


РГБ ОД
12 ИЮН 1998

На правах рукописи

ДОЛГАНОВ Сергей Михайлович

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА
MIZUNOPECTEN YESSOENSIS В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЕГО
АРЕАЛА

03.00.18 - Гидробиология



Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ВЛИДИВОСТОК

1998

Работа выполнена в Лаборатории генетики Института биологии моря
Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
ведущий научный сотрудник
А.И. Пудовкин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
А.И. Кафанов,
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Л.В. Фрисман

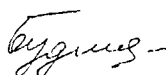
Ведущая организация: Институт океанологии
им. П.П. Ширшова РАН.

Защита состоится 3 июня 1998 г. в 10 часов
на заседании диссертационного совета Д 003.66.01
при Институте биологии моря ДВО РАН по адресу:
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии
моря ДВО РАН

Автореферат разослан 30 апреля 1998 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета, кандидат биологических наук:

 Л.Л. Будникова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Приморский гребешок является важным объектом промысла и культивирования. Многие аспекты его биологии изучены достаточно хорошо. Тем не менее популяционная структура этого моллюска оставалась изученной крайне слабо. Очевидно, что знание популяционной структуры приморского гребешка - необходимая предпосылка рационального использования его запасов и культивирования. Без понимания процессов на популяционном уровне, без выделения популяций и их групп невозможно грамотное описание внутривидового разнообразия. Без популяционного подхода немыслима организация длительной эксплуатации любых живых природных ресурсов.

Цель и задачи исследования. Целью работы было изучение популяционной структуры приморского гребешка. Для более полного и правильного понимания его популяционной структуры было необходимо решить следующие задачи:

1. Определить степень различий между поселениями приморского гребешка, расположенными в разных участках ареала и выяснить, какие факторы влияют на популяционную структуру этого вида.
2. Исследовать временную динамику генотипического состава поселений этого моллюска.
3. Как можно подробно и полно охватить исследованием ареал данного вида с целью установить возможные границы популяций.

Научная новизна. Подобраны аллозимные маркеры, на основании анализа изменчивости которых появилась возможность выявлять внутривидовые группировки у приморского гребешка. С помощью этих маркеров, впервые исследована популяционно-генетическая структура гребешка *M. yessoensis* на столь значительной части его

ареала. Показаны особенности структуры его популяций в Приморье и в Сахалино-Курильском регионе. Рассмотрены факторы, влияющие на формирование популяционной структуры у этого моллюска.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты проведенных исследований позволили описать популяционно-генетическую структуру хозяйственно важного вида - приморского гребешка. Такие данные полезны при планировании промысла этого ценного моллюска. Особенности популяционной структуры гребешка необходимо учитывать при организации хозяйств по его разведению. Поскольку получены данные, что поселения гребешка, расположенные в водах Приморья, генетически гомогенны, то, по видимому, молодь гребешка, выращенную в хозяйствах марикультуры, беспрепятственно можно расселять на любых подходящих акваториях Приморья без опасения нарушить исторически сложившуюся популяционную структуру.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на 3-й региональной конференции молодых ученых и специалистов Дальнего Востока (Южно-Сахалинск, 1986), на 8-ой международной конференции по пектинидам в Шербурге (Франция, 1991), на ежегодных научных конференциях ИБМ ДВО РАН в 1992 и 1996 гг., на совместном заседании Гидробиологического и Генетического семинаров в 1998 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 143 страницах машинописного текста и состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа содержит 11 рисунков и 15 таблиц. Список литературы включает 130 работ, из них 69 на русском языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Приморский гребешок: биология, распространение, популяционная структура (обзор литературы).

1. 1. В разделе дается биологическая характеристика объекта исследования. Обращается внимание на те особенности биологии гребешка, которые оказывают влияние на его популяционную структуру, а именно: большая плодовитость, растянутость нереста, наличие планктотрофной личинки, длительное время находящейся в планктоне.

1. 2. В разделе приводятся данные о распространении и распределении запасов гребешка *M. yessoensis*. Обращается внимание на то, что на всем ареале гребешок образует естественные скопления, насчитывающие сотни тысяч особей, которые длительное время занимают подходящие для обитания участки морского дна. Такие скопления, в дальнейшем, называются естественными поселениями гребешка.

1. 3. В разделе приводятся опубликованные в печати результаты исследований популяционной структуры приморского гребешка. Популяционная структура гребешка исследована крайне недостаточно. Имеющиеся данные о его популяционной структуре далеко неполны и противоречивы.

На основании анализа изменчивости морфометрических признаков раковины у гребешка не удавалось выявить какие-либо внутривидовые группировки. Как правило все сравниваемые выборки достоверно различались между собой. Значительная зависимость морфометрических признаков раковины от возраста и экологических условий не позволяет использовать их для изучения популяционной

структуры этого моллюска. Для таких целей целесообразно использовать генетико-биохимические маркеры - электрофоретически выявляемые варианты белков (Логвиненко и др., 1982; Правдухина и др., 1987). Тем не менее популяционных исследований гребешка с использованием генетико-биохимических методов выполнено тоже крайне мало. Причем результаты одних исследователей говорят об отсутствии дифференциации между поселениями гребешка на значительных участках ареала. И даже поселения, разделенные большими расстояниями (участками открытого моря), относят к единой популяции (Правдухина, 1984; Правдухина и др., 1987). Другие авторы считают, что между поселениями гребешка, находящимися даже на небольших расстояниях одно от другого, обнаруживаются существенные различия. И такие поселения рассматриваются как независимые от других, самовоспроизводящиеся популяции (Брегман, 1979; Kijima et al., 1984).

