

УДК 595.371.13 (268.45)

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *GAMMARUS OCEANICUS*
(CRUSTACEA: AMPHIPODA) В КОЛЬСКОМ ЗАЛИВЕ

Икко Н.В.

*Мурманский государственный педагогический университет,
Мурманск, Россия*

Исследована сезонная динамика половой структуры популяции *Gammarus oceanicus* в южной части Кольского залива. Установлено, что на протяжении большей части года соотношение полов близко к 1:1, а в августе и сентябре преобладают самцы. Показано, что такое соотношение полов является результатом преобладания в каждом поколении гаммарусов особей одного пола. Выявлена зависимость между соотношением полов в отдельных генерациях и температурой воды. В генерациях, которые формировались при низких температурах, преобладали самцы; в генерациях, которые формировались при высоких температурах, преобладали самки.

Ключевые слова: *Gammarus oceanicus*, половая структура популяции, соотношение полов, определение пола.

Половая структура популяции представляет собой количественное соотношение самцов и самок в разных возрастных группах. Различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов: первичное отражает соотношение самцов и самок в момент формирования зиготы, вторичное – среди новорожденных особей, третичное – в момент наступления половой зрелости [6]. Амфиподы являются раздельнополыми животными, и, как у подавляющего большинства таких организмов, их пол определяется на генотипическом уровне [13]. Как известно, такой механизм обеспечивает первичное соотношение полов равным 1:1. Однако в популяциях амфипод часто наблюдаются отклонения от этого классического соотношения. Известно о существовании некоторых внешних и внутренних факторов, которые могут оказывать влияние на процесс формирования пола у этих беспозвоночных. К таким факторам относятся температура [12], фотопериод [9, 15] и присутствие паразитов [9]. Отклонения в соотношении полов могут также появиться в результате разной продолжительности жизни [11, 16] или скорости созревания самцов и самок [10], в результате пространственной сегрегации самцов и самок по горизонтам литорали

[8, 7, 17] или в результате различной смертности самцов и самок на ювенильных стадиях [11, 14].

В настоящей статье анализируется половая структура популяции *Gammarus oceanicus* – амфипод, являющихся одними из самых массовых на побережье северных морей. Бокоплавцы этого вида являются полициклическими животными и размножаются несколько раз на протяжении жизни [5]. Период размножения *G. oceanicus* в Кольском заливе начинается в ноябре, когда появляются первые копулирующие пары, и заканчивается в августе. В сентябре и октябре наблюдается перерыв в размножении, характерный для всех популяций данного вида. Самки откладывают первую порцию яиц в выводковые сумки в декабре и вынашивают их на протяжении всех зимних месяцев. В марте из этих яиц появляется первая генерация молодежи. После этого самки линяют и откладывают очередную порцию яиц. Всего за период размножения в популяции из Кольского залива отмечается появление четырех генераций – в марте, начале мая, середине июня и в августе [2]. Нашей задачей было проследить сезонную динамику соотношения полов в рассматриваемой популяции *G. oceanicus* и выяснить, оказывает влия-

ние температура и фотопериод на формирование пола у особей этого вида.

Материал и методика

Для выполнения поставленной задачи были проанализированы 42 бентосные пробы, собранные на литорали в южном колене Кольского залива в районе Абрамыса в период с февраля 2002 г. по январь 2003 г. (рис. 1). Отбор проб производился ежемесячно, в периоды максимальных отливов. При взятии всех проб использовалась рамка размером 0,25 м². Собранный

материал фиксировали 4% формалином. В камеральных условиях устанавливали видовую принадлежность гаммарусов [5] и определяли пол. Самцов идентифицировали по наличию у них семенных мешков на вентральной части последнего переонального сегмента, самок – по наличию элементов marsupialных сумок в основании первых четырех пар переопод. Проверка статистических гипотез осуществлялась с помощью метода χ^2 .



Рис. 1. Карта-схема расположения района исследований

Результаты и обсуждение

Анализ сезонной динамики соотношения полов в поселении *G. oceanicus* в районе Абрам-мыса в 2002-2003 гг. показал, что на протяжении большей части года соотношение самцов и самок близко к 1:1 с небольшим преобладанием самок (рис. 2). Статистически значи-

мое отклонение от классического соотношения наблюдалось лишь в отдельные месяцы. В конце февраля, августе и сентябре в поселении преобладали самцы, причем в сентябре их численность превышала численность самок в 2,8 раза ($p < 0,01$). В июне большинство составляли самки ($p < 0,05$).

