

УДК 597.553.2(265.53)

Г.А. Агапова¹, И.С. Голованов², С.Л. Марченко², С.П. Пустовойт¹
(¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
²МагаданНИРО, г. Магадан)

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ САМОК И САМЦОВ
СЕВЕРООХОТОМОРСКОЙ ГОРБУШИ
*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA***

С использованием морфологического, генетического и фенетического методов оценено биологическое разнообразие популяции горбуши р. Ола (северное побережье Охотского моря). Обнаружены статистически значимые различия между самками и самцами горбуши по показателям линейного, весового и генетического разнообразия (по частотам гена MDH-B1,2* в 2001 г.). По фенетическим параметрам достоверных различий между полами не выявлено. Данные, полученные тремя разными методами, свидетельствуют о неоднородности горбуши, заходящей на нерест в р. Ола. Показано, что соотношение полов может оказывать влияние не только на динамику показателей разнообразия в течение нерестовой миграции, но и на общую величину популяционного разнообразия.

Agapova G.A., Golovanov I.S., Marchenko S.L., Pustovoyt S.P. Biodiversity of females and males of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the northern Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2007. — Vol. 149. — P. 205–218.

Pink salmon population of the Ola River is investigated as a model population to estimate biological variety dependence on the producers sex ratio. Two methods were applied: i) diversity of morphological, genetic and phenetic data for the pink salmon females and males spawned in 2001 and 2003 were compared; ii) dynamic analysis of biological diversity parameters was conducted. The following morphological measures were used: fish body length, weights of a whole fish and its gonads. The following polymorphic loci were used to define genetic parameters: glycerol-3-phosphate dehydrogenase (G3PDH*), formaldehyde dehydrogenase (FDHG*), phosphoglucomutase (PGM*), phosphogluconate dehydrogenase (PGDH*), malate dehydrogenase (MDH-B1,2*). The phenetic signs were the shape of the 1st and 5th interbeam membranes in the top blade of a tail fin. Population variety was estimated quantitatively by Zhivotovsky parameter (Zhivotovsky, 1991).

From 2001 to 2003, the average values of genetic, morphological and phenetic diversity of the Ola pink salmon had decreased for the males and increased for the females, therefore, general level of the Ola pink salmon population diversity was similar in both years. The population was heterogeneous, so far as the values of variety for females and males differed independently during the spawning run. Sex ratio influenced both on dynamics of diversity values during the spawning migration and on total diversity of the population.

Проблема сохранения биологического разнообразия — одна из фундаментальных проблем современной биологии (Biodiversity, 1988; Чернов, 1991; Biodiversity II, 1997; Андрианов, 2004). Одним из подходов, положенных в основу сохранения разнообразия рыб в высоких широтах, является популяционный (Павлов, 1992; Редкие и исчезающие животные ..., 1994). Стратегической зада-

чей такого подхода является сохранение биоразнообразия конкретных популяций вида. Решение этой задачи актуально с научной точки зрения, а для промысловых видов рыб и с практической. Среди видов рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*, Salmonidae) самым массовым и хозяйственно ценным видом на Дальнем Востоке является горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). Особенность ее биологии — наличие непрерывающихся поколений четных и нечетных лет. Репродуктивная изоляция и значительные морфологические, генетические, экологические и другие различия между особями этих поколений позволяют считать, что вид состоит из двух видов-двойников. У горбуши хорошо выражена цикличность колебаний численности между поколениями четных и нечетных лет. Как и другим видам рода, ей свойствен половой диморфизм (Коновалов, 1980).

Учитывая огромный ареал горбуши, при изучении ее биологического разнообразия наиболее оптимальным представляется сосредоточить внимание на исследовании некоторых модельных популяций. На североохотоморском побережье одной из них может считаться популяция горбуши р. Ола (Тауйская губа, Охотское море). В отдельные годы нерестовые подходы рыб в нее достигают 75,2 % (в среднем 28,4) от подходов горбуши во все водоемы Тауйской губы, а вылов — 85,6 % (в среднем 47,2) (Марченко и др., 2004). У горбуши ольской группы рек в 1984 г. произошла смена доминант, и по численности стали преобладать генерации четного ряда лет. В последние годы ситуация изменилась: произошла очередная смена доминирующего поколения и с 2001 г. начался резкий рост численности нерестовых подходов в нечетные годы (Голованов, Марченко, 2001). Многолетний мониторинг популяции горбуши р. Ола позволил описать ее основные особенности: экологические, морфологические, генетические, фенетические и др. (Голованов, 1982; Ионов, 1987; Макоедов и др. 1993; Марченко, 1999; Пустовойт, 1999; Черешнев и др., 2002; Агапова и др., 2003; Марченко и др., 2004). Однако до последнего времени не исследовалось влияние соотношения полов производителей на уровень ее биологического разнообразия. Особую актуальность изучению указанной популяции придает использование ее в качестве донорской для акклиматизации азиатской горбуши в Белом море (Гордеева и др., 2003).