ГЛАВА 2. Материал и методы.

2. 1. В разделе дается подробная характеристика метода электрофореза белков. Электрофорез белков, в настоящее время, является самым распространенным, хорошо разработанным методом по сбору данных о генетической изменчивости в популяциях самых разных видов (Айала, 1984; Алтухов, 1997). Это объясняется ясной генетической природой белкового полиморфизма и возможностью исследовать большее число особей по многим генным локусам со сравнительно небольшими затратами времени и средств.

2. 2. В разделе описывается сбор материала и метод его исследования. Приводится карта-схема района исследований.

В период с 1985 по 1990 год была взята 31 выборка из 19 естественных поселений гребешка, расположенных в российских

прибрежных водах континентального побережья Японского моря. Из некоторых поселений выборки брались несколько раз. Всего в этом районе исследовано более 3550 моллюсков. В 1989 и 1990 гг. было взято 8 выборок (780 моллюсков) из 5 поселений, расположенных в Сахалино-Курильском районе (см. Рис. 1).

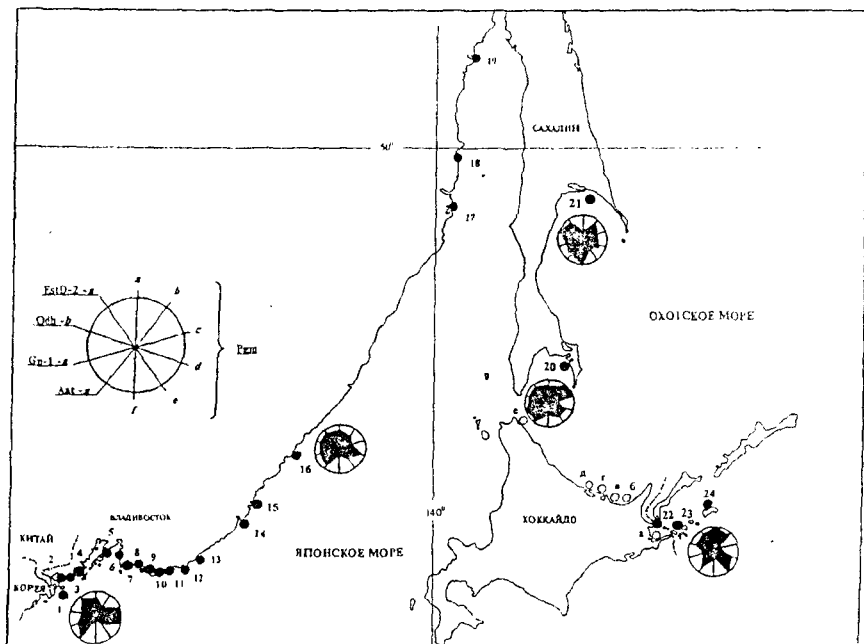


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1-24 - поселения гребешка, из которых взяты выборки для данного исследования: 1 - о. Фуругельма (б. Западная); 2 - зал. Посыета; 3 - б. Тронцы; 4 - зал. Славянский; 5 - м. Шкота; 6 - Уссурийский зал. (б. Андреева); 7- прол. Стрелок; 8 - зал. Восток; 9 - б. Козьмина; 10 - б. Успения; 11 - б. Мелководная; 12 - б. Соколовская; 13 - б. Кит; 14 - зал. Ольги; 15 - зал. Владимира; 16 - б. Удобная; 17 - б. Ванина; 18 - рейд Быки; 19 - зал. Чихачева (порт Де-Кастри); 20 - зал. Анива; 21 - зал. Терпения; 22 - зал. Измены (о. Кунашир); 23 - о. Анучина; 24 - о. Шикотан. а-е - поселения гребешка, исследованные японскими авторами. Окружности - круговые диаграммы (полигоны Серебровского), показывающие различия между основными популяциями гребешка по 10 наиболее информативным аллелям.

Гребешков отлавливали водолазы с глубин до 30 метров. Объем выборки составлял около 100 животных. У каждого моллюска брали кусочек ткани мускула-замыкателя для электрофоретического анализа, а по раковине определяли возраст. При определении возраста гребешков использовали методику, предложенную Силиной (1978).

У каждого моллюска была исследована изменчивость 6 белков: фосфоглюкомутазы (PGM), глюкозофосфатизомеразы (GPI), аспаратаминотрансферазы (AAT), октопиндегидрогеназы (ODH), эстеразы Д (ESTD) и общих водорастворимых белков (GP). Эти белки были отобраны из большого числа (более 30) белковых систем, потому, что они легко и надежно выявляются в крахмальном геле с использованием одной буферной системы. Все активны в мышечной ткани, а хорошее разделение не вызывает сомнений в правильности интерпретации зимограмм (зимограммами называются гели с выявленной белковой активностью).

2.3. В разделе приведены использованные в данной работе биометрические методы анализа популяционной изменчивости.

При оценке значимости различий аллельных частот между выборками, а также значимости различий между наблюдаемыми численностями генотипов и ожидаемыми из соотношения Харди-Вайнберга использовали стандартный χ^2 -критерий (Животовский, 1991).

Для характеристики генетического сходства выборок использовали коэффициент генетической идентичности Нея (I). На основе величины I рассчитывалось стандартное генетическое расстояние $D = -\ln I$ (Nei, 1972). Для характеристики степени дифференциации между поселениями рассчитывался коэффициент генетической дифференциации - G_{ST} (Nei, 1973).

Для анализа неравновесия по сцеплению использовали программу DIS из пакета программ для анализа генетических данных

(Lewis & Zaykin, 1996), которая производит пермутационный точный тест на неравновесность двулокусных генотипов с учетом всех имеющихся в локусах аллелей.

