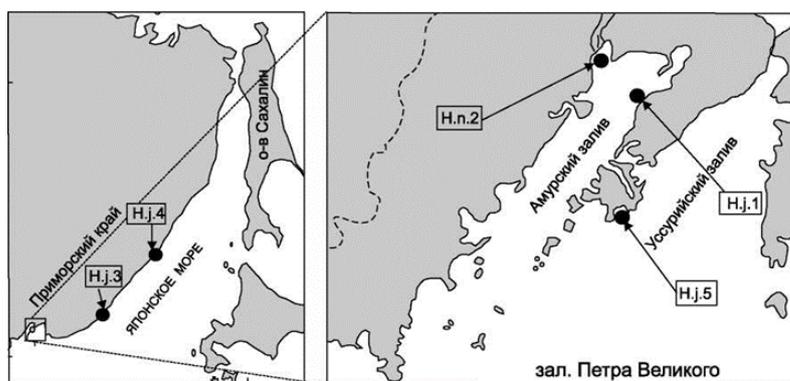


Рис. 2.1. Районы взятия выборок малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* (H.j.) и *H. nipponensis* (H.n.). Обозначения: H.j.1 (PG) – Амурский залив (вблизи Национального научного центра морской биологии), H.n.2 (HN) – р. Раздольная (у пос. Тавричанка), H.j.3 (OB) – зал. Ольги; H.j.4 (TB) – р. Серебрянка (вблизи пос. Терней); H.j.5 (RI) – б. Новик (о-в Русский).

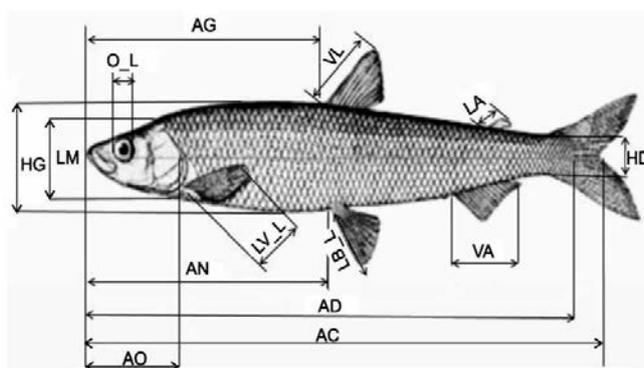


Рис. 2.2. Морфометрические (пластические) признаки, проанализированные в выборках малоротых корюшек. Обозначения: 1 – длина тела по Смитту, **AC**; 2 – длина тела, **AD**; 3 – длина головы, **AO**; 4 – максимальная высота тела, **HG**; 5 – высота головы, **LM**; 6 – высота спинного плавника, **VL**; 7 – высота жирового плавника, **LA**; 8 – высота хвостового стебля, **HD**; 9 – диаметр глаза, левого, **O_L**; 10 – длина грудного плавника с левой стороны, **LV_L**; 11 – Длина от конца рыла до начала брюшного плавника, **AN**; 12 – высота брюшного плавника с левой стороны, **LB_L**; 13 – Длина основания анального плавника, **VA**; 14 – Длина от конца до начала спинного плавника, **AG**; 15 – диаметр глаза, правого, **O_R**; 16 – длина грудного плавника с правой стороны, **LV_R**; 17 – длина брюшного плавника с правой стороны, **LB_R**; 18 – **DS_VS_DIF = AG – AN**, разница между длиной от конца рыла до начала спинного плавника и длиной от конца рыла до начала брюшного плавника).

Индексы, использованные в работе, обозначают пропорции тела рыб, например, относительный размер тела ($AD-AC$), относительную длину головы ($AO-AC$) и т.д. Названия индексов сокращали в соответствии с отмеченными признаками следующим образом: $AD-AC$, $AO-AC$, $HG-AC$, $LM-AC$, $VL-AC$, $LA-AC$, $HD-AC$, O_L-AC , LV_L-AC , $AN-AC$, LB_L-AC , $VA-AC$, $AG-AC$, O_R-AC , LV_R-AC , LB_R-AC . Индекс $DIF-DV$ (индекс относительного положения спинного и брюшного плавников) соответствует признаку DS_VS_DIF .

Значения индексов, получали делением числового значения каждого признака на длину тела рыбы (AC). Индексы дополнительно преобразовывали по трём принятым формулам: (2.1) $2 \arcsin \sqrt{p}$; (2.2) $\sqrt{[\arcsin (p+0.5)]}$; (3) $\text{LOG}_{10} (p) \times 10$, где p – значение соответствующего индекса (Рокицкий, 1973; Лакин, 1980).

Статистический анализ выполнен с использованием пакета программ STATISTICA 6 (StatSoft, 2001). Основные подходы данного многомерного статистического анализа описаны ранее (Афифи, Эйзен, 1982).

2.2 Результаты и обсуждение

Из характеристик основных морфометрических признаков малоротых корюшек следует, что вариационные ряды отдельных признаков и индексов, вычисленных по формулам (2.1; 2.2) выше, в 64-91% случаев имеют нормальное или близкое к нормальному распределению. Наборы признаков и индексов после стандартизации использовались при многомерном анализе. Выполненный дискриминантный анализ по комплексу четырех признаков и 16 индексов выявил отчетливую дифференциацию выборок из двух северных и двух южных популяций морской малоротой корюшки (рис. 2.3).

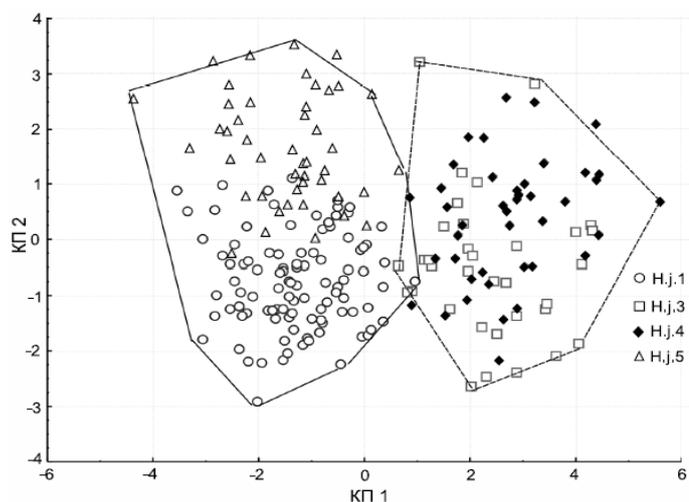


Рис. 2.3. Распределение координат значений канонических переменных (КП 1 и КП 2), полученных при проведении дискриминантного анализа четырёх выборок *Hurumetus japonicus* по комплексу четырёх признаков и 16 индексов. Обозначения выборок, как на рис. 2.1.

