

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ СЕВЕРООХОТОМОРСКОЙ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA (WALBAUM)**

Г.А. Агапова¹, И.С. Голованов², С.Л. Марченко², С.П. Пустовойт¹

¹*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
ул. Портовая, 24, г. Магадан, 685000, Россия.*

²*Магаданский НИИ рыбного хозяйства и океанографии,
ул. Портовая, 36/10, г. Магадан, 685000, Россия.*

Разными методами (индекс Шеннона, μ -критерий Животовского и др.) проведен анализ динамики биологического разнообразия горбуши, заходящей на нерест в р. Ола (Тауйская губа, северное побережье Охотского моря). Сопоставлены оценки биоразнообразия, полученные разными методами. В ходе исследований особое внимание уделялось выяснению различий в уровнях разнообразия между полами. Выяснено, что причины изменения величин биоразнообразия на протяжении нерестового хода заключаются в наличии у ольской горбуши сезонных форм.

**BIOLOGICAL DIVERSITY OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*
(WALBAUM) OF NORTHERN COAST OF THE OKHOTSK SEA**

G.A. Agapova¹, I.S. Golovanov², S.L. Marchenko², S.P. Pustovoi¹

¹*Institute of Biological Problems of the North, Russian Academy of Sciences,
Far-Eastern Branch, 24 Portovaya Street, Magadan 685000, Russia.*

²*Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography,
36/10 Portovaya Street, Magadan, 685000, Russia.*

Biological diversity dynamics of pink salmon spawning in Ola River (Tauf Bay, northern coast of the Okhotsk Sea) has been analyzed using different techniques (Shannon index, Zhivotovski μ -criterion, etc.). Biodiversity evaluations obtained by different methods have been compared. In the course of research, particular attention has been paid to determining differences between diversity levels of sexes. It was proved that changes in biodiversity values within spawning period are accounted for by existence of seasonal forms of pink salmon.

Активное обсуждение фундаментального биологического понятия "биоразнообразие" в России началось в конце 80-х годов (Чернов, 1999). Принято считать, что под биоразнообразием подразумеваются число и соотношение элементов на надорганизменных уровнях организации живых существ. Выделяют несколько уровней организации живых существ, на которых происходит изучение биоразнообразия, например: генетический, популяционный, видовой (Алимов, 1993; Алтухов и др., 1997; Черешнев, 1996).

Для получения показателей биоразнообразия (гетерозиготность, индекс Шеннона, μ -критерий Животовского и др.) обычно подсчитывается количество дискретных параметров (генотипов, фенотипов, особей, видов) в выборке. Морфологические признаки (длина, масса) – классические примеры непрерывно варьирующих переменных. Для их дискретизации нами предложен достаточно простой способ. Значения признака распределяют в вариационный ряд, что позволяет подсчитать частоты (доли) особей определенного размера, массы и пр. в отдельных классах. Полученные таким образом дискретные значения можно использовать в формулах для подсчета показателей биоразнообразия (Пустовойт, 2002).

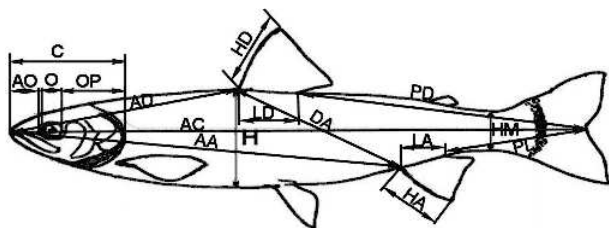


Рис. 1. Схема промеров пластических признаков. AO – длина рыла, O – диаметр глаза, PO – заглазничное расстояние, C – длина головы, HM – высота хвостового стебля, PD – постдорсальное расстояние, AA – антеанальное расстояние, PL – постаанальное расстояние, AD – антедорсальное расстояние, AC – длина тела по Смитту, HD – высота спинного плавника, LD – длина основания спинного плавника, HA – высота анального плавника, LA – длина основания анального плавника, DA – дорсоанальное расстояние, H – наибольшая высота тела

Биологическому анализу было подвергнуто 670 экз. горбуши. Сбор морфометрических материалов был проведен по модифицированной схеме И.Ф. Правдина (1966) (рис. 1). Для нивелирования брачной, половой и размерной изменчивости все промеры были переведены в индексы Хаксли (Huxly, 1932).