При проведении множественных тестов рассчитывалась поправка на множественность сравнений по формуле Шидака (Sokal & Rohlf, 1981).

Для визуализации различий между популяциями гребешка по аллельным частотам строились круговые диаграммы (полигоны Серебровского). Для представления о степени генетического сходства выборок строили дендрограммы, используя Неевские стандартные генетические расстояния (D). При построении дендрограмм применяли невзвешенный парно-групповой метод кластеризации (Sneath & Sokal, 1973). Другим способом графического представления сходства выборок был один из методов многомерной статистики - метод главных компонент (Животовский, 1991). Для расчета коэффициентов сходства, построения дендрограмм и размещения выборок в пространстве главных компонент использовались статистические пакеты BIOSYS (Swofford & Selander, 1981) и NTSYS (Rohlf, 1988).

ГЛАВА 3. Результаты

3. 1. В разделе дается описание электрофоретической изменчивости исследованных белков. Приводится схема электрофоретических спектров шести полиморфных локусов, кодирующих эти белки (*Pgm*, *Aat*, *EstD-2*, *OdH*, *Gpi* и *Gp-1*), и фотографии зимограмм двух из них (*Pgm* и *Gp-1*), по которым наблюдаются наибольшие различия между популяциями у гребешка *M. yessoensis*.

3. 2. В разделе приводятся результаты популяционно-генетического исследования естественных поселений гребешка *M. yessoensis*.

В данной работе была исследована генетическая изменчивость шести полиморфных генных локусов в 39 выборках из 24 естественных поселений гребешка. Для каждого поселения гребешка, из которого выборки брались несколько раз в разные годы, провели тест на гетерогенность аллельных частот между повторными выборками. Существенных различий между ними не наблюдалось ни в одном поселении. Поэтому повторные выборки объединялись. В дальнейшем рассматриваются объединенные данные. Приводится таблица, в которой даны аллельные частоты 6 полиморфных локусов в 24 исследованных поселениях гребешка и количество изученных моллюсков в каждом поселении.

Был проведен тест на гетерогенность аллельных частот изученных полиморфных локусов среди 24 исследованных поселений гребешка. Тест выявил статистически высоко значимые различия между поселениями. Наиболее ярко различия выражены по локусам *Pgm* и *Sp-1*, весомый вклад вносит и локус *Aat*. Высоко существенно и суммарное значение χ^2 ($p < 0.00001$).

На Рис. 2 представлены дендрограмма и диаграмма, на которых графически показаны генетические различия между всеми исследованными поселениями гребешка. Можно видеть, что поселения из Приморья образуют компактный кластер, хотя поселение гребешка с о. Фуругельма (1) несколько отстоит от остальных. Если анализировать все 19 поселений гребешка из Приморья вместе, то суммарное значение χ^2 -теста на гетерогенность аллельных частот исследованных локусов статистически значимо - $\chi^2 = 236.70$ (d.f.=198), $p < 0.032$. Но гетерогенность в приморские поселения привносится единственной выборкой - выборкой с о. Фуругельма. Между остальными 18 поселениями гребешка из Приморья различия статистически не существенны - $\chi^2 = 209.47$ (d.f.=187), $p > 0.12$.