Из данных рисунка 2.3 следует, что выборки из южной части ареала (Амурский залив, б. Новик) формируют кластер особей с преимущественно отрицательными значениями координат канонической переменной (КП) КП 1, а выборки с северо-востока Приморского края (зал. Ольги и у пос. Терней) формируют кластер особей с положительными значениями координат КП 1 (рис. 2.3). Наибольшее различие наблюдается между выборками Н.ж.5 (о-в Русский) и Н.ж.3 (зал. Ольги). Выборки Н.ж.3 (зал. Ольги) и Н.ж.4 (у пос. Терней) почти не различаются.

Классификация особей по значению многомерного вектора в соответствии с их принадлежностью к конкретной дискриминируемой группе (выборке) показывает достаточно высокую дискриминирующую способность данного комплекса из 16 индексов и четырёх признаков, которая включает более 84,8% объясненной дисперсии для КП 1. Статистическая значимость дискриминации по критерию λ несомненна: $\lambda = 0,0823$, $F = 12,17$, $d.f. = 63, 58$; $P < 0,0001$. Классификация особей обоих видов, представленных в пяти выборках, также выявляет значимую статистически обособленность двух видов по комплексу 16 основных индексов и индексу DIF-DV (рис. 2.4, табл. 2.1).

Таблица 2.1. Матрица классификации многомерных векторов значений отдельных особей при использовании комплекса из 16 индексов и четырёх признаков в выборках ко-рюшки *H. japonicus*.

Классифицируемая группа	Точность классификации, %	Н.ж.1 p=0,45	Н.ж.3 p=0,15	Н.ж.4 p=0,18	Н.ж.5 p=0,2
Н.ж.1	96	96	0	0	4
Н.ж.3	73,52	3	25	5	1
Н.ж.4	80,48	1	7	33	0
Н.ж.5	75,55	11	0	0	34
Суммарно	85,45	111	32	38	39

Примечание. p – ожидаемая доля классифицируемых особей в суммарной выборке. Остальные обозначения и сокращения даны в тексте.

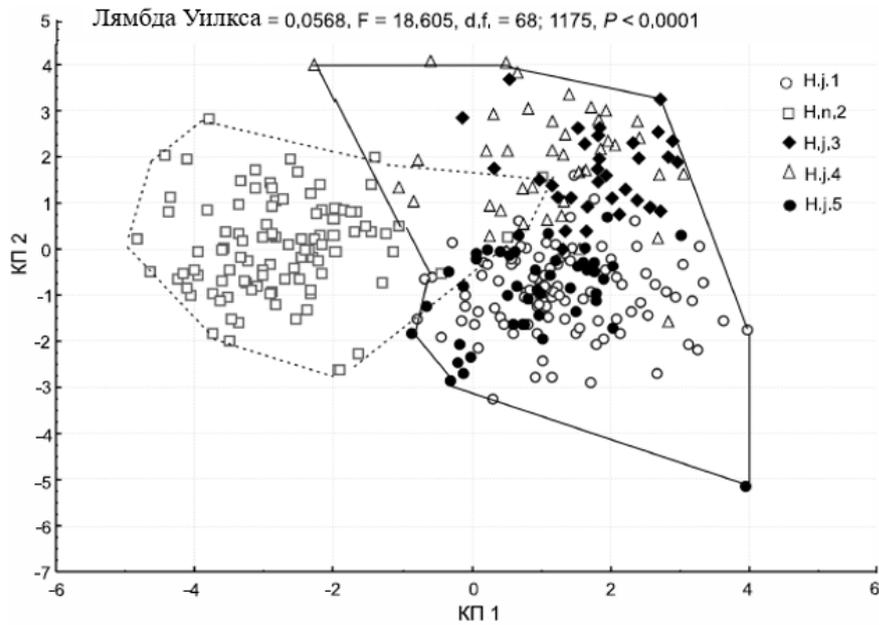


Рис. 2.4. Распределение координат значений канонических переменных (КП 1 и КП 2), полученных при проведении дискриминантного анализа четырёх выборок *Hypomesus japonicus* (H.j.) и одной выборки *H. nipponensis* (H.n.) по комплексу 16 основных индексов и индексу DIF-DV. Обозначения выборок, как на рис. 2.1.

Распределение координат значений КП 1 и КП 2 при группировке по пяти выборкам статистически значимо (рис. 2.4, показано вверху). Точность дискриминации при использовании этих же переменных и с группировкой для двух видов равна 98,4%. Первый канонический корень (или координаты дискриминантной функции, КП 1) отражает различия между *H. japonicus* и *H. nipponensis*: координаты КП 1 для *H. japonicus* имеют положительные значения, а для *H. nipponensis* – преимущественно отрицательные. Выборки *H. japonicus* при этом варианте анализа не столь отчетливо различаются по координатам КП 1 и КП 2 (рис. 2.4).

Дискриминантный анализ особей пяти выборок двух видов корюшек (рис. 2.4) подтвердил, что наибольший вклад в различия между выборками видов *H. japonicus* и *H. nipponensis* вносят индексы относительной высоты спинного и жирового плавников: VL-AC и LA-AC, тогда как при прямой группировке этих видов при дискриминантном анализе различия наиболее существенны по переменным VL-AC, VA-AC и AD-AC (табл. 2.2). Точность дискриминации по комплексу 17 признаков, выполненному отдельно, составляет 88,7%, а по комплексу индексов – 98,4%.

Представленные результаты частично согласуются с выводами других авторов (Гриценко, 2002), которые, сравнив пластические признаки малоротых корюшек, обнаружили, что *H. japonicus* отличается от *H. nipponensis* и *H. olidus* более короткой и низкой головой, короткими челюстями, меньшим диаметром глаза и более короткими плавниками, что характерно для морских пелагических видов. Однако анализ, выполненный в диссертации, показывает, что при той же длине тела, высота головы (LM) и длина основания анального плавника (VA) не вписываются в это наблюдение.

Таблица 2.2. Дискриминантный анализ выборок *Hypomesus japonicus* (Н.ж.1, Н.ж.3, Н.ж.4, Н.ж.5) и *H. nipponensis* (Н.н.2) по комплексу 17 индексов

Признаки и индексы	Лямбда Уилкса	Частная лямбда	F-Критерий	Значимость, P	R ²
LB_R-AC	0,0612	0,9294	5,6742	0,00020	0,6428
LV_R-AC	0,0576	0,9861	1,0510	0,38107	0,6467
O_R-AC	0,0580	0,9806	1,4733	0,21020	0,5624
<i>AG-AC</i>	0,0582	0,9767	1,7791	0,13293	0,1760
VA-AC	0,0677	0,8398	14,2548	0,00001	0,1811
LB_L-AC	0,0601	0,9467	4,2016	0,00252	0,6447
<i>AN-AC</i>	0,0585	0,9716	2,1777	0,07147	0,3973
LV_L-AC	0,0618	0,9202	6,4818	0,00052	0,6662
<i>O_L-AC</i>	0,0641	0,8871	9,5045	0,00001	0,5704
HD-AC	0,0645	0,8816	10,0362	0,00001	0,2582
<i>LA-AC</i>	0,0736	0,7729	21,9597	0,00001	0,1095
<i>VL-AC</i>	0,0789	0,7209	28,9304	0,00001	0,3518
LM-AC	0,0588	0,9669	2,5522	0,03923	0,2634
HG-AC	0,0673	0,8450	13,7024	0,00001	0,2501
AO-AC	0,0588	0,9661	2,6224	0,03501	0,3370
AD-AC	0,0626	0,9087	7,5027	0,00001	0,2816
<i>DIF-DV</i>	0,0596	0,9539	3,6047	0,00689	0,3024

Примечание. Обозначения, как в разделе 2.1 «Материал и методика». Жирным шрифтом выделены наиболее дискриминирующие два вида корюшек индексы для проанализированного многомерного комплекса. Курсивом дополнительно выделены индексы, соответствующие определенным ранее признакам (Шедько, 2001), как наиболее различающим два вида малоротых корюшек.

ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМЫ ОТОЛИТОВ КАК ИНСТРУМЕНТ ВИДОВОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ И ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ДВУХ ВИДОВ МАЛОРОТЫХ КОРЮШЕК, *HYPOMESUS JAPONICUS* (BREVOORT, 1856) И *H. NIPPONENSIS* (MCALLISTER, 1963)

3.1. Материалы и методы

Для анализа использовали по 30 взрослых особей малоротой корюшки *H. japonicus* длиной от 12,5 до 15 см, из выборок, описанных ранее, а также 32 половозрелых особи *H. nipponensis*, длиной от 9,5 см до 12 см одной выборки этого вида. Левые отолиты каждой особи были удалены, и затем очищены в емкости с водой в течение 36 часов (Cardinale et al., 2004).

Получение изображений, оцифровка и измерение индексов формы. Оценку изменчивости отолитов проводили открытием стереоскопического изображения, сделанного цифровой камерой ZEISS AxioCam 305 (Carl Zeiss Microscopy, Германия) со стандартным увеличением (300 пикселей /мкм). Камера подключена к персональному компьютеру (ПК) с программой Zen pro v1.5 анализа изображений (Horst, Wolff, 2011). Внешний вид отолитов двух видов корюшки отображен на рисунке 3.1.



Рис. 3.1. Изображение левого отолита двух видов малоротых корюшек, расположенных бороздкой вверх.

Индексы формы. Основные параметры размера (BZP) (площадь – A , периметр – P , ширина отолита – OW , длина отолита – OL , максимальный Ферет – FL_{max} и минимальный Ферет – FL_{min}) измерялись вручную с помощью программного обеспечения Zen pro на основе заданных математических уравнений, как описано в руководстве пользователя.

Переводной коэффициент формы (IFT). Для расчета IFT вычислены семь индексов общей формы с использованием шести коэффициентов: OW , OL , A , FL_{max} , FL_{min} и P (Burke et al., 2008; Agüera, Brophy, 2011). Они определены как: циркулярность (Circularity) = P^2/A , округлость (Roundness) = $4A/OL^2$, прямоугольность (Rectangularity) = $A/(OL \times OW)$, фактор-формы (Form-Factor) = $4 \times A/P^2$, соотношение сторон (Aspect Ratio) = OL/OW , эллиптичность (Ellipticity) = $(OL-OW)/(OL + OW)$ и отношение Ферет (Feret ratio) = FL_{max}/FL_{min} .

Эллиптический вейвлет (EWL) анализ. Для этого анализа использована программа ShapeR по методу Libungan, Pálsson (2015).

Эллиптический анализ Фурье (EFD). Для вычисления 12 гармоник использовали программу ShapeR по методу Libungan, Pálsson (2015), а также утилиты CHC2NEF, Chain Coder по описанной методике (Iwata, Ukai, 2002).

Статистический анализ выполнен с использованием пакета программ STATISTICA 6 (StatSoft, 2001) и ПП R 3.4.3 (The R Project, 2017). Из этого пакета использовали основной модуль для расчёта средних и характеристики вариационных рядов, а также модули для дисперсионного (ANOVA), канонического и дискриминантного анализа.

3.2. Результаты и обсуждение

Из характеристик проанализированных индексов формы отолитов малоротых корюшек следует, что вариационные ряды отдельных индексов формы отолитов имеют нормальное или близкое к нормальному распределению. Эти наборы признаков и индексов после стандартизации использовались при многомерном анализе.

Графическое изображение и формы отолитов двух видов малоротых корюшек. Чтобы визуализировать различия средних для формы отолитов, значения EWL двух видов корюшек были воспроизведены графически и совмещены посредством наложения (рис. 3.2, А). Сопоставление изображений (рис. 3.2, А, В) показывает, что EWL позволяет определить максимальный угол проанализированной изменчивости. На основе этих данных видно, что большинство изменчивости среди выборок относится к двум областям отолитов, в районе углов $0-20^\circ$; $180-200^\circ$ и $210-230^\circ$ (см. рис. 3.2, А, В), кото-

рые примерно соответствуют построструм (*postrostrum*); рострум (*rostrum*) и большой выемке (*bigexcision*), соответственно.

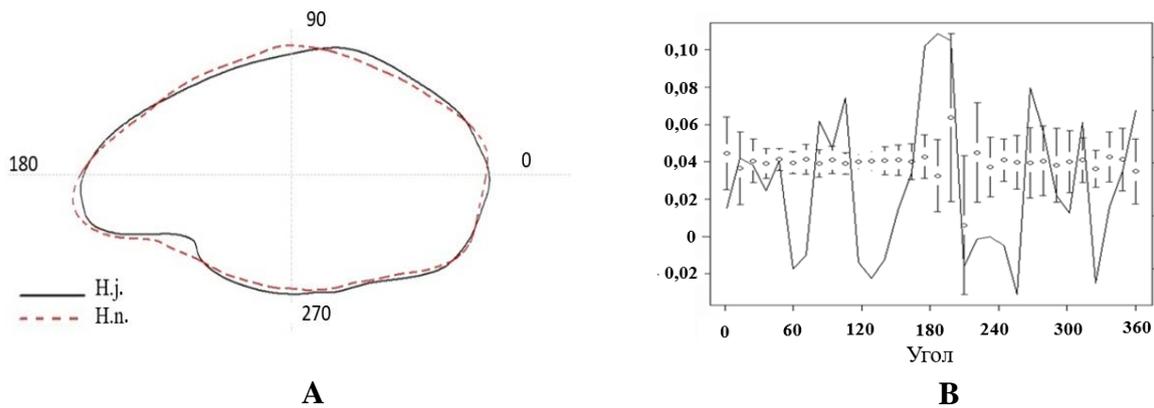


Рис. 3.2. Осредненная форма отолита, основанная на реконструкции EWL для двух видов (H.j. – *H. japonicus*, H.n. – *H. nipponensis*) из северо-западной части Японского моря (А) и распределение величин средней и стандартного отклонения (s_x) вейвлет-коэффициентов для отолитов и доли дисперсии между группами или внутрикласовой корреляции (ICС, ломаная линия) (В).