Цель работы — оценить влияние полового состава на уровень биологического разнообразия горбуши р. Ола с помощью нескольких методов. Задачи: 1) сравнить данные, полученные по морфологическому, генетическому и фенетическому разнообразию самок и самцов горбуши, зашедшей на нерест в р. Ола в 2001 и 2003 гг.; 2) провести анализ динамики показателей биологического разнообразия.

Материал собирался в устье р. Ола на наблюдательном сезонном пункте МагаданНИРО. В 2001 и 2003 гг. в течение нерестового хода один раз в пятидневку из закидного невода случайным образом отбирались 100 особей, у которых отдельно для самок и самцов определялись морфологические, генетические и фенетические признаки.

Исследовались следующие признаки: длина тела рыбы (от начала рыла до окончания средних лучей хвостового плавника), масса целой рыбы и масса гонад. Гонадосоматический индекс находили как отношение массы гонад к массе целой рыбы.

Генетические параметры определялись при помощи метода электрофореза в блоках 5 %-ного полиакриламидного геля. При помощи метода электрофореза (Пустовойт, 1999) исследованы полиморфные у горбуши локусы: глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (G3PDH*), формальдегиддегидрогеназа (FDHG*), фосфоглюкомутаза (PGM-2*), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (PGDH*), малатдегидрогеназа (MDH-B1,2*). Для оценки генетической структуры применяли фиксационные индексы Нея (Nei, 1977; Nei, Chesser, 1983; Van den Bussche et al., 1986).

Фенетическими признаками были типы рисунка на 1- и 5-й межлучевых перепонках верхней лопасти хвостового плавника горбуши. В данном исследовании использована схема, включающая 13 фенотипов. Детальная методика выделения фенотипов описана нами ранее (Агапова, Пустовойт, 1999).

Математическая оценка разнообразия популяции осуществлялась при помощи показателя μ Л.А. Животовского (1991). Дискретные значения признаков (частоты генов и фенотипов) использовались непосредственно для определения μ -критерия. Средние значения показателя фенетического разнообразия высчитывались по средним за год частотам фенотипов. Для расчета показателя разнообразия по непрерывным (морфологическим) признакам использовалась наша методика (Пустовойт, 2002; Агапова и др., 2003). Она была необходима для перевода непрерывно варьирующих величин в дискретные. Ее суть состояла в подсчете числа особей в классах вариационного ряда, классовые интервалы и границы которого одинаковы для всех выборок. Среднее за год значение μ и его статистическую ошибку подсчитывали с учетом численности каждой выборки (средневзвешенное значение) (Лакин, 1990). Оценку статистической достоверности различий между полами по величине μ проводили с использованием одностороннего критерия Стьюдента (t) для выборок с неравными дисперсиями. Поскольку использование критерия Стьюдента допустимо только для выборок с нормально распределенными переменными, мы использовали его в многочисленных выборках, распределение переменных в которых можно считать примерно нормальным в соответствии с центральной предельной теоремой.

Морфологическое разнообразие. В 2001 и 2003 гг. для морфологического анализа собрано по 7 выборок. В табл. 1 и 2 приведены данные по длине, массе и ГСИ у самок и самцов, а также значения показателей разнообразия, найденные по этим признакам.

Среднее значение линейного и весового разнообразия у самцов было статистически достоверно выше, чем у самок как в 2001 г. (соответственно $t = 5,96$, $p < 0,001$ и $t = 5,15$, $p < 0,001$), так и в 2003 г. ($t = 3,53$, $p < 0,001$ и $t = 2,91$, $p < 0,01$). Среди июльских выборок в 2001 г. наибольшее среднее значение морфологического разнообразия отмечено у самцов в выборке от 15.07, а в 2003 г. — от 22.07. У самок более высокими значениями μ характеризовались последние выборки. При сравнении значений показателей морфологического разнообразия у самцов в 2001 и 2003 гг. выявлено снижение как линейного, так и весового разнообразия, тогда как у самок, наоборот, произошло его увеличение. Однако статистически значимыми межгодовые различия оказались только по величине весового разнообразия у самцов ($t = 2,63$, $p < 0,01$).