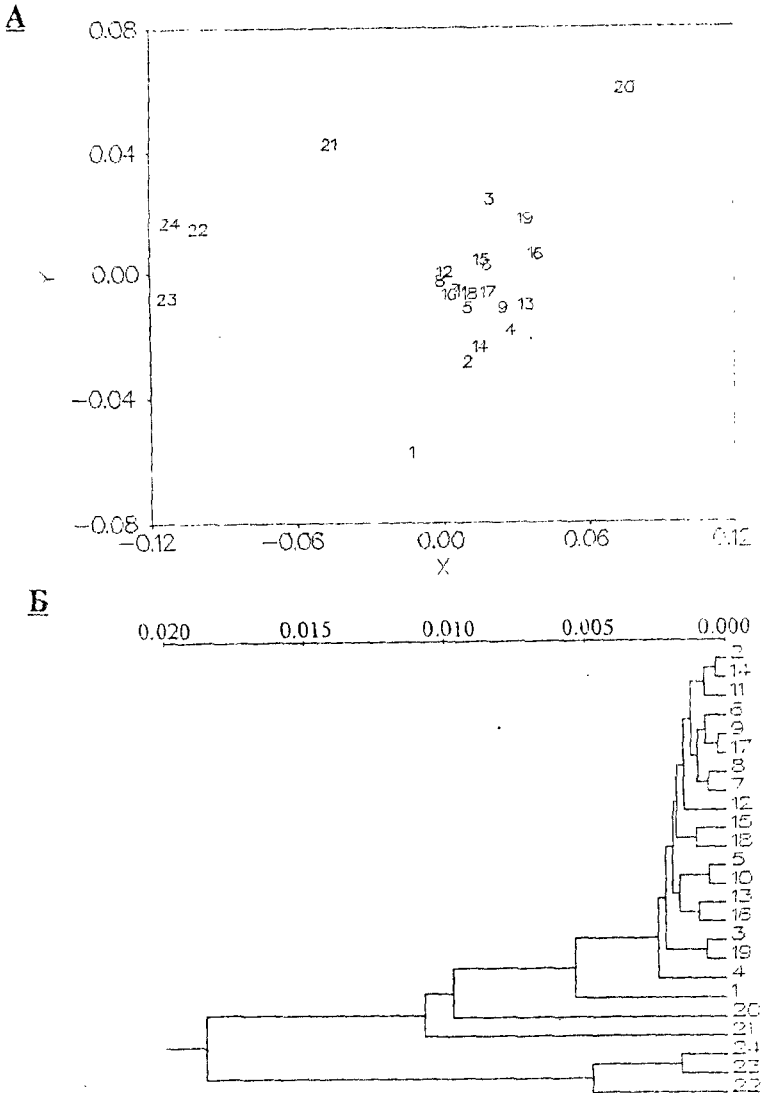


Рис. 2. Диаграмма (А) и дендрограмма (Б), графически показывающие генетические различия по 6 полиморфным локусам между 24 поселениями гребенка *M. yessensis*. А - поселения представлены в координатах двух главных компонент общей многомерной дисперсии, вычисленной по матрице генетических расстояний Нея. Б - по оси абсцисс - стандартное генетическое расстояние Нея. Обозначение поселений то же, что и на Рис. 1.

Это позволяет объединить выборки из 18 приморских поселений. Между поселением гребешка с о. Фуругельма (1) и объединенной выборкой, включающей все другие приморские поселения (2-19), тест на гетерогенность аллельных частот (Табл. 1) выявил высокозначимые различия $\chi^2 = 27.96$ (d.f.=11), $p < 0.004$.

Таблица 1. Результаты χ^2 -теста на гетерогенность аллельных частот 6 полиморфных локусов между поселениями гребешка *M. yessoensis* из Приморья.

локус	количество аллелей	значения χ^2	d.f.	p
Между всеми 19 поселениями из Приморья				
<i>Pgm</i>	6	115.655	90	0.036
<i>Gpi</i>	2	24.094	18	0.152
<i>Aat</i>	2	15.823	18	0.605
<i>Odh</i>	3	44.999	36	0.145
<i>EstD-2</i>	2	19.584	18	0.357
<i>Gp-1</i>	2	16.547	18	0.554
суммарно		236.703	198	0.031
Между 18 поселениями, исключая поселение с о. Фуругельма				
<i>Pgm</i>	6	106.268	85	0.059
<i>Gpi</i>	2	22.758	17	0.157
<i>Aat</i>	2	11.139	17	0.849
<i>Odh</i>	3	37.415	34	0.315
<i>EstD-2</i>	2	18.768	17	0.342
<i>Gp-1</i>	2	13.123	17	0.728
суммарно		209.471	187	0.125
Между объединенной приморской выборкой* и выборкой с о. Фуругельма				
<i>Pgm</i>	6	9.656	5	0.086
<i>Gpi</i>	2	1.502	1	0.220
<i>Aat</i>	2	4.596	1	0.032
<i>Odh</i>	3	7.964	2	0.019
<i>EstD-2</i>	2	0.800	1	0.371
<i>Gp-1</i>	2	3.440	1	0.064
суммарно		27.957	11	0.003

d.f. - число степеней свободы; p - вероятность нулевой гипотезы (отсутствие различий); *- объединены 18 приморских поселений, за исключением поселения из б. Западная о. Фуругельма (1). Выделены статистически значимые величины.

У 1563 моллюсков из объединенной приморской выборки определялся возраст. Это позволило сформировать семь возрастных

групп. В каждую группу входили моллюски одного возраста: в первую вошли гребешки в возрасте 1 год, в последнюю - гребешки 7 лет и старше. Между этими возрастными группами не было выявлено различий в частотах аллелей.

Гребешки группировались также в зависимости от года их рождения. Таких групп получилось 9 (начиная с 1979 г. и заканчивая 1987 г.). Значимых различий в частотах аллелей между этими группами не обнаружено.

И на дендрограмме, и на диаграмме (Рис. 2) три курильских поселения - в зал. Измены (22), у о. Анучина (23) и у о. Шикотан (24) - оказываются близкими друг к другу. Из Табл. 2, где представлены суммарные генетические различия по 6 исследованным локусам между 7 поселениями гребешка, следует, что между курильскими поселениями вообще нет статистически существенных различий по частотам аллелей изученных локусов.

Таблица 2. Суммарные генетические различия по 6 полиморфным локусам между 7 поселениями гребешка *M. yessoensis*.

поселения	(2-19)	(1)	(23)	(24)	(22)	(20)	(21)
Приморье(2-19)	3453.9	0.005	0.019	0.017	0.017	0.008	0.009
Фурутельма (1)	0.0030	99.5	0.015	0.016	0.016	0.021	0.016
Анучина (23)	0.0001	0.0003	99.2	0.002	0.006	0.043	0.013
Шикотан (24)	0.0001	0.0001	<i>0.4275</i>	141.3	0.003	0.038	0.009
Измены (22)	0.0001	0.0001	<i>0.0592</i>	<i>0.1854</i>	99.8	0.036	0.013
Анива (20)	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	293.7	0.021
Терпения (21)	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	139.0

Выше диагонали - генетические расстояния. Нея, ниже диагонали - статистическая существенность (вероятность нуль-гипотезы) гетерогенности аллельных частот. На диагонали - объемы выборок (средние гармонические числа особей, исследованных по каждому локусу). Цифры в скобках - обозначение данного поселения на карте-схеме Рис. 1.

Из этой же таблицы видно, что при сравнении поселений из Приморья, с сахалинскими и курильскими между ними обнаруживаются статистически высокозначимые различия. Таким образом изученные нами 24 поселения можно сгруппировать в 5 генетически различающихся групп: а) - фуругельмское поселение (1), б) - остальные приморские поселения (2-19=II), в) - поселения в зал. Анива (20), г) - поселения в зал. Терпения (21), д) - курильские поселения (22-24=K). Поселения гребешка, входящие в каждую группу, образуют генетически гомогенную совокупность, в то же время между группами выявляются статистически существенные генетические различия. Максимальные различия между группами обнаруживаются по локусу *Gp-1*. Показатели генетической дифференциации $G_{ST}=0.059$ и генетического расстояния $\hat{D}_{Nei}=0.0706$ по этому локусу максимальны.