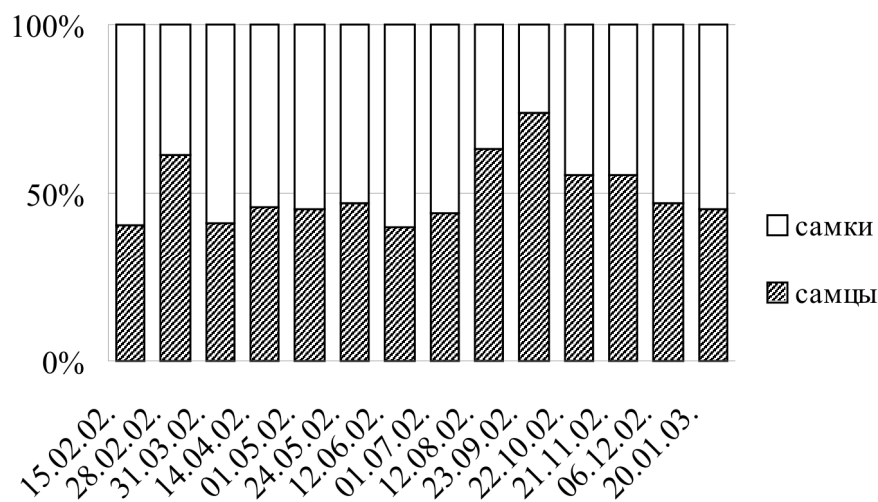


Рис. 2. Соотношение самцов и самок в поселении *G. oceanicus* в южной части Кольского залива (Абрам-мыс) в 2002-2003 гг.

Из литературных данных известно, что в других популяциях этого вида часто отмечаются неравное соотношение полов в течение года. Так, на побережье пролива Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря в 1972 году летом преобладали самцы, осенью соотношение сдвигалось в сторону самок, зимой и ранней весной большинство составляли самки [1]. В губе Ярнышной Баренцева моря в период с 1978 по 1982 гг. летом всегда преобладали самцы, к началу перерыва в размножении соотношение полов выравнивалось, а зимой большинство составляли самки [3]. В двух бухтах Кандалакшского залива Белого моря в течение 1997 года соотношение полов изменялось по-разному. В бухте Круглой весной преобладали самки, летом – самцы, а осенью, к началу перерыва в размножении, соотношение полов выравнивалось. В бухте Иванов Наволок весной и осенью большинство составляли самки, а летом количество самцов и самок становилось примерно одинаковым [4].

Одной из причин сезонной динамики соотношения полов авторы вышеуказанных исследований называют преобладание в каждом поколении гаммарусов особей одного пола, что может быть связано с температурными условиями в момент формирования генераций. Давно из-

вестно, что формирование пола у гаммарид детерминируется температурными условиями, при которых происходят ранние стадии онтогенеза [12]. Так, у *G. duebeni* при температуре ниже 5 °С продуцируются самцы, свыше 8 °С продуцируются самки, между 5 и 8 °С – и самцы, и самки. Т.А. Бек [1] на примере популяций трех видов беломорских гаммарусов показала, что определяющее влияние на формирование пола оказывает не абсолютное значение температуры воды, а направление ее изменения: при понижающейся температуре формируются преимущественно самцы, при повышающейся – самки.

Нами была исследована сезонная динамика соотношения самцов и самок среди особей разных генераций в популяции *G. oceanicus* из Кольского залива. Установлено, что в каждой генерации соотношение полов неодинаково. Среди бокоплавов, вышедших из выводковых сумок в марте и мае, преобладали особи мужского пола (среднее соотношение полов в течение года составляло 3,3 и 1,5 соответственно); среди родившихся в июне – особи женского пола (среднее соотношение 0,4). Среди бокоплавов, родившихся в августе, соотношение полов в целом составляло 1:1. (табл. 1).