Показатели разнообразия, вычисленные по гонадосоматическому индексу, у самок и самцов не различались. У обоих полов до 20-х чисел июля показатели разнообразия по ГСИ возрастали, после чего у самок эта тенденция сохранилась, а у самцов произошло снижение данного показателя. Среднее значение гонадосоматического разнообразия у самок в последних выборках было несколько выше, чем у самцов.

Генетическое разнообразие. Генетическому анализу подвергнуто 4 выборки в 2001 г. и 5 выборок в 2003 г. (табл. 3). В 2001 г. по большинству локусов (кроме PGDH*) самцы имели большую величину генетического разнообразия, чем самки (табл. 4), но достоверно значения μ различались только по частотам гена MDH-B1,2* ($t = 1,92$, $p < 0,05$). Средняя по 5 генам величина μ у самцов (1,462, $s_{\mu} = 0,044$) оказалась выше, чем у самок (1,385, $s_{\mu} = 0,043$). В 2003 г. самцы были более изменчивы лишь по частотам гена G3PDH*, но статистически значимых межполовых различий не обнаружено. Среднее значение μ у самцов (1,371, $s_{\mu} = 0,0473$) в этот год было ниже, чем у самок (1,414, $s_{\mu} = 0,0394$), однако различия были недостоверны.

Таблица 1

Морфологическое разнообразие горбуши в 2001 г.

Table 1

Morphological diversity of pink salmon in 2001

Дата	Пол	п	Длина тела			Масса тела			ГСИ					
			х	s_x	μ	s_x	s_μ	х	s_x	μ	s_x	s_μ		
26.06	Самка	15	47,60	0,646	7,19	0,625	1333,33	54,043	7,57	0,465	8,97	0,338	5,15	0,539
	Самец	59	47,86	0,740	19,01	0,802	1466,102	83,348	15,33	0,833	5,74	0,189	6,50	0,407
4.07	Самка	41	45,78	0,319	8,04	0,434	1187,73	24,036	6,78	0,374	8,95	0,211	6,14	0,358
	Самец	59	47,87	0,428	13,16	0,641	1391,64	39,31	12,06	0,629	5,62	0,202	6,36	0,263
9.07	Самка	39	46,14	0,354	8,43	0,582	1076,31	28,992	6,57	0,491	9,97	0,212	5,87	0,412
	Самец	61	48,91	0,441	13,08	0,642	1352,46	40,233	11,92	0,638	7,16	0,202	7,40	0,441
15.07	Самка	55	47,34	0,247	7,69	0,428	1138,82	20,197	6,86	0,377	11,12	0,215	6,77	0,389
	Самец	45	48,67	0,627	13,48	0,674	1276,80	54,387	12,66	0,812	7,93	0,275	7,92	0,189
20.07	Самка	62	47,67	0,281	8,34	0,297	1151,34	23,23	7,61	0,541	11,16	0,235	8,12	0,496
	Самец	38	50,45	0,589	11,02	0,534	1370,50	52,047	11,58	0,356	7,97	0,324	8,09	0,440
25.07	Самка	60	46,47	0,260	9,15	0,532	1138,68	19,916	7,07	0,836	12,49	0,276	8,75	0,427
	Самец	39	48,38	0,501	11,31	0,701	1271,92	44,993	9,27	0,806	8,01	0,270	6,62	0,254
30.07	Самка	70	46,28	0,288	9,78	0,557	1101,36	28,387	9,80	0,555	12,26	0,301	9,47	0,455
	Самец	30	46,60	0,690	10,26	0,504	1158,60	58,773	11,02	0,601	7,75	0,381	6,82	0,518
2001	Самка	342			8,60	0,487			7,62	0,561			7,67	0,437
	Самец	331			13,50	0,663			12,22	0,605			7,06	0,370

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4 х — средняя величина признака, s_x — ее статистическая ошибка, μ — показатель разнообразия с указанием статистической ошибки (s_μ).