Максимальное генетическое расстояние наблюдается между группой курильских поселений и анивским (K/20) - $\hat{D}_{Nei} = 0.037$. Следующие по степени различий пары поселений (в обоих случаях $\hat{D}_{Nei} = 0.021$) - фуругельмское и анивское (1/20) и из заливов Анива и Терпения (20/21).

О характере различий между пятью группировками гребешка можно судить по крутовым диаграммам (см. Рис. 1). Заштрихованная часть окружности показывает изменения частот 10 наиболее информативных аллелей в этих группах поселений. На рисунке видна уникальность аллельного состава в каждой из них.

ГЛАВА 4. Обсуждение

4. 1. В разделе сопоставляются полученные нами данные по изменчивости шести белков, с данными других авторов, исследо-

вавших генетическую изменчивость у приморского гребешка, с целью унифицировать обозначения аллозимных фенотипов. Обсуждается возможное соответствие между аллелями полиморфных локусов, исследованных у приморского гребешка разными авторами.

4. 2. В разделе обсуждаются особенности популяционной структуры гребешка *M. yessoensis* в Приморье и возможные причины, оказывающие влияние на ее формирование. Рассматриваются данные других авторов, изучавших популяционную структуру гребешка в Приморье.

Представленные в Табл. 1 данные показывают, что 18 поселений гребешка из прибрежных вод Приморья однородны по частотам аллелей исследованных локусов. Поэтому можно полагать, что поселения гребешка, расположенные вдоль береговой линии от зал. Посыета на юге до зал. Чихачева на севере принадлежат к одной, генетически единой популяции. Поселение гребешка в б. Западной о. Фуругельма значительно отличается от этой популяции по частотам аллелей исследованных локусов.

По-видимому, генетическую гомогенность приморской популяции гребешка на столь существенном расстоянии можно объяснить значительным уровнем обмена личинками между поселениями вдоль всего приморского побережья. Этому может способствовать высокая плодовитость гребешка, растянутость нереста, длительная стадия пелагической личинки и течения. Берега Приморья подвержены воздействию холодных течений с южной составляющей. В северной мелководной части Татарского пролива - это течение Шренка. У материкового склона глубоководной котловины Японского моря течение Шренка продолжается Приморским течением. Летом это течение следует в пределах мелководья Приморья ослабленным потоком на юг, параллельно береговой

линии до зал. Петра Великого (Юрасов, Яричин, 1991). Все это создает благоприятные условия для генного обмена между приморскими поселениями гребешка, даже удаленными друг от друга на значительные расстояния.

Особый интерес вызывает ситуация на юге Приморья. Здесь выборка из бух. Западной о. Фуругельма статистически существенно отличается по частотам аллелей от других приморских поселений гребешка, расположенных на расстоянии всего 20-50 км от нее. Возможно, что поселение гребешка в бух. Западной находится под влиянием (занос личинок) популяции гребешка, которая расположена на юге в водах Кореи. Сведения о том, что воды теплого Цусимского течения достигают зал. Петра Великого, мы находим в работах Данченкова с соавт. (Danchenkov et al., 1997). Такая картина течений подтверждает возможность притока личинок в фуругельмское поселение с юга, что и создает, видимо, обнаруженные различия. Такому пониманию соответствуют находки в южной части зал. Петра Великого некоторых видов субтропических моллюсков и других беспозвоночных, не встречающихся в остальной части приморского побережья.

Если наше предположение о притоке личинок с юга справедливо, то в фуругельмском поселении должно наблюдаться неравновесие по сцеплению (неслучайное распределение двулокусных генотипов). В работе Нея и Ли (Nei & Li, 1973) показано, что при смешении генетически различных популяций в образовавшейся смешанной популяции будет наблюдаться двулокусное гаметическое неравновесие, тем более выраженное, чем значительнее различия в частотах аллелей в исходных популяциях.

Для проверки нуль-гипотезы, состоящей в том, что частоты двулокусных генотипов равны произведению частот соответствующ-

ших однолокусных генотипов использовался пермутационный точный тест (Zaykin et al., 1995). Для фуругельмской выборки $\chi^2 = 46.53$ (чему соответствует $p < 0.03$), для объединенной приморской выборки $\chi^2 = 23.24$ ($p > 0.50$). Таким образом, в поселении гребешка близ о. Фуругельма имеется неслучайное распределение двулокусных генотипов; иными словами наблюдается генотипическое неравновесие, а в объединенной приморской выборке не наблюдается неравновесности. Не наблюдается генотипическое неравновесие ни в одном из 18 приморских поселений и по отдельности.

В приморских поселениях гребешка отсутствуют статистически значимые генетические различия между особями разных лет оседания на протяжении 9 лет. Это также свидетельствует о том, что в приморские поселения гребешка (кроме фуругельмского) не происходит ощутимого заноса личинок из других популяций, или они здесь не выживают. Отсутствуют и возрастные различия. Мы полагаем, что выявленная стабильность генотипического состава во времени свидетельствует об отсутствии действия отбора в отношении исследованных локусов в поселениях гребешка из Приморья, что может быть обусловлено стабильностью среды обитания.