Обработка материала проводилась при помощи кластерного и дискриминантного анализов, реализованных в программе Statistica. Для расчета разнообразия линейно-весовых показателей и ГСИ использована следующая методика. На начальном этапе работы подбирались разные значения величины классового интервала. Минимальное значение признака определяло первый класс вариационного ряда. Оказалось, что уменьшение классового интервала увеличивало количество классов, и параллельно росло число классов с нулевым или минимальным количеством рыб. Увеличение классового интервала приводило к противоположным результатам. Классы с нулевыми значениями частот не имеют никакого информационного значения, т.к. $\ln(0)$ (для показателя Шеннона) не определяется. По этой причине нулевые классы целесообразно не учитывать при подсчетах. Классовые интервалы выбирались таким образом, чтобы число классов вариационного ряда с нулевым количеством рыб было минимально или его не было бы совсем. Эмпирически мы выделили следующие оптимальные, на наш взгляд, величины классовых интервалов: длина тела – 1 см, масса – 100 г, ГСИ – 1 ед. Максимально возможное разнообразие в выборке возможно в случае равномерного распределения рыб в классах вариационного ряда, т.е. $H_{\max} = \ln(n)$, где n – объем выборки.

Большая часть (4 из 7) биологических анализов сопровождалась сбором биохимических и фенетических материалов. При камеральной обработке определялись следующие полиморфные локусы: глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (G3PDH*), формальдегидрогеназа (FDHG*), фосфоглюкомутаза (PGM-2*), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (PGDH*), малатдегидрогеназа (MDH-B1,2*). Методика электрофоретического анализа описана нами ранее (Пустовойт, 1999). В качестве фенетических признаков использовали типы рисунка на хвостовом плавнике горбуши. Фенетическое разнообразие подсчитывали по частотам фенотипов, расположенных на 1-й и 5-й межлучевых перепонках верхней лопасти плавника. Использована схема, включающая 14 фенотипов (Агапова, Пустовойт, 1999).

Полученные относительные частоты признаков использовали в формулах для нахождения индекса H – индекса Шеннона (Зайцев, 1984), статистическую ошибку индекса H находили путем вычисления квадратного корня из дисперсии (Животовский, 1991). Поскольку выборки имели различный объем, то относительную дисперсию H' находили как отношение H к H_{\max} . Несмотря на широкое применение данного показателя, он зачастую недоучитывает группировки с невысокими значениями частот. Указанного недостатка лишён μ -критерий Животовского (Животовский, 1991). У горбуши выражен

Указанный подход использован для оценки биоразнообразия выборок горбуши, полученных во время анадромной миграции рыб в р. Ола (Тауйская губа, северное побережье Охотского моря). Сбор материала для настоящей работы проводился в 2001 г. на контрольном неводе МагаданНИРО. Во время исследований собирались сведения о сроках и динамике нерестового хода горбуши, ее биологической характеристике (длина, масса, гонадосоматический индекс (ГСИ), плодовитость, соотношение по-

половой диморфизм, поэтому все указанные параметры находили отдельно для самок и самцов.

Результаты и обсуждение

Линейно-весовые показатели и ГСИ. По всем исследованным признакам разнообразие самцов больше, чем самок (табл. 1). Исключение составляет ГСИ, разнообразие которого в среднем больше у самок.

Т а б л и ц а 1

Морфологическое разнообразие горбуши р. Ола

Дата	N, экз.	Н'				μ			
		Длина	Масса	ГСИ	Среднее	Длина	Масса	ГСИ	Среднее
♂♂									
4.07.	59	0,6055	0,5781	0,4339	0,5392	13,1580	12,0617	6,3595	10,5264
9.07	61	0,5990	0,5665	0,4529	0,5395	13,0776	11,9156	7,3968	10,7967
15.07	45	0,6574	0,6233	0,5155	0,5987	13,4829	12,6594	7,9248	11,3557
20.07	38	0,6356	0,6438	0,5517	0,6104	11,0184	11,5852	8,0889	10,2307
25.07	39	0,6274	0,6110	0,5015	0,580	11,3071	9,2684	6,6203	9,0653
Общее	242	0,6218	0,5992	0,4832		12,5639	11,6110	7,2256	
♀♀									
4.07	41	0,5338	0,4814	0,4621	0,4924	8,0378	6,7819	6,1420	6,9872
9.07	39	0,5445	0,4729	0,4468	0,4881	8,4344	6,5659	5,8695	6,9566
15.07	55	0,4820	0,4563	0,4428	0,4604	7,6867	6,8613	6,7730	7,1070
20.07	62	0,4987	0,4831	0,4702	0,4840	8,3434	7,6137	8,1191	8,0254
25.07	60	0,5050	0,4336	0,5011	0,4799	9,1470	7,0724	8,7509	8,3234
Общее	257	0,5092	0,4640	0,4667		8,3555	7,0346	7,3217	