Несмотря на значительную межвыборочную вариабельность разнообразия отдельных генов, можно отметить следующую общую тенденцию в динамике среднего значения. В 2001 г. разнообразие всех генов снизилось синхронно у самок и самцов в выборке за 20.07. В 2003 г. у самок аналогичное снижение произошло в выборке за 17.07, а у самцов — 22.07, т.е. в 2003 г. динамика значений генетического разнообразия отличалась от данных 2001 г.

Проанализируем полученные данные при помощи F-параметров Нея (табл. 5). Фиксационный индекс F_{ST} , характеризующий величину генетической дифференциации выборок относительно их общей совокупности, у самцов в 2003 г. снизился по сравнению с 2001 г. (исключение составил ген PGM-2*). Сравнение фиксационного индекса F_{ST} у самок не обнаруживает столь однозначной тенденции. По частотам генов G3PDH*, MDH-B1,2* и PGM-2* величина F_{ST} в 2003 г. возросла, а по частотам генов PGDH* и FDHG* — снизилась. Таким образом, в 2003 г. произошло снижение величины межвыборочной дифференциации у самцов и соответственно произошло уменьшение общей

Таблица 2

Морфологическое разнообразие горбуши р. Ола в 2003 г.

Table 2

Дата	Пол	n	x	Длина тела		Масса тела		ГСИ						
				S_x	μ	S_x	μ	S_x	x	S_x	μ	S_u		
3.07	Самка	42	44,93	0,292	7,81	0,471	1172,86	23,595	6,61	0,248	8,66	0,139	4,42	0,247
	Самец	57	45,98	0,430	11,538	0,544	1355,26	40,046	11,70	0,516	6,48	0,176	6,23	0,440
8.07	Самка	56	45,00	0,255	8,28	0,505	1160,02	20,904	7,61	0,570	9,74	0,187	5,98	0,330
	Самец	44	48,70	0,521	12,52	0,649	1549,82	51,850	12,27	0,694	7,07	0,204	6,62	0,456
12.07	Самка	65	45,86	0,289	8,75	0,438	1244,66	27,666	9,27	0,624	10,84	0,260	7,72	0,521
	Самец	35	49,59	0,740	11,91	0,610	1618,66	74,553	11,36	0,729	7,88	0,345	8,62	0,583
17.07	Самка	62	45,76	0,254	7,73	0,185	1266,29	25,596	8,25	0,483	10,48	0,202	6,89	0,351
	Самец	38	48,74	0,567	12,24	0,494	1558,95	53,81	12,04	0,551	7,08	0,290	7,08	0,415
22.07	Самка	65	46,54	0,321	11,17	0,561	1276,31	27,655	9,56	0,461	11,97	0,209	7,02	0,325
	Самец	35	50,20	0,752	14,17	0,581	1550,86	71,653	12,79	0,666	7,88	0,292	8,67	0,284
28.07	Самка	69	46,71	0,295	9,84	0,407	1333,77	30,801	11,27	0,668	12,08	0,236	8,84	0,526
	Самец	31	49,58	0,634	11,91	0,649	1598,70	71,427	12,06	0,606	7,74	0,343	7,94	0,520
3.08	Самка	69	47,12	0,419	12,809	0,188	1299,71	39,401	13,33	0,569	11,77	0,352	11,63	0,754
	Самец	31	48,77	0,764	11,09	0,571	1405,81	72,500	11,88	0,213	9,14	0,371	9,14	0,741
2003	Самка	428			9,64	0,412			9,66	0,546			7,75	0,481
	Самец	271			12,17	0,585			12,00	0,592			7,56	0,497

Таблица 3

Частоты аллелей полиморфных локусов в популяции горбуши р. Ола в 2001 и 2003 гг.

Table 3

Allele frequencies of polymorphic loci in population of river Ola (2001 and 2003)