Мы сравнили данные Брегмана (1979), Логвиненко с соавт. (1982) и Правдухиной (1984), исследовавших популяционную структуру гребешка в Приморье, с результатами полученными нами. Для этого приведенные в их работах данные по генотипическому составу поселений этого моллюска мы пересчитали по единой схеме. В результате чего пришли к выводу, что все имеющиеся данные по генотипическому составу поселений гребешка в Приморье хорошо согласуются с результатами нашего исследования.

4. 3. В разделе рассматривается популяционная структура гребешка *M. yessoensis* в Сахалино-Курильском регионе. К анализу

привлекаются данные по генотипическому составу поселений гребешка с северного побережья о. Хоккайдо (Kijima et al., 1984).

Поселения гребешка южных Курильских островов: зал. Измены (22), о. Анучина (23), о. Шикотан (24), как видно из Рис. 2, кластеризуются вместе. Как следует из Табл. 2, между ними не существует статистически значимых различий по аллельным частотам изученных локусов, т.е. они образуют генетически гомогенную совокупность. Можно предположить, что они принадлежат к одной "курильской" популяции. Данная группа поселений существенно отличается от Приморских поселений гребешка и от поселений, расположенных у о. Сахалин. В то же время поселения гребешка у о. Сахалин (зал. Анива и зал. Терпения) отличаются как от приморских, так и друг от друга. Таким образом в Сахалино - Курильском регионе, на основании данных по аллозимной изменчивости 6 полиморфных локусов, можно выделить три района, в которых обитают генетически различающиеся группировки приморского гребешка. Это зал. Анива (юг о. Сахалин), зал. Терпения (юго-восточное побережье о. Сахалин) и Южно-Курильское мелководье.

Выборки гребешка из поселений, расположенных у о. Сахалин и южных Курильских островов, исследовали Брегман (1979), Логвиненко с соавт. (1982), Правдухина (1984) и Правдухина с соавт. (1987). Было показано, что гребешки из зал. Анива (о. Сахалин) отличаются как от гребешков из Приморья, так и от гребешков с о. Хонсю. Гребешки с южных Курил отличаются как от сахалинских и приморских, так и от гребешков из зал. Муцу. Некоторые разногласия между нашими данными и данными Брегмана (1979) и Правдухиной (1984) подробно обсуждались в работе Долганова и Пудовкина (1997). К сожалению перечисленные авторы или использовали для анализа полиморфные локусы,

которые не использовались в нашем исследовании, или электрофорез проводили по другой методике, что делает невозможным включить их данные в совместный анализ.

Достаточно полное исследование популяционной структуры приморского гребешка в прибрежных водах Японии провели Киджима с соавт. (Kijima et al., 1984). В этой работе были исследованы (по 14 аллозимным локусам) 6 естественных поселений гребешка на севере о. Хоккайдо (на Рис. 1 эти поселения обозначены буквами а - е). Авторы, проведя тест на гетерогенность аллельных частот, делают вывод о наличии выраженной субпопуляционной структуры на этом участке ареала гребешка, при этом каждое исследованное поселение представляется генетически уникальным и самовоспроизводящимся. При выполнении этого теста японские авторы, как и Брегман (1979) и Правдухина (1984), не учли, что для корректного проведения теста на гетерогенность нужно было объединить редкие аллели. Мы должным образом пересчитали данные японских авторов и обнаружили, что лишь одно поселение - из лагуны Noto Lake - отличается от других поселений, аллельные частоты в которых вполне гомогенны.

В нашем и японском исследовании 4 локуса оказались идентичными - *Pgm*, *Gpi*, *Aat* и *Gp-1*. После несложной операции идентификации аллелей и объединения редких аллелей, мы смогли включить в анализ популяционной структуры, на ряду с нашими данными, данные по генетической изменчивости этих 4 локусов в поселениях гребешка у о. Хоккайдо. На Рис. 3 видно, что хоккайдские поселения (пять генетически гомогенных поселений объединены и на рисунке обозначены Я2) кластеризуются с нашими курильскими поселениями (выборки из курильских поселений 22-24 объединены и обозначены буквой К).