Самцы. По значениям индекса Н длина тела наиболее разнообразна в третьей выборке (15.07), а масса и ГСИ – в четвертой (20.07). Усреднённое по трём признакам значение индекса Н было наиболее высоким в четвертой выборке (20.07). Подсчёты по показателю μ Животовского дают несколько иные значения. Показатель μ Животовского максимален по длине и массе тела в третьей выборке (15.07), по ГСИ – в четвертой (20.07).

В отличие от индекса Шеннона, среднее наибольшее значение μ-критерия обнаружено в третьей выборке (15.07). Следовательно, в середине нерестового хода в выборках была высока доля самцов с разными морфологическими признаками. В начале и конце хода рыбы внутри выборок более похожи друг на друга по морфологическим признакам.

Самки. Разнообразие линейных и весовых признаков, оценённое по индексу Шеннона, наименьшее в третьей выборке (15.07), а масса наименее изменчива в пятой выборке (25.07). Наиболее низкие значения μ-критерия Животовского для параметров масса и ГСИ были во второй выборке (9.07), а для длины – в третьей (15.07). Следовательно, средние (по срокам хода) выборки самок, в отличие от самцов, менее разнообразны, чем ранние и поздние.

Как видно, искусственно дискретизированные признаки характеризуются не всегда совпадающими значениями разнообразия, рассчитанными по показателям Шеннона и Животовского. Причина этого – чисто математическая и обусловлена разными действиями над частотами. Из двух использованных показателей, на наш взгляд, более оптимален μ-критерий Животовского.

Генетическое разнообразие горбуши р. Ола

Дата	N, экз.	H'					μ					Среднее
		FDHG*	G3PDH*	PGM-2*	PGDH*	MDH-B1,2*	FDHG*	G3PDH*	PGM-2*	PGDH*	MDH-B1,2*	
9.07.	55	0,0760	0,0312	0,0760	0,0356	0,0686	1,5749	1,3259	1,5749	1,4800	1,7316	1,5375
15.07	44	0,0872	0,0805	-	0,0450	0,0896	1,6061	1,5749	1,5382	1,8015	1,6302*	1,6302*
20.07	38	0,0334	0,0667	0,0667	0	0,0999	1,3201	1,4959	1,4959	1,6462	1,3916	1,3916
25.07	39	0,1230	0,0325	0,0651	0	0,0648	1,7454	1,3159	1,4899	1,6746	1,4452	1,4452
Общее	176	0,0800	0,0515	0,0701	0,0224	0,0798	1,5655	1,4226	1,527	1,2846	1,718	
♂												
9.07.	37	0,0685	0,0470	0,0780	0,0198	0,0198	1,5021	1,3943	1,5460	1,2308	1,2308	1,3808
15.07	56	0,0695	0,0519	-	0,0253	0,0306	1,5434	1,4505	-	1,3917	1,3223	1,4270*
20.07	62	0,0120	0,0346	0,0527	0,0114	0,0276	1,2517	1,3536	1,4618	1,1793	1,3073	1,3107
25.07	60	0,0485	0,0485	0,0485	0,0352	0,0473	1,4359	1,4359	1,4359	1,5895	1,5689	1,4932
Общее		0,0469	0,0451	0,0575	0,0231	0,0325	1,4222	1,4088	1,4716	1,3580	1,3710	
♀												

* Среднее значение подсчитано по 4 локусам

Генетическое разнообразие. Генетическое разнообразие, подсчитанное по частотам каждого локуса, у самцов больше, чем у самок (табл. 2). Исключением является разнообразие гена PGDH – у самцов в двух последних выборках (20.07, 25.07) изменчивость данного гена не обнаружена. Рассмотрим результаты отдельно для каждого пола.