Таблица 1

Соотношение самцов и самок среди особей, принадлежащих разным поколениям

Но- мер ге- не- ра- ции	Среднее соотноше- ние полов в поколении	Время откладки яиц, из которых формируется поколение	Среднемесячная температура воды на момент отклад- ки яиц, °С	Время появле- ния ге- не- рации	Среднемесячная тем- пература воды на момент появления поколения, °С
I	3.3±0.5	декабрь	2.4	март	0.9
II	1.5±0.1	февраль	0.9	май	3.6
III	0.4±0.05	март	1.7	июнь	8.4
IV	1.1±0.14	июнь	8.4	август	10.9

Была проанализирована зависимость соотношения полов в популяции от значений температур в момент выхода молоди из выводковых сумок и в момент оплодотворения яиц (рис. 3). Установлено, что существует тесная корреляционная связь между температурой воды в момент выхода молоди из марсупиумов и соотношением полов ($r = 0,83$): при низких значениях температуры в выводке преобладают самцы, при высоких - самки. Также проанализи-

зирована зависимость соотношения полов в популяции от направления изменения температуры воды (рис. 4). Выявлена высокая степень корреляции между направлением изменения температуры в момент оплодотворения яиц и соотношением полов ($r = 0,77$): когда температура воды идет на понижение, в выводке формируются преимущественно самцы; когда температура идет на повышение – самки.

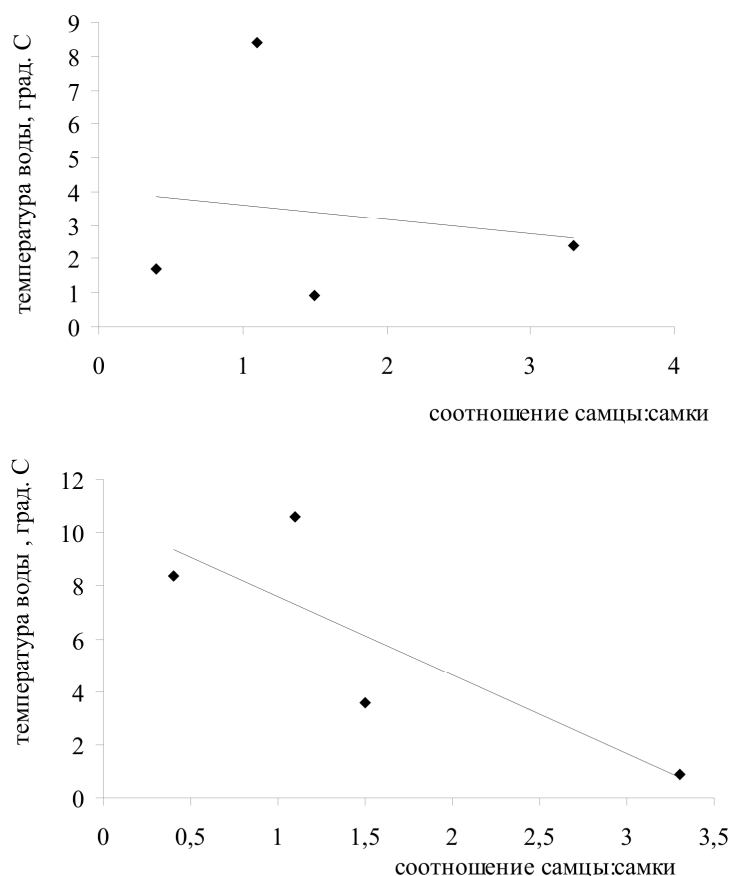


Рис. 3. Зависимость между соотношением полов в популяциях *G. oceanicus* и температурой воды:
 а) температура воды на момент откладки яиц, из которых формируется поколение;
 б) температура воды на момент выхода популяции из марсупиумов