Из данных, представленных на графике, следует, что векторы значений особей выборок из северных популяций (ТВ и ОВ) имеют в основном отрицательные значения КП 1, а особи, представляющие южные популяции (RI и PG) распределены преимущественно в области положительных значений КП 1 (рис. 3.3). Точность классификации индивидуумов по их происхождению к выборке на основе изменчивости представленных признаков оказалась наибольшей для RI, особи которой наиболее точно классифицированы к своей популяции. В целом точность дискриминации комплекса из четырех выборок составила 81,6 %. КП 1 включает более 75 % объясненной дисперсии; то есть, 75% от всей дискриминирующей способности объясняется КП 1. Общая оценка точности классификации особей *H. japonicus* на основе EFD из RI и ОВ составила 90%.

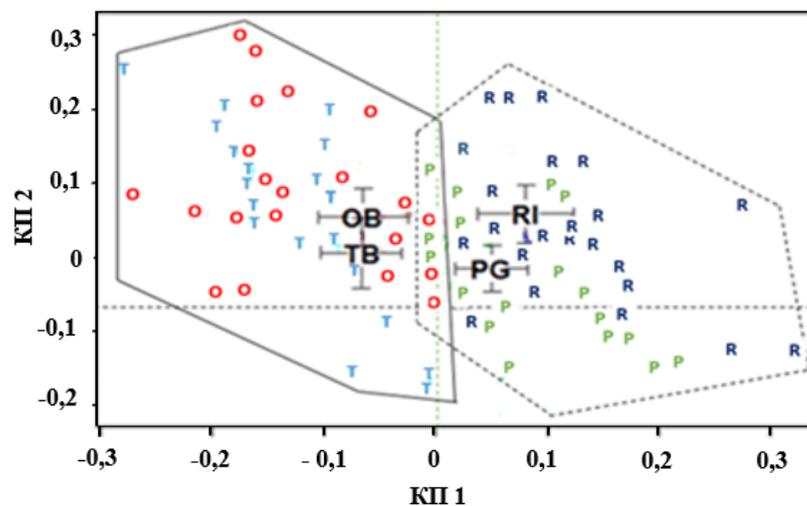
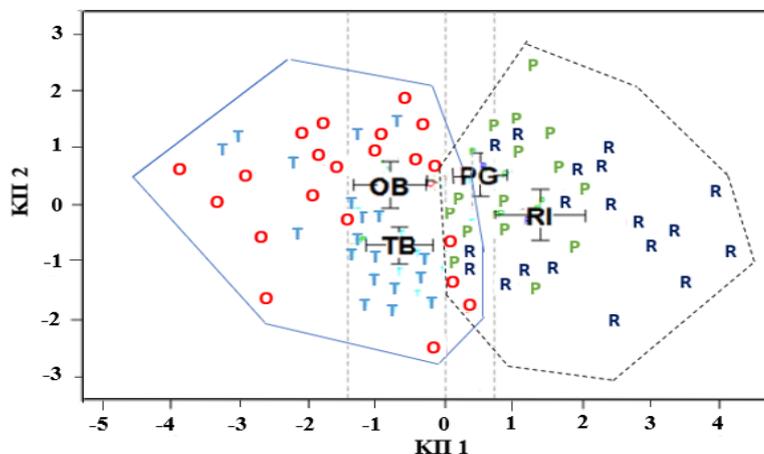


Рис. 3.3. Изменчивость формы отолитов из четырех популяций *H. japonicus* в северо-западной части Японского моря, оцененная на основе канонического анализа методом главных координат по Фурье-коэффициентам. Дифференциация популяций значима статистически: Лямбда Уилкса = 0,0705, $F = 2,285$, $P < 0,0001$. Лучше всего идентифицируются по EFD особи выборки RI (93,3 %), а хуже всего – PG (73,3 %).

Особь TB и OB имели наиболее сходные вейвлет-коэффициенты формы отоликов, в то время как особи RI и OB имели максимально различающиеся (рис. 3.4). Совокупная доля дисперсии первой КП 1 составляет 69,6%, а КП 2 – 31,9% от общей дисперсии всех переменных (Лямбда Уилкса = 0,01278, $F = 2,68$, $d.f = 3$, $P < 0,001$).

Рис. 3.4. Распределение формы отоликов, оцененное по данным из четырех выборок популяций *H. japonicus* в северо-западной части Японского моря с использованием канонического анализа главных координат и вейвлет-коэффициентов. Суммарная оценка точности классифицируемых групп особей *H. japonicus* на основе EWL составила 90%.



Сравнение отоликов *H. japonicus* и *H. nipponensis*. Для сравнения индексов (IFT) между *H. nipponensis* и *H. japonicus* использовали тест Стьюдента, t_d . Отолики *H. japonicus* значительно отличались от отоликов *H. nipponensis* по циркулярности, прямоугольности, фактору формы, округлости и соотношению Ферет ($0,0001 < P < 0,05$). Эллиптичность и соотношение сторон существенно не различались ($P > 0,05$).

Графики канонических дискриминантных функций показали значимость различия первых 2 факторов формы отоликов у *H. nipponensis* и *H. japonicus*. Канонические дискриминантные функции имели собственное значение равное 0,74. График, распределения координат КП 1 и КП 2, представляющих значения векторов для отдельных особей, вычисленных по показателям формы, наглядно демонстрирует отличие двух видов по отоликам (рис. 3.5).

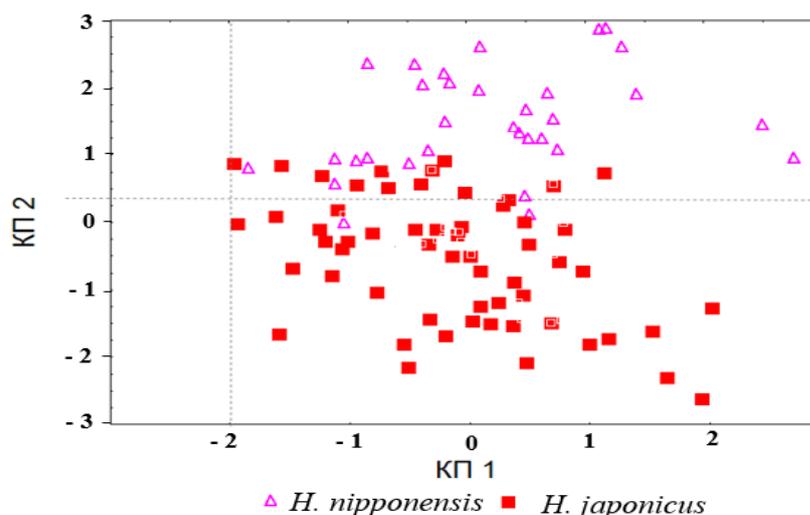


Рис. 3.5. Распределение координат значений канонических переменных (КП 1 и КП 2), полученных при проведении дискриминантного анализа пяти выборок двух видов корюшек по комплексу четырех индексов формы (IFT). Распределение координат значений КП 1 и КП 2 значимо: Лямбда Уилкса = 0,505; $F = 6,88$ $P < 0,001$.