У самцов наибольшее среднее значение генетического разнообразия отмечено в третьей выборке (15.07), а у самок – в последней (25.07). Минимальное значение показателей разнообразия как у самцов, так и у самок горбуши было в выборке за 20.07. По нашим результатам не обнаруживается тенденций закономерного повышения или понижения генетического разнообразия среди выборок, собранных в течение нерестового хода.

Дискретные признаки дают близкие по величине значения разнообразия, определенные по параметрам Шеннона или Животовского (табл. 1).

Фенетическое разнообразие. Средние значения показателей разнообразия (Шеннона и Животовского) больше у самцов, чем у самок (табл. 3). Самое высокое значение μ -критерия у самцов по частотам фенотипов на обеих перепонках хвостового плавника зафиксировано в третьей выборке (15.07), а минимальное – в четвертой (20.07). В отличие от самцов, у самок наблюдается тенденция повышения показателя фенетического разнообразия от первых выборок к последним (табл. 3). Однако, по индексу Шеннона (по частотам фенотипов на 5-й перепонке), такой выборкой является вторая (15.07).

Среднее значение μ -критерия Животовского по генетическим, морфологическим и фенетическим признакам наиболее высоким было у самцов в 3-й выборке (15.07), а самым низким – в выборке за 20.07. Рассматривая средние значения показателей разнообразия у самок,

можно отметить тенденцию его повышения от первых выборок к последним. Таким образом, оценки разнообразия, полученные разными методами, дают в целом совпадающие результаты. Кроме того, у особей разного пола неодинакова динамика изменения значений показателей разнообразия.

Таблица 3

Фенетическое разнообразие горбуши р. Ола

Дата	N, экз.	Н			μ		
		1-я перепонка	2-я перепонка	Среднее	1-я перепонка	2-я перепонка	Среднее
♂♂							
5.07	55	0,2765	0,3915	0,3340	4,446	6,702	5,574
15.07	44	0,3158	0,5387	0,4273	3,976	9,609	6,7925
20.07	38	0,2713	0,2919	0,2816	2,827	3,76	3,2935
25.07	39	0,3088	0,3386	0,3237	3,454	4,815	4,1345
♀♀							
5.07	37	0,1999	0,3331	0,2665	1,966	3,975	2,9705
15.07	56	0,2124	0,4212	0,3168	2,759	6,428	4,5935
20.07	62	0,2398	0,3564	0,2981	2,847	6,136	4,4915
25.07	60	0,2838	0,3879	0,3359	3,781	6,503	5,142

Наиболее интересной может считаться выборка от 20.07, когда произошло неожиданное снижение значений показателей разнообразия горбуши (в основном благодаря самцам).

Морфологические показатели. Почему различаются величины разнообразия в выборках разного времени нерестового хода? Для решения этого вопроса рассмотрим динамику морфологических показателей горбуши р. Ола в 2001 г. По мнению Майра (1974), вопрос о разобщенности популяций можно решить на основе вероятностных данных. Надежные результаты дает использование морфометрических признаков. Основное допущение, принимаемое при этом, заключается в тезисе, что "репродуктивная изоляция коррелирует в определенной степени с морфологическими различиями".

Кластеризация морфологических выборок горбуши методом UPGMA выявила их темпоральную соподчиненность и объединила рыб в две группы: в первую вошли рыбы, совершавшие нерестовую миграцию в конце июля – середине июля, во вторую – рыбы, заходившие на нерест с середины июня до начала августа (рис. 2). По-видимому, эти группы особей являются сезонными формами, и для оценки различий между горбушей, заходившей на нерест в начале и конце июля, был проведен дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных. В результате нами была построена модель, наглядно иллюстрируемая положением выборок в плоскости двух первых канонических переменных (рис. 3). Из трех канонических переменных достоверными оказались первые две (соответственно $\chi^2=332,2$, $p<0,0001$ и $\chi^2=140,8$, $p<0,0001$), описывающие совместно 97,9 % межгрупповой дисперсии. Первая каноническая переменная, обратно пропорциональная HD, АО и С, разграничивает рыб по половой принадлежности: самки тяготеют к области положительных, а самцы – отрицательных значений.

