**Таблица 1.** Параметры финальной модели, описывающей связь вероятности встречи левосторонних особей с размером и местом вылова речной камбалы в Белом море. За базовый уровень дискретного фактора “Bay” взят Onega bay.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **Term** | **Parameter** | **SE** | **Z-statistic** | **p.value** |
| (Intercept) | -1.367 | 0.092 | -14.805 | <0.001 |
| Length | 0.017 | 0.005 | 3.726 | <0.001 |
| BayDvina Bay | -1.898 | 0.074 | -25.632 | <0.001 |
| BayKandalaksha Bay | 0.184 | 0.128 | 1.437 | 0.150 |
| BayMezen Bay | -2.306 | 0.121 | -19.005 | <0.001 |

Между предикторами “*Bay*” и “*Length*” статистически значимого взаимодействия не выявлено. Это свидетельствует о том, что в каждой из исследованных четырех популяций беломорской камбалы связь частоты реверсивных особей с размером однотипна: частота возрастает по мере увеличения размера. Отношение шансов (odds ratio) встретить реверсивную особь при увеличении размера на 1 см возрастает в e0.017 = 1.02 раза.

в пределах исследованного возрастного ряда отношение шансов встретить левостороннюю особь возрастает в e0.31=1.4 раза.

Рассмотрение представленных материалов по речной и звездчатой камбале позволяет отметить следующие существенные моменты. Во-первых, в большинстве цитированных работ для анализа тренда рассматривался не весь размерный ряд выловленных рыб, а сравнивались лишь 2 части одной выборки, состоящие условно из мелких и более крупных рыб соответственно. Такой анализ может искажать возможные изменения в пропорциях морф, происходящих с увеличением возраста рыб, из-за субъективного подхода к выделению сравниваемых размерных групп. Во-вторых, у обоих видов на репрезентативном материале показаны тенденции как увеличения, так и снижения доли нетипичной морфы у более крупных/старших особей. Возможно, что selective forces and their pressure на выживаемость молоди и взрослых рыб разных морф в отдельных популяциях могут отличаться вследствие различий биотопических условий их обитания в разных участках ареала. В результате выживаемость лево- и правосторонних особей на разных стадиях жизненного цикла в различных популяциях камбал *P.flesus* и *P.stellatus* может также быть разной. В этой связи, по нашему мнению, представляется целесообразным проведение в будущем сравнительного анализа изменений соотношения морф у камбал в следующих 4-х возрастных категориях: сеголетки (0+), неполовозрелые особи (1-2-х годовики), впервые созревающие особи, взрослые особи.

Что касается результатов нашего исследования, то мы полагаем, что у речной камбалы Белого моря выявленное изменение соотношения морф с увеличением размера и возраста рыб связано с более высокой выживаемостью **половозрелых** левосторонних особей по сравнению с правосторонними особями сходных возрастных групп. Как следствие, относительная численность реверсивных рыб в старших возрастных группах возрастает по сравнению с рыбами типичной морфы. Об этом свидетельствует анализ регрессионной модели изменения соотношения морф с возрастом у камбалы Онежского залива. Вопрос о причинах разной селективной смертности половозрелых рыб двух фенотипов остается открытым и для его решения необходимо провести специальные исследования. Можно предположить, что у камбалы Белого моря в первый(е) годы жизни наблюдается повышенная смертность особей нетипичной морфы. Селективная смертность в младших возрастных группах может происходить, в частности, вследствие внутри- или межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы между молодью речной камбалы и полярной камбалы, обитающих совместно в губах и прибрежных мелководных участках Белого моря (Шатуновский, Честнова, 1970; Семушин, Шерстков, 2012). По мере увеличения возраста подросшая речная камбала отходит от берегов и совершает нагульные перемещения на обширные мелководья в открытых участках моря, о чем свидетельствуют наши многолетние наблюдения и траловые уловы в разных акваториях Белого моря. Смена мест нагула, наряду с расширением спектра питания с возрастом, приводит, скорее всего, к снижению напряженности внутри- и межвидовых конкурентных пищевых отношений особей разных морф, что, в свою очередь, может влиять на изменение показателей их естественной смертности. Завершая обсуждение полученных результатов, мы предполагаем, что естественный отбор и конкурентные взаимоотношения гораздо сильнее влияют на выживаемость сеголетков и молодых левосторонних особей речной камбалы в местах их обитания, чем на половозрелых рыб этой же морфы.