Анализ EFD (Фурье-анализ). Совокупная доля дисперсии для главной компоненты (ГК) – ГК 1 составляет 90,5% от общей дисперсии. Анализ основных оценок изменчивости формы индексов двух видов в пяти популяциях выявил наличие различий между формой отолитов *H. japonicus* и *H. nipponensis*. ГК четырёх факторов для индексов формы, указывают, что *H. japonicus* и *H. nipponensis* можно идентифицировать как два кластера (рис. 3.6).

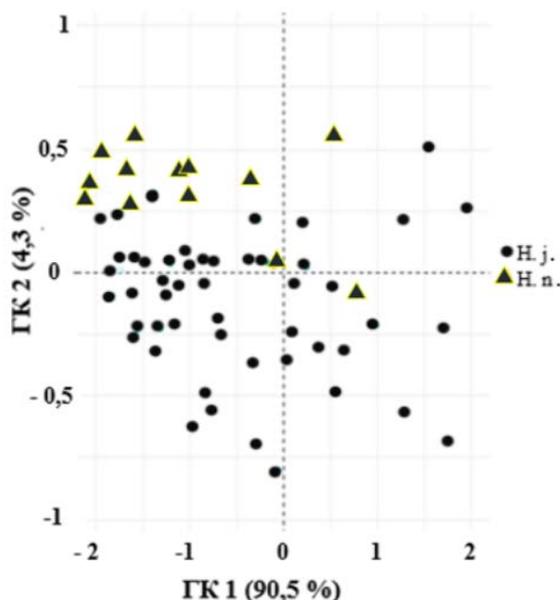


Рис. 3.6. Графики анализа главных компонент (ГК 1 и ГК 2) по индексам формы у двух видов малоротой корюшки *H. japonicus* и *H. nipponensis* по материалу из 5 выборок.

Вейвлет анализ различия между двумя видами корюшек рода *Huromeus*. Канонический анализ главных координат с вейвлет-коэффициентами выполнен, как и ранее в ПП R, с использованием программы *Vegan*. Проведенный анализ выявил существенные различия между двумя видами рода *Huromeus* по этим признакам (рис. 3.7).

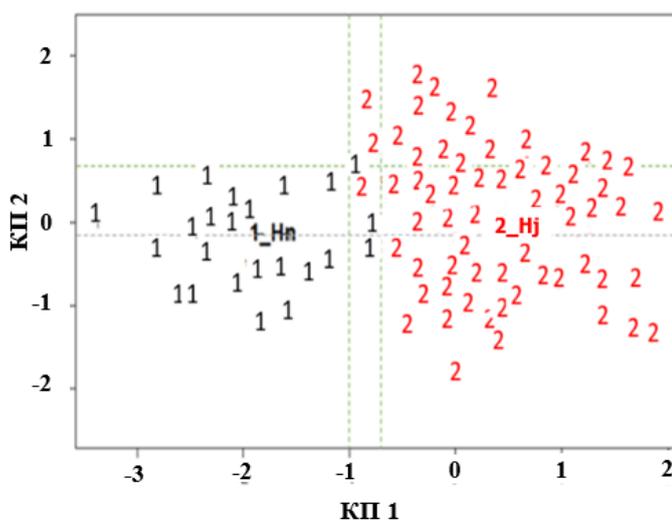


Рис. 3.7. Анализ формы отолитов из популяций двух видов малоротых корюшек (*H. japonicus* – 2_Нj и *H. nipponensis* – 1_Нн) в северо-западной части Японского моря на основе канонического анализа главных координат и использованием вейвлет-коэффициентов.

Совокупная доля дисперсии первого корня канонической переменной (КП 1) составляет 82% от общей дисперсии, в выполненном ДА анализе для EWL двух видов. Графики рассеяния в выборках из популяций показывают различия формы отолигов у *H. japonicus* и *H. nipponensis* и при данном подходе. Второй корень для КП 2 объяснил 8,5% общей дисперсии переменных. Точность дискриминации особей двух видов при этом подходе составила 97%.

В работе проанализирована корреляционная связь (r_p) изменчивости отолигов с признаком, характеризующим стандартную длину самих рыб (АС), а также с другими признаками. Самое высокое значение корреляции, r_p обнаружено у *H. japonicus* между стандартной длиной и периметром отолигов ($y = 6,8x + 4,7$, $r_p = 0,6$, $R^2 = 0,36$, $P < 0,001$) и между этими же признаками у *H. nipponensis* ($y = 3,62x + 7,6$, $r_p = 0,78$, $R^2 = 0,59$, $P < 0,001$), показывая значимую функциональную детерминацию, величиной около 40% и 60%, соответственно. Высокие коэффициенты детерминации выявлены для связи между стандартной длиной и длиной отолигов *H. japonicus* ($y = 19x + 4,68$, $r_p = 0,58$, $R^2 = 0,47$, $P < 0,001$), а также для связи между стандартной длиной и длиной отолигов *H. nipponensis* ($y = 8,96x + 7,9$, $r_p = 0,8$, $R^2 = 0,6$, $P < 0,001$), равные 50% и 60%, соответственно.

ГЛАВА 4. ОПИСАНИЕ КОНСТРУКЦИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ УСТАНОВКИ ДЛЯ РАЗВЕДЕНИЯ РЫБ С ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМИ ЦЕЛЯМИ

Установка представляет собой систему проточных пластиковых (полипропиленовых) боксов с водоотводом на мокрый стол и водообеспечением из аквариума (танка) с охладителем, грубой и тонкой фильтрацией воды, флотатора и необходимой регуляцией протока и температурного режима через систему трубок и кранов. Установка позволяет реализовывать планируемые скрещивания производителей и факторную схему анализа потомства с повторностями в контролируемых условиях среды. Применение установки предполагается для генетических, биохимических, токсикологических и других направлений исследований в биологии. При содержании икры, личинок и молоди обеспечивается приборный контроль факторов окружающей среды, включая температуру, рН и концентрацию кислорода.

Установка для разведения рыб с экспериментальными целями имеет следующие особенности. Конструкция включает две системы водоснабжения для инкубации икры и содержания личинок и молоди рыб: (1) морская и (2) пресноводная (рис. 4.1). На фотографии слева представлена система (1), справа система (2) (рис. 4.1). Водообеспечение системы (1) включает аквариум 200 л с проточной морской водой, пополняемой из главного танка с модулями очистки, аэрации и охлаждения (рис. 4.1). Система 2, предназначенная для разведения пресноводных, а также проходных рыб, имеет принципиально сходную схему, но водозабор в аквариум осуществляется из городского водопровода (рис. 4.1).



Рис. 4.1. Общий вид установки для разведения рыб с экспериментальными целями. Обозначения: 1. Аквариум водоподготовки в термоизолирующей пленке и блок установки для содержания морских рыб (уровень 1 сверху). 2. Аквариум водоподготовки в термоизолирующей пленке и блок установки для содержания пресноводных и проходных рыб (уровень 1 сверху). Рядом с аквариумами расположены водные охладители (холодильники); правый охладитель показан без внешнего кожуха. Ниже последовательно сверху вниз для рядов 2 и 3 показаны боксы для содержания икры и личинок (по 3 блока из 12 боксов для потомства диаллельной 2×2 системы скрещивания); для ряда 3 показаны мини аквариумы для содержания молоди рыб.