Таблица 4

Матрица факторной структуры

	Root 1	Root 2	Root 3
HD	-0,541	-0,536	0,151
АО	-0,431	0,451	-0,063
HA	0,269	-0,256	-0,025
HM	-0,101	0,158	0,320
LD	-0,353	0,110	0,356
PL	-0,015	0,047	-0,225
С	-0,395	0,248	0,078
О	-0,165	-0,117	-0,332
PD	0,141	0,014	-0,354
DA	-0,141	0,049	0,262
AD	-0,120	0,180	-0,016
Н	-0,338	0,054	-0,034

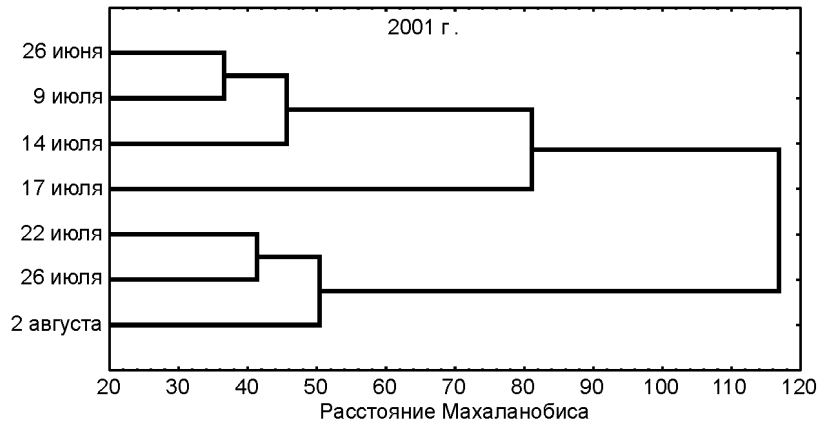


Рис. 2. Дендрограмма сходства морфометрических выборок горбуши р. Ола, построенная по значениям расстояния Махаланобиса непарно-групповым методом (UPGMA)

Вторая каноническая переменная, обратно пропорциональная HD и прямо пропорциональная АО, разделяет группы рыб, заходивших на нерест в первой и второй половинах июля.

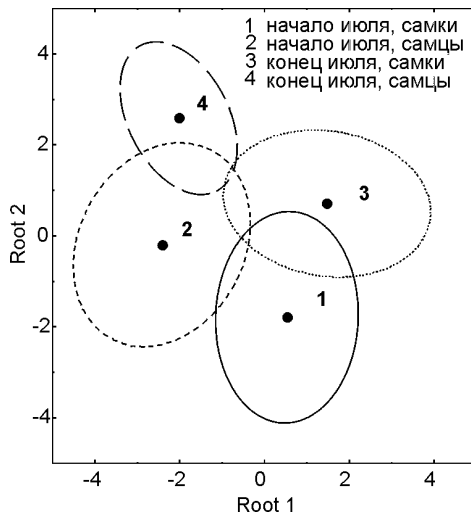


Рис. 3. Расположение выборок горбуши р. Ола в плоскости двух первых канонических переменных

Степень различия между выборками оценивалась при помощи расстояния Махаланобиса D_M^2 , отражающего удаленность центроидов выборок в многомерном пространстве канонических переменных (табл. 5). Анализ F-аппроксимации и p -уровней расстояний Махаланобиса D_M^2 показал, что ни для одной пары выборок горбуши гипотеза о совпадении их центроидов не подтверждается (табл. 6). Значения расстояний Махаланобиса D_M^2 и анализ классификационных матриц показывают, что сезонная изменчивость выражена больше у самцов, чем у самок, а половой диморфизм – у горбуши, совершавшей миграцию в конце июля.

Возможность существования репродуктивно изолированных сезонных группировок у горбуши р. Ола также подтверждается результатами кластерных анализов генетических расстояний Нея и фенетических данных (рис. 4, 5).

Таким образом, вполне возможно, что снижение разнообразия самцов 20 июля связано с подходом иной сезонной группировки, т.к. смена группировок, согласно данным,

Таблица 5

Расстояние Махаланобиса между центроидами выборок горбуши

	Начало июля, самки	Начало июля, самцы	Конец июля, самки	Конец июля, самцы
Начало июля, самки	0,000	11,851	7,513	26,742
самцы	11,851	0,000	16,459	9,371
Конец июля, самки	7,513	16,459	0,000	17,198
самцы	26,742	9,371	17,198	0,000

Таблица 6

Значения F-аппроксимаций (под чертой) и p-уровней (над чертой) расстояний Махаланобиса