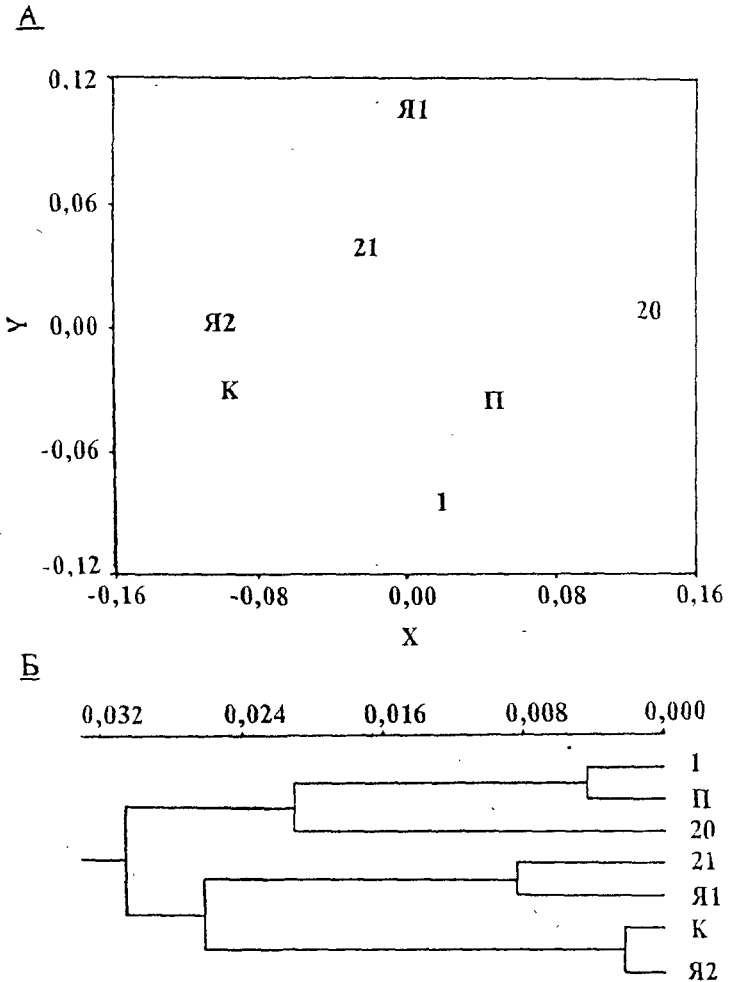


Рис. 3. Диаграмма (А) и дендрограмма (Б), графически показывающие генетические различия по 4 полиморфным локусам (*Pgt*, *Gpi*, *Aat* и *Gr-I*) между поселениями гребешка *M. yessoensis* из Приморья, с о. Сахалин, Курильских и Японских островов. А и Б - то же, что и на Рис. 2. Поселения: 1 - б. Западная; П - объединенное приморское (2-19); 20 - зал. Анива; 21 - зал. Терпения; К - объединенное курильское (22-24); Я1 - оз. Ноторо (о. Хоккайдо); Я2 - объединенное с сев. побережья о. Хоккайдо (а-в, д, е), см. Рис. 1. Данные для поселений с о. Хоккайдо взяты из работы Киджима с соавт. (Kijima et al., 1984).

Поселение из лагуны Ноторо (Я1) оказалось ближе к поселению из зал. Терпения (21). Хотя объединенные курильская (К) и хоккайдская (Я2) выборки кластеризуются близко одна от другой, различия между ними статистически существенны ($p < 0,01$).

Мы использовали точный пермутационный тест с целью проверить, наблюдается ли неравновесие по сцеплению в поселениях гребешка, расположенных в Сахалино-Курильском регионе. Ни в одном поселении не было выявлено неравновесия по сцеплению, что может свидетельствовать о их генетической самостоятельности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, нашими и упомянутыми исследованиями других авторов был охвачен практически весь ареал приморского гребешка. Отсутствуют лишь данные в отношении поселений близ Корейского полуострова. На основании результатов этих исследований популяционно-генетическая структура гребешка представляется нам таковой. Имеются следующие генетически отличающиеся одна от другой группировки гребешка: приморская, простирающаяся вдоль побережья от зал. Посьета на юге до зал. Чихачева на севере; на самом юге приморской популяции находится фуругельмское поселение, существенно отличающееся от остальных приморских поселений (по-видимому из-за притока иммигрантов); поселения зал. Анива; поселения зал. Терпения; курильские поселения; поселения на севере о. Хоккайдо. Сюда можно добавить еще и поселения гребешка в зал. Муцу (север о. Хонсю). Хотя данные по генетической изменчивости гребешка в этом поселении мы не смогли непосредственно включить в анализ, тем не менее, по результатам исследований Логвиненко с соавт. (1982), Правдухиной (1984) и Правдухиной с соавт. (1987) поселения зал. Муцу представляют генетически

самостоятельную группировку, существенно отличающуюся от поселений гребешка в Приморье и в зал. Анива.

К сожалению, на основании имеющихся данных не представляется возможным точно сказать о причинах наблюдаемой генетической дифференциации между поселениями. Вероятно, это сочетание случайного дрейфа генов, дифференцирующего действия естественного отбора, благоприятствующего различным генотипам в разных локальностях, и эпизодического обмена личинками между пространственно разобщенными поселениями.

Обширные участки открытого моря между удаленными поселениями, морские течения могут являться эффективным барьером для обмена личинками. Например, в Охотское море из Японского моря через пролив Лаперуза попадают воды Цусимского течения, которые движутся вдоль западных берегов японских островов Хонсю и Хоккайдо (Юрасов, Яричин, 1991). Поэтому занос личинок с этими водами из приморских или корейских поселений гребешка в Сахалино-Курильский регион маловероятен. Более вероятен обмен личинками между сахалинскими (зал. Терпения и зал. Анива) и курильскими поселениями посредством вод западной ветви Сахалинского течения (Люция Охотского моря, 1984). Но, возможно, циркулирующая вод, формирующаяся в заливах Анива и Терпения препятствует выносу личинок гребешка за пределы этих заливов. К тому же в районе Курильских островов течения носят круговой характер, что тоже не способствует обмену личинками курильских поселений гребешка с сахалинскими (см. там же). Если же обмен личинками (генный поток) между сахалинскими и курильскими поселениями и имеет место, то, по-видимому, он не столь значителен и генетическую дифференциацию между популяциями гребешка обуславливают отбор и дрейф.

Приморские поселения, по-видимому, очень интенсивно обмениваются личинками и поэтому составляют генетически единую популяцию. Этому может способствовать следующее. Приморское течение следует основным потоком на некотором удалении от берега в южном направлении. Между основным потоком и берегом образуется область больших и малых вихрей, особенно в летнее время, когда из-за южных ветров основной поток ослаблен (Юрасов, Яричин, 1991). С другой стороны, по-видимому, гребешок может быть встречен вдоль всего приморского побережья на разных глубинах, где встречаются подходящие грунты. Это могут быть и единичные особи, и скопления с разной плотностью, а в удобных бухтах и заливах - достаточно крупные скопления, хотя от зал. Владимира до зал. Чихачева таких бухт очень мало. Тем не менее это непрерывная цепочка групп особей, интенсивно обменивающихся генетическим материалом посредством личинок. Это, видимо и обуславливает генетическую гомогенность приморских поселений гребешка от зал. Посьета до зал. Чихачева.