ГЛАВА 5. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЛИЧИНОК МОРСКОЙ МАЛОРОТОЙ КОРЮШКИ *HYROMESUS JAPONICUS* ПРИ СОДЕРЖАНИИ В УСТАНОВКЕ

5.1 Материал и методика

В эксперименте использованы самцы и самки морских малоротых корюшек, *H. japonicus*, отловленных в Амурском заливе, зал. Петра Великого Японского моря. Проверив степень готовности производителей к размножению, выполнили искусственное оплодотворение икры самок корюшки «сухим» способом по методике Врасского (Печников, 2009). Затем икру осторожно переместили в 12 боксов инкубатора установки, согласно схеме 2×2.

Схема промеров личинок и признаки, используемые в анализе, даны на рисунке 5.1.

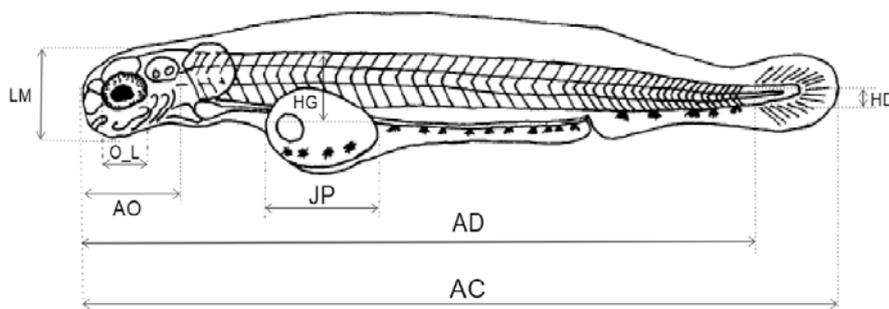


Рис. 5.1. Морфометрические признаки личинок малоротой корюшки, *H. japonicus*, проанализированные в эксперименте по содержанию в установке. Обозначения: 1 – длина тела по Смитту, AC; 2 – длина тела, AD; 3 – длина головы, AO; 4 – максимальна высота тела, HG; 5 – высота головы, LM; 6 – длина желточного мешка, JP; 7 – высота хвостового стебля, HD; 8 – диаметр левого глаза, O_L.

5.2 Результаты и обсуждение

Выклев личинок корюшки *H. japonicus* начался на 18-е сутки, когда эмбрионы набрали 180 градусо/дней, и закончился на 28-е сутки при 280 градусо/днях. Данные о развитии и сроках выклева для этого вида при содержании в описанной установке получены впервые. Выживаемость и численность икры к стадии “глазка” составила в среднем $97,35 \pm 0,2$. Очевидно, что различия в сроках выклева обусловлены свойствами семей, а также индивидуальными наследственными особенностями составляющих их особей, поскольку средовые условия при содержании в установке выровнены.

Результаты представленного в диссертации эксперимента показывают, что длина АС личинок (*H. japonicus*) колеблется от 5,924 мм до 8,193 мм ($M = 7,185 \pm 0,437$ мм; M – средняя арифметическая), максимальная высота их тела варьирует от 0,263 мм до 0,481 мм ($M = 0,367 \pm 0,040$ мм) (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Значения размеров морфометрических признаков личинок морской малоротой корюшки, *H. japonicus* в блоке 1

Признак	N	Средняя, $M \pm SE$ (мм)	Минимум	Максимум
АС	240	$7,184 \pm 0,437$	5,924	8,193
AD	240	$6,912 \pm 0,438$	5,717	7,937
АО	240	$0,857 \pm 0,070$	0,608	1,031
HG	240	$0,367 \pm 0,040$	0,263	0,481
LM	240	$0,684 \pm 0,075$	0,462	0,878
HD	240	$0,163 \pm 0,022$	0,128	0,228
O_L	240	$0,311 \pm 0,037$	0,220	0,375
JP	240	$0,756 \pm 0,192$	0,243	1,244

Морфометрическая изменчивость личинок морской малоротой корюшки (*H. japonicus*) в сравнении с исходными родительскими формами. Морфометрическая изменчивость личинок охарактеризована по такому же принципу, как и взрослых рыб (Бу, Картавцев, 2017). Из характеристик вариационных рядов морфометрических признаков личинок проанализированных малоротых корюшек следует, что изменчивость отдельных признаков и индексов в 90% случаев имеют нормальное или близкое к нормальному распределение.

Сравнение морфологических признаков личинок четырех основных семей, полученных при скрещивании 2×2. Дисперсионный анализ морфометрической изменчивости личинок корюшки блока 1 выявил их относительно слабые различия (рис. 5.2).

Проведенный дисперсионный анализ обнаружил, что в повторностях 1-3 индекс AD-АС личинок-потомков по матерям F1 и F2 проявляет большую изменчивость, чем у потомков обоих линий отцов M1 и M2. Суммарный эффект взаимодействия трех проанализированных в эксперименте факторов статистически значим (рис. 5.2, $P < 0,05$). Он показывает, другими словами, что основное влияние в изменчивость длины тела выклюнувшихся личинок, которые являются полусибсами (двоюродными братьями и сестрами), вносят

матери F1, F2; и эта изменчивость мало зависима от обоих отцов M1 и M2. Влияние повторностей не нивелирует эти эффекты, они остаются значимыми статистически (см. рис. 5.2).

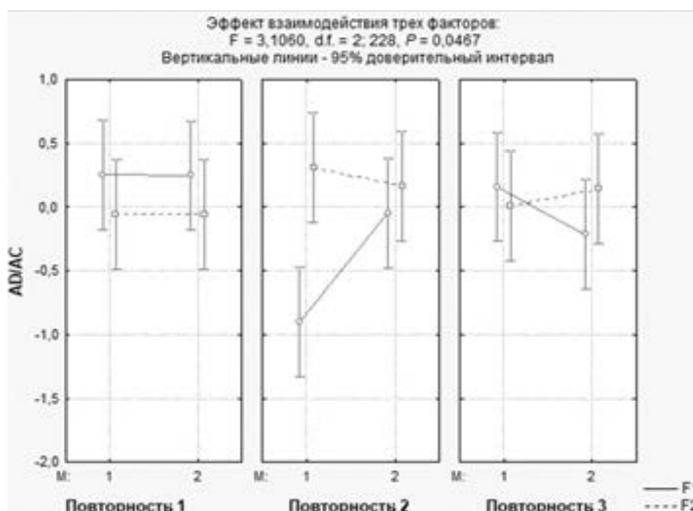


Рис. 5.2. График ANOVA, показывающий распределение трансформированных значений индекса AD-AC личинок корюшки *H. jaronicus* при сопоставлении влияния трех факторов в семьях (группах потомств) диаллельного скрещивания экспериментального блока 1. Факторы: (1) F1, F2 – матери № 3 и № 4, (2) M1, M2 – отцы № 1 и № 2, (3) повторности внутри семей (Повторность 1 – 3). Сверху показана оценка значимости эффекта взаимодействия трех факторов.