Замечание Сухотина

не понял, откуда следует это предположение. Исходя из цифр на картинке 3в, левосторонние вообще почти не умирают, по сравнению с нормальными. Представь популяцию из 100 рыб, возраста 1 год. Судя по картинке, среди них 95 нормальных и 5 левых (5%). К 4 годам левых уже 15% - то есть, если все 5 левых живы, то нормальных из 95 осталось 28. В 7 лет, при 5 бессмертных левых, которых уже 20%, правых будет 20 штук из начальных 95. Это нормальная смертность, а левые вовсе не умирают.

У нас есть факт: при повышении возраста рыбы происходит увеличение частоты реверсивных рыб. Аналогично ведет себя связь с размером, который можно считать коррелятом возраста. Если не учитывать возможности увеличения численности левосторонних (не могут же они иммигрировать откуда-то), то обнаруженную связь между возрастом и частотой реверсивных рыб можно объяснить только уменьшением относительной численности нормальных рыб. Это означает, что смертность (или иная убыль) у нормальных рыб оказывается выше, чем у реверсивных. Могу предложить три объяснения.

1. Реверсивные рыбы, по своей природе, - аномалии. Соответственно, на ранних этапах развития происходит очень сильный отбор на наиболее жизнеспособных особей. У нормальных особей этот отбор может быть слабее. Стало быть, в ту когорту, которую мы анализируем (особи с возрастом 2+ и выше) попадают уже прошедшие сильный отбор уроды (в этой когорте они уже более жизнеспособные) и еще не прошедшие сурового отбора на жизнеспособность нормальные особи. Далее, выжившие реверсивные особи живут долго и смертность у них невелика. У нормальных же особей смертность выше, так как сурового отбора на повышенную жизнеспособность они еще не прошли.
2. Можно предположить, что реверсивные особи и нормальные особи занимают разные экологические ниши (например питаются разной пищей или как-то иначе расходятся по разным нишам). Тогда среди малочисленных реверсивных особей конкуренция должна быть заметно меньше, чем среди более многочисленных нормальных особей. В условиях повышенной конкуренции смертность у нормальных особей будет более высокой, а значит, в более старшие возрастные группы перейдет меньше особей. Однако этой гипотезе противоречит то, что в Онежском и Кандалакшском заливе частота реверсивных особей выше, то есть конкурнеция должна быть выше, чем в Двинском и Мезенском заливах. Тогда угловые коэффициенты в уравнениях, описывающих связь частоты реверсивных рыб с возрастом (размером) в первых двух заливах должны отличаться от угловых коэффициентов во вторых двух заливах. Это означает, что должно быть статистически значимое взаимодействие факторов «размер» и «залив». Мы его не наблюдаем. Стало быть, вероятность этой гипотезы низка.
3. Реверсивные и нормальные рыбы могут отличаться степенью подвижности. Если реверсивные рыбы более оседлые, а нормальные более подвижные, то с возрастом нормальные расплываются из исходной популяции, а инвертированные остаются. Это будет тоже приводить к повышению частоты реверсивных рыб с возрастом.

Завершая обсуждение полученных результатов, мы предполагаем, что естественный отбор и конкурентные взаимоотношения гораздо сильнее влияют на выживаемость сеголетков и молодых левосторонних особей речной камбалы в местах их обитания, чем на половозрелых рыб этой же морфы.

Согласен с ААС. У нас нет данных для этого вывода.