Особый характер носят отличия фуругельмского поселения от всех остальных групп поселений. У о. Фуругельма находится поселение гребешка, с одной стороны, выделяющееся крупными размерами особей и высокими темпами роста (Брегман с соавт., 1977; Мандрыка, 1979; Брегман, 1979), а с другой, генетически существенно отличающееся от всех других поселений гребешка, в том числе и от расположенных рядом, на расстоянии в несколько миль. К тому же в этом поселении, в единственном, обнаружено неравновесие по сцеплению - неслучайное распределение двулокусных генотипов. Отличие приморских, сахалинских и курильских поселений друг от друга может быть обусловлено их значительной пространственной разобщенностью - низкий генетический обмен приводит к

генетической дифференциации за счет генного дрейфа. Кроме того генетическая изоляция значительно усиливает действие дифференцирующего отбора (обуславливающего адаптацию к локальным условиям обитания), если таковой имеет место. В то же время, при наличии интенсивного генного потока (обмена личинками), даже контрастные различия в условиях обитания отдельных поселений не могут обуславливать генетические различия между ними. Примером тому - отсутствие генетических различий между поселениями гребешка, обитающими в оз. Втором и в бух. Козьмина, в лагуне Буссе и в зал. Анива. Фуругельмское же поселение находится на расстоянии лишь нескольких миль от ближайших приморских поселений, что делает невероятным отсутствие генетического обмена между ними (за счет разноса планктонных личинок). При наличии интенсивного генетического обмена ни генный дрейф, ни дифференцирующий естественный отбор не могут привести к существенным генетическим отличиям. Представляется наиболее вероятным, что отличие фуругельмского поселения от других приморских поселений обусловлено притоком личинок из какой-то другой популяции, генетически отличной от приморской. Вероятно последняя находится к югу от Приморья, в водах Кореи.

ВЫВОДЫ

1. Исследована популяционно-генетическая структура гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в северо-западной части его ареала. В качестве маркеров генов использовались аллозимы - электрофоретически выявляемые варианты белков, кодируемые шестью полиморфными локусами. На основании полученных данных впервые описана популяционная структура этого моллюска на столь значительном участке ареала.

2. Выявлено пять генетически отличающихся одна от другой группировок (популяций) приморского гребешка: у о. Фуругельма, в прибрежных водах Приморья, в зал. Анива (о. Сахалин), в зал. Терпения (о. Сахалин), в водах Южно-Курильского мелководья.

3. Поселения гребешка, расположенные в прибрежных водах Приморья от зал. Посыета на юге до зал. Чихачева на севере образуют одну, генетически гомогенную совокупность. По-видимому, генетическую гомогенность приморской популяции гребешка на столь существенном расстоянии можно объяснить значительным уровнем обмена личинками между поселениями вдоль всего приморского побережья. При наличии генного потока (обмена личинками), даже контрастные различия в условиях обитания отдельных поселений не могут обуславливать генетические различия между ними.

4. В Приморье, между гребешками разных лет оседания, генетические различия отсутствовали на протяжении 9 лет. Это свидетельствует о том, что не происходит ощутимого заноса личинок в приморские поселения из других популяций, или они здесь не выживают. Постоянство генотипического состава во времени свидетельствует об отсутствии действия отбора в отношении исследованных локусов в поселениях гребешка из Приморья, что в свою очередь, может быть обусловлено стабильностью среды обитания.

5. На юге Приморья у о. Фуругельма расположено поселение гребешка, которое существенно отличается по частотам аллелей исследованных локусов от других приморских поселений. В этом поселении, в единственном, выявлено гаметическое неравновесие. Поэтому обнаруженные различия, вероятнее всего, обусловлены притоком в это поселение личинок из популяции гребешка генетически отличной от приморской, которая располагается, предположительно, в водах Кореи.

6. Различия между приморскими, сахалинскими и курильскими поселениями гребешка объясняются их географической разобщенностью. Значительные участки открытого моря между ними затрудняют обмен генетическим материалом, а дрейф и дифференцирующий отбор, по-видимому, создают и поддерживают обнаруженные различия.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

Долганов С.М. Популяционно-генетическое исследование девяти поселений приморского гребешка в водах южного Приморья // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. Третьей регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. Южно-Сахалинск: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 13-14.

Долганов С.М. Аллозимные маркеры у приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* // Генетика. 1995. Т.31, № 6. С.825-832.

Pudovkin A.I., Dolganov S.M. Population-genetic structure of the scallop *M. yessoensis* in the northern part of its geographic area. // Fisheries, Biology and Aquaculture of Pectinids / Eds Lubet P., Barret J., Dao J.-C., Brest: IFREMER, Actes de Colloque. 1995. No. 17. P. 253-256.

Долганов С.М., Пудовкин А.И. Генетическая изменчивость гребешка *Mizuhopecten (Patinopecten) yessoensis* в Приморье. // Генетика. 1997. Т. 33, № 10. С. 1387-1394.

Долганов С.М., Пудовкин А.И. Популяционно-генетическая структура гребешка *Mizuhopecten (Patinopecten) yessoensis* на Сахалине и южных Курильских островах. // Генетика. 1998. Т. 34, № 8.

Пудовкин А.И., Зайкин Д.В., Долганов С.М. Межлокусная сопряженность аллозимных генотипов в поселениях гребешка *Mizuhopecten (Patinopecten) yessoensis* в прибрежных водах Приморья // Генетика. 1997. Т. 34, № 3.