Сравнение пластических признаков между 4 семьями (группами) личинок показало, что наблюдаются существенные различия для четырех признаков: AC, AD, HG и O_L. Признаки AO и LM не обнаруживают различий между группами. Личинки третьей группы имеют существенно большие средние значения высоты тела HG, длины тела по Смитту AC и длины тела AD. Однако наибольшее среднее значение диаметра глаза, O_L обнаружено для четвертой группы (рис. 5.3, B). Эти различия поясним позже, рассматривая отдельно изменчивость признаков по потомствам самцов и самок для оценки наследуемости.

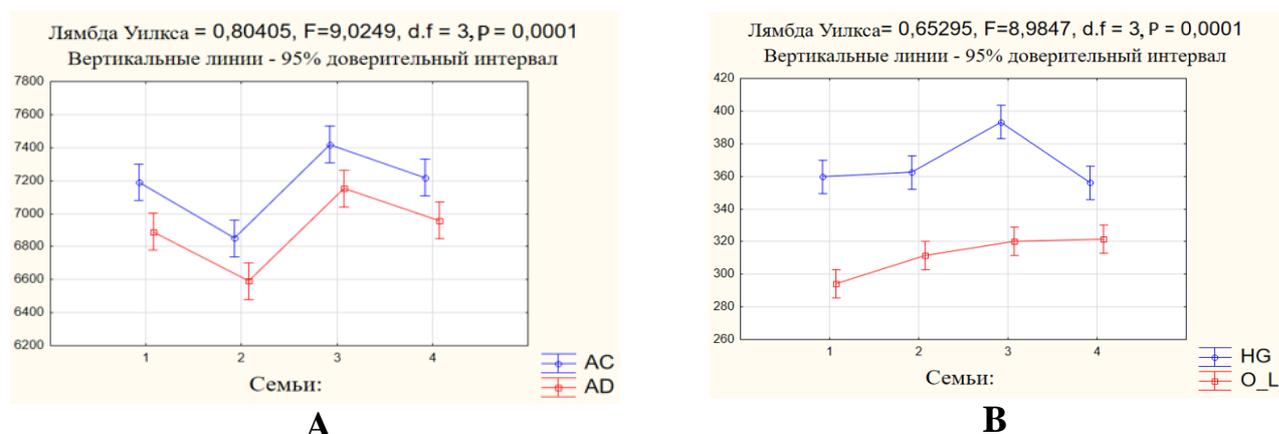


Рис 5.3. Распределение средних значений признаков, полученных при проведении однофакторного дисперсионного анализа особей четырех основных семей одного блока личинок корюшки *H. jaronicus* для четырех признаков.

Прежде чем провести анализ наследуемости, важно сравнить, отличаются ли и насколько признаки и индексы в сравниваемых выборках родителей и личинок. Более представителен анализ, выполненный по индексам (табл. 5.2).

Таблица 5.2. Оценка различия шести морфологических индексов личинок и родителей корюшки, *H. japonicus* на основе теста Стьюдента

Индексы	Среднее, потомство	Среднее, родители	t- Стьюдента	d.f.	P	N ₁	N ₂
AO-AC	0,122	0,191	-3,403	242	0,001	240	4
HG-AC	0,121	0,162	-3,533	242	0,001	240	4
LM-AC	0,098	0,111	-0,738	242	0,461	240	4
HD-AD	0,023	0,058	-4,008	242	0,001	240	4
O_L-AC	0,045	0,052	-0,532	242	0,595	240	4
AD-AC	0,970	0,955	0,249	242	0,803	240	4

Примечание. Обозначения сокращений частично даны ранее на рис. 5.1; N₁ - число личинок, равное 240, N₂ - число особей родителей, равное 4. P - Значимость различия средних значений 6 индексов между личинками и родителями.

Известно, что в процессе индивидуального развития рыб и других организмов, обычно меняется их морфология, то есть имеется аллометрия роста. Поэтому важно оценить, какие признаки имеют наибольшую изменчивость, а какие наименее различаются в процессе развития и выращивания. В эксперименте это проанализировано на четырех семьях, представленных в материале 240 личинками и 4 половозрелыми экземплярами (родителями). Из проанализированного материала следует, что относительная максимальная высота тела (HG-AC), длина головы (AO-AC), высота хвостового стебля (HD-AC) показывают наибольшие различия, а относительная длина тела, высота головы и диаметр глаза (AD-AC, LM-AC и O_L-AC) не различаются статистически значимо между личинками и взрослыми (табл. 5.2).

Наследуемость. Реализованная наследуемость изученных признаков и индексов различна. Учитывая обнаруженную аллометрию признаков и индексов, оценки наследуемости (h^2) наиболее реалистичны для индексов LM-AC и O_L-AC (табл. 5.3). Величина реализованной h^2 всех трех представительных индексов AD-AC (индекс длины тела), LM-AC (индекс высоты головы) и O_L-AC (индекс диаметра левого глаза) варьирует между четырьмя семьями, достигая в среднем следующих величин: $h^2 = 0,22-0,46$, $h^2 = 0,38-0,40$ и $h^2 = 0,42-0,51$. Реализованная наследуемость трех признаков, соответствующих представленным выше индексам, составила: 0,15–0,36 (длина тела – AD), 0,30–0,37 (высота головы – LM) и 0,18–0,20 (диаметр левого глаза – O_L). Самая высокая наследуемость в среднем обнаружена для признака общая длина головы, AO: $h^2 = 0,543 \pm 0,017$. В целом полученные оценки h^2 подтверждают имеющиеся в литературных источниках сведения об относительно низкой наследуемости многих количественных признаков.

Таблица 5.3. Оценки изменчивости и реализованной наследуемости изученных индексов в четырех проанализированных семьях малоротой корюшки, *H. japonicus*

Индексы / Наследу- емость	<i>AD-AC</i>	AO-AC	HG-AC	<i>LM-AC</i>	HD-AC	<i>O_L-AC</i>
Семья 1						
$h^2_{L/S}$	0,247	0,188	0,284	0,482	0,076	0,437
$h^2_{L/M}$	0,492	0,201	0,279	0,391	0,056	0,365
$h^2_{M/S}$	0,164	0,178	0,289	0,629	0,118	0,543
Семья 2						
$h^2_{L/S}$	0,174	0,152	0,106	0,303	0,067	0,464
$h^2_{L/M}$	0,590	0,110	0,078	0,310	0,050	0,375
$h^2_{M/S}$	0,102	0,250	0,162	0,296	0,101	0,606
Семья 3						
$h^2_{L/S}$	0,428	0,198	0,144	0,509	0,268	0,484
$h^2_{L/M}$	0,445	0,253	0,110	0,657	0,239	0,697
$h^2_{M/S}$	0,412	0,163	0,211	0,416	0,306	0,370
Семья 4						
$h^2_{L/S}$	0,268	0,106	0,033	0,241	0,171	0,316
$h^2_{L/M}$	0,337	0,079	0,029	0,203	0,161	0,615
$h^2_{M/S}$	0,222	0,161	0,037	0,297	0,182	0,213
В среднем для семей						
$h^2_{L/S}$	0,279±0,005	0,161±0,021	0,142±0,053	0,384±0,066	0,146±0,047	0,425±0,038
$h^2_{L/M}$	0,466±0,053	0,162±0,040	0,124±0,054	0,390±0,097	0,127±0,045	0,513±0,084
$h^2_{M/S}$	0,225±0,067	0,188±0,021	0,175±0,053	0,409±0,078	0,177±0,046	0,433±0,089