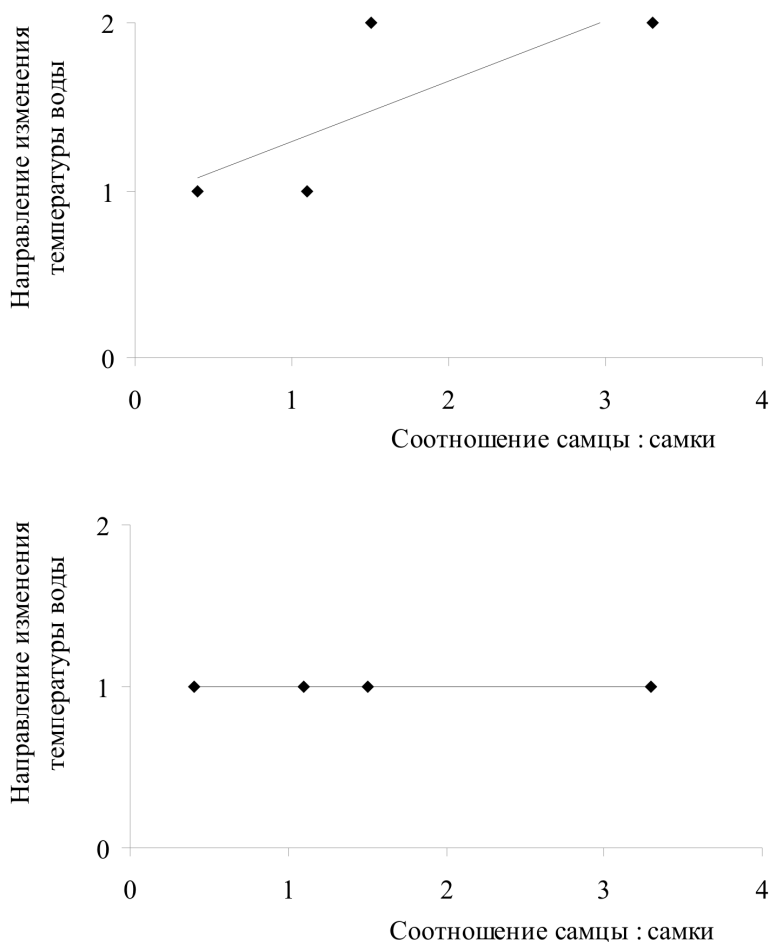


Рис. 4. Зависимость между соотношением полов в генерациях *G. oceanicus* и направлением изменения температуры воды:

- а) направление изменения температуры воды на момент откладки яиц, из которых формируется генерация;
 б) направление изменения температуры воды на момент выхода генерации из марсупиумов.
 Обозначения на оси ординат: 1 – температура воды идет на повышение;
 2 – температура воды идет на понижение

Некоторые исследователи в качестве ведущего фактора, влияющего на определение пола у гаммарид, называют фотопериод. В лабораторных экспериментах, проведенных Х. П. Балнеймом [9] на *Gammarus dubeni*, было показано, что при длинном световом дне (16 часов) в выводке формируются преимущественно самцы, при коротком (8 часов) – самки. Критической переходной точкой является длина светового дня 14 часов. Однако наши исследования показали, что в естественных условиях для *Gammarus oceanicus* из Кольского залива данная закономерность не подтверждается. Среди особей первой

генерации, которая формируется в условиях полярной ночи и короткого светового дня, преобладают самцы, а среди особей третьей генерации, которая формируется в условиях полярного дня, преобладают самки.

Таким образом, нами показано, что формирование пола у *G. oceanicus* зависит от температуры воды: направление ее изменения, возможно, более важно для ранних стадий оогенеза и могут определять первичное соотношение полов, а ее абсолютные значения, по-видимому, более важны для более поздних стадий эмбриогенеза и определяют вторичное соотноше-

ние полов. По этой причине среди особей первых двух генераций, родившихся в марте и мае и пополняющих взрослую часть популяции в августе и сентябре, преобладают самцы. В октябре и ноябре начинают приобретать вторичные половые признаки особи, родившиеся в июне. Среди них преобладают самки, и соотношение

полов в популяции выравнивается. В дальнейшем в популяции поддерживается приблизительно одинаковое количество самцов и самок. Незначительные отклонения от пропорции 1:1 в течение года могут возникать вследствие возрастной элиминации бокоплавов или сегрегации особей разных полов по горизонтам литорали.

SEX STRUCTURE OF THE POPULATION OF *GAMMARUS OCEANICUS* (CRUSTACEA: AMPHIPODA) IN KOLA BAY

Ikko N.V.

Murmansk state pedagogical university, Murmansk, Russia

The seasonal variability of sex structure of population *Gammarus oceanicus* in the southern part of Kola bay has been studied. Sex ratio in August and September is male biased, and during other part of year the quantity of males and females is almost equal. It is shown, that such sex ratio is caused by predominance of males or females in each generation. A connection was found between the sex ratio in separate generation and the water temperature. In generations which were formed at temperatures below 4°C prevailed males; in generations which were formed at temperatures above 8°C prevailed females.

Keywords: *Gammarus oceanicus*, sex structure of population, sex ratio, sex determination