	Начало июля, самки	Начало июля, самцы	Конец июля, самки	Конец июля, самцы
начало июля, самки	-	0,000	0,0000	0,0000
самцы	16,637	-	0,0000	0,0000
конец июля, самки	13,099	30,239	-	0,0000
самцы	14,752	5,254	10,456	-

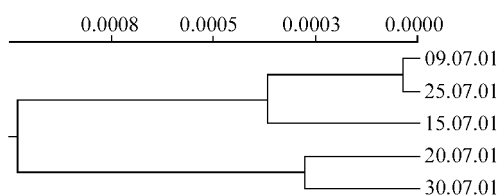


Рис. 4. Дендрограмма генетических расстояний Нея выборки горбуши р. Ола, построенная непарно-групповым методом (UPGMA)

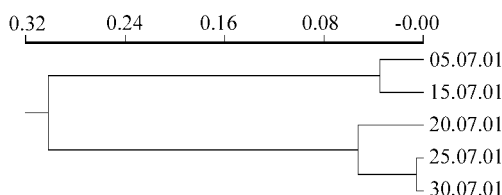


Рис. 5. Дендрограмма фенетического сходства выборки горбуши р. Ола, построенная непарно-групповым методом (UPGMA)

приведенным на рис. 2, произошла в период с 17 по 22 июля. А то, что снижение разнообразия в первую очередь произошло у самцов, объясняется тем, что они проходят на нерестилища раньше, чем самки.

В чем причина различия в уровнях разнообразия у самок и самцов? Можно предположить, что в данном случае наблюдается отмеченное В.А. Геодакяном (1974, 1978, 1981) большее морфологическое разнообразие мужского пола. Кроме того, автономное формирование морфологических, генетических и прочих черт у самок и самцов до некоторой степени эволюционно обусловлено. Подробное изложение теории В.А. Геодакяна не входит в задачи нашего исследования. Нам хочется подчеркнуть, что с теоретических позиций большая изменчивость самцов – явление не случайное. Данный факт является результатом эволюции раздельнополых организмов. У горбуши, как и у прочих представителей рода тихоокеанских лососей, ярко выражен половой диморфизм. Более изменчивым оказался мужской пол. Неожиданны результаты, полученные с помощью генетического и фенетического методов. Оказалось, что среднее генетическое и фенетическое разнообразие у самцов также выше, чем у самок. Результаты нашего исследования подкрепляют теорию пола В.А. Геодакяна новыми фактами.

Выводы

- 1). Оценки разнообразия горбуши р. Ола, полученные разными методами, в целом дают сходные результаты.
- 2). Динамика изменения показателей разнообразия в течение нерестового хода различается у самцов и самок горбуши. Средние значения показателей разнообразия, полученные морфометрическим, генетическим и фенетическим методами, у самцов были выше, чем у самок.
- 3). Причина изменения величин разнообразия в выборках горбуши р. Ола в ходе нерестового хода кроется в ее темпоральной неоднородности.

Литература

Агапова Г.А., Пустовойт С.П. Генетическая и фенетическая изменчивость популяций азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Экология. 1999. № 1. С. 42–48.

- Алимов А.Ф. Разнообразие в сообществах животных и его сохранение // Успехи совр. биологии. 1993. Т. 113, вып. 6. С. 652–658.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Геодакян В.А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // Журн. общей биологии. 1974. Т. 35, № 3. С. 376–385.
- Геодакян В.А. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журн. общей биологии. 1978. Т. 39, № 5. С. 743–753.
- Геодакян В.А. Половой диморфизм и "отцовский эффект" // Журн. общей биологии. 1981. Т. 42, № 5. С. 657–668.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 269 с.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. 1999. Т. 39, № 4. С. 521–526.
- Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций кеты (*Oncorhynchus keta*), горбуши (*O.gorbuscha*) и нерки (*O.nerka*), размножающейся в реках Западной Камчатки // Успехи совр. биологии. 2000. Т. 120, № 3. С. 273–278.
- Пустовойт С.П. Методические аспекты изучения разнообразия в ихтиологических исследованиях // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. 2002. С. 135–138.
- Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 197 с.
- Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биологии. 1999. Т. 111, вып. 4. С. 499–507.
- Huxly J.S. Problem of relative growth. N. Y.: Dail Press, 1932. 276 p.