Примечание. Реализованную наследуемость, представленную в таблице, определяли как изложено в Главе 1 и в Материалах и методах в Главе 5 диссертации. Для этого родители и их потомство разбили на три группы, «крупные» (L), «средние» (M) и «мелкие» (S). Разбиение на категории дано по Кирпичникову (1987). $h^2_{L/S}$ – наследуемость при оценке по категориям L/S; $h^2_{L/M}$ – наследуемость при оценке по категориям L/M; $h^2_{M/S}$ – наследуемость при оценке по категориям M/S.

ВЫВОДЫ

1. Уточнена таксономическая ценность морфометрических признаков двух исследованных видов малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* и *H. nipponensis*, обитающих в северо-западной части Японского моря. С помощью многомерного анализа морфометрических признаков и индексов выявлены различия особей, значимые для диагностики видов и популяций. Результаты многомерного анализа признаков внешней морфологии показали, что *H. japonicus* отличается от *H. nipponensis* как по известным ранее признакам, так и большей высотой спинного и жирового плавников. Впервые на основе анализа формы отолитов также доказано существование различий по этим признакам этих двух видов малоротых корюшек.

2. На основе анализа признаков внешней морфологии и формы отолитов обнаружено, что внутри вида *H. japonicus* морфологически наиболее близки особи из зал. Ольги и из побережья пос. Терней, а также между собой южные выборки из зал. Амурский и о-ва Русский. Наибольшие различия де-

монстрируют представители северных и южных группировок, что доказывает существование в Приморском крае двух обособленных локальных стад морской малоротой корюшки.

3. Используя сконструированную оригинальную экспериментальную установку реализованы планируемые скрещивания производителей морской малоротой корюшки и факторная схема анализа потомства с повторностями в контролируемых условиях среды, что позволило впервые для этого вида оценить наследуемость ряда количественных признаков.

4. Выяснено, что выклев личинок морской малоротой корюшки *H. japonicus* начинается на 18-е сутки, по достижению эмбрионами 180 градусо/дней, и заканчивается на 28-е сутки при 280 градусо/днях. Различия продолжительности развития обусловлены свойствами семей, а также индивидуальными наследственными особенностями входящих в них особей. Результаты представленного в диссертации эксперимента показывают, что длина АС личинок (*H. japonicus*) колеблется от 5,924 мм до 8,193 мм, составляя в среднем $7,185 \pm 0,437$ мм.

5. На основе проведенного в установке эксперимента получены оценки изменчивости и наследуемости морфологических признаков и индексов в четырех семьях малоротой корюшки, *H. japonicus*. Реализованная наследуемость (h^2) трех представительных индексов AD-АС (индекс длины тела), LM-АС (индекс высоты головы) и O_L-АС (индекс диаметра левого глаза) варьирует между четырьмя семьями, достигая в среднем следующих величин: $h^2 = 0,22-0,46$, $h^2 = 0,38-0,40$ и $h^2 = 0,42-0,51$. Реализованная наследуемость трех признаков составила: 0,15–0,36 (длина тела – AD), 0,30–0,37 (высота головы – LM) и 0,18–0,20 (диаметр левого глаза – O_L). Наследуемость при разложении компонент в дисперсионном комплексе составила для наиболее значимых признаков в этом анализе при оценке взаимодействия факторов самок, самцов и среды: $h^2_{FMR} = 0,30$ (индекс длины головы – АО-АС), $h^2_{FMR} = 0,13$ (индекс диаметра левого глаза – O_L-АС) и $h^2_{FMR} = 0,08$ (индекс длины желточного мешка – JP-АС).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК:

1. Картавцев Ю.Ф., Ву К.Т., Туранов С.В. Установка для разведения рыб с экспериментальными целями // Рыбное хозяйство. 2016. № 5. С. 90–93.

2. Ву К.Т., Картавцев Ю.Ф. Морфометрические различия малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) и *H. nipponensis* (McAllister, 1963) (Pisces: Osmeridae) из северо-западной части Японского моря // Биология моря. 2017. Т. 43, № 6. С. 403–412.

Работы в материалах конференций:

3. Ву К.Т., Kartavtsev Yu.Ph. The development of embryos of *Hypomesus japonicus* in facility for fish rearing with experimental needs // Tropical ecology - Some scientific and practical issues. Ha Noi: Russian-Vietnamese Tropical Research Centre. 2017a. P. 184–190.

4. **Vu K.T.**, Kartavtsev Yu.Ph. Morphometric differences between two smelt species, *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) and *H. nipponensis* (McAllister, 1963) (Pisces: Osmeridae), from the north-western part of the Sea of Japan // Modern Achievement in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics International Symposium. Vladivostok: National Scientific Center of Marine Biology. 2017b. P. 49.

5. **Vu K.T.**, Kartavtsev Yu.Ph. Facility for rearing of fish in the aquarium conditions for the experimental needs // Modern Achievement in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics International Symposium. Vladivostok: National Scientific Center of Marine Biology. 2017c. P. 48.

6. **Vu K.T.**, Kartavtsev Yu.Ph., Ivankov V.N. Analysis of otolith shape morphology in stock identification and species separation of the two smelt species (Pisces, Osmeridae) of *Hypomesus* genus *H. japonicus* and *H. nipponensis* from the north-western part of the Sea of Japan // The 5th annual student scientific conference in English. Vladivostok: Far Eastern Federal University. 2018a. P. 16.

7. **Vu K.T.**, Kartavtsev Yu.Ph., Ivankov V.N. Morphometric analysis of the smelt larvae (Pisces, Osmeridae) *Hypomesus japonicus* in the condition of artificial reproduction // The 5th annual student scientific conference in English. Vladivostok: Far Eastern Federal University. 2018b. P. 19.

Ву Куэт Тхань

Изменчивость количественных признаков двух видов малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* и *H. nipponensis* (Teleostei: Osmeridae) в популяциях взрослых особей в природе и у молоди в условиях искусственного разведения

Автореферат диссертации

Заказ № 5. Формат 60x84 1/16. Усл. П.л. 1,0. Тираж 100 экз.

Подписано в печать 26.12.2018 г.

Печать офсетная с оригинала заказчика.

Отпечатано в типографии ФГБНУ «ТИНРО-центр»

г. Владивосток, ул. Западная 10