Дата	Пол	G3PDH*			MDH-B1,2*			PGDH*			FDHG*			PGM-2*	
		p100	q110	p100	q90	r110	p100	q95	r90	t105	p100	q105	p100	q105	
9.07.01	Самка	0,959	0,041	0,993	0,007	0	0,987	0	0,013	0	0,932	0,068	0,919	0,081	
	Самец	0,973	0,027	0,968	0,009	0,023	0,973	0	0,018	0	0,909	0,091	0,909	0,091	
15.07.01	Самка	0,946	0,054	0,987	0,013	0	0,982	0,009	0,009	0	0,920	0,080	-	-	
	Самец	0,909	0,091	0,954	0,006	0,040	0,966	0,023	0,011	0	0,898	0,102	-	-	
20.07.01	Самка	0,968	0,032	0,988	0,012	0	0,992	0	0	0,008	0,984	0,016	0,944	0,056	
	Самец	0,934	0,066	0,941	0	0,059	1,0	0	0	0	0,974	0,026	0,934	0,066	
25.07.01	Самка	0,950	0,050	0,979	0,004	0,017	0,975	0,009	0,008	0,008	0,950	0,050	0,950	0,050	
	Самец	0,974	0,026	0,974	0,013	0,013	1,0	0	0	0	0,833	0,167	0,936	0,064	
2001	Самка(215)	0,956	0,044	0,986	0,006	0,008	0,984	0,004	0,007	0,005	0,949	0,051	0,940	0,060	
	Самец(176)	0,949	0,051	0,960	0,007	0,033	0,983	0,006	0,009	0,002	0,903	0,090	0,924	0,076	
8.07.03	Самка	0,973	0,027	0,969	0,013	0,018	0,991	0	0,009	0	0,973	0,027	0,964	0,036	
	Самец	0,966	0,034	0,960	0,012	0,028	1,0	0	0	0	0,966	0,034	0,989	0,011	
12.07.03	Самка	0,946	0,054	0,977	0,004	0,019	0,977	0,023	0	0	0,938	0,062	0,938	0,062	
	Самец	0,971	0,029	0,979	0,014	0,007	0,986	0	0,014	0	0,957	0,043	0,886	0,114	
17.07.03	Самка	0,968	0,032	0,976	0,024	0	0,984	0,016	0	0	0,935	0,065	0,911	0,089	
	Самец	0,934	0,066	0,967	0,013	0,020	0,987	0,013	0	0	0,895	0,105	0,960	0,040	
22.07.03	Самка	0,946	0,054	0,942	0,031	0,027	0,992	0	0	0,008	0,946	0,054	0,961	0,039	
	Самец	0,957	0,043	0,979	0,021	0	0,986	0,014	0	0	0,971	0,029	0,957	0,043	
28.07.03	Самка	0,971	0,029	0,971	0,011	0,018	0,978	0,014	0,007	0	0,935	0,065	0,928	0,072	
	Самец	0,952	0,048	0,976	0,024	0	1,0	0	0	0	0,952	0,048	0,871	0,129	
2003	Самка(317)	0,961	0,039	0,967	0,017	0,016	0,984	0,011	0,003	0,002	0,945	0,055	0,940	0,060	
	Самец(183)	0,956	0,044	0,971	0,017	0,012	0,992	0,005	0,003	0	0,948	0,052	0,937	0,063	

Genetic diversity in population of river Ola

Дата	Пол	ГЗРДН*		МДН-В1,2*		РГДН*		FDHG*		PGM-2*	
		μ	S _μ	μ	S _μ	μ	S _μ	μ	S _μ	μ	S _μ
9.07.01	Самка	1,394	0,1069	1,164	0,0811	1,231	0,1131	1,502	0,1005	1,546	0,0974
	Самец	1,326	0,0901	1,513	0,0102	1,480	0,0836	1,575	0,0780	1,575	0,0780
15.07.01	Самка	1,451	0,0844	1,230	0,0650	1,392	0,0869	1,543	0,0793	-	-
	Самец	1,575	0,0872	1,567	0,1130	1,538	0,0898	1,606	0,0848	-	-
20.07.01	Самка	1,354	0,0840	1,219	0,0620	1,179	0,088	1,252	0,0869	1,462	0,0797
	Самец	1,496	0,0959	1,472	0,0715	1,0	0	1,320	0,0869	1,496	0,0996
25.07.01	Самка	1,436	0,0822	1,400	0,0966	1,590	0,0737	1,436	0,0822	1,436	0,0822
	Самец	1,316	0,1074	1,473	0,1201	1,0	0	1,745	0,0755	1,490	0,0987
2001	Самка(215)	1,409	0,0880	1,263	0,0757	1,358	0,1363	1,422	0,0862	1,472	0,0851
	Самец(176)	1,423	0,0956	1,509	0,1034	1,285	0,1131	1,566	0,0867	1,527	0,0909
8.07.03	Самка	1,323	0,0894	1,522	0,1002	1,188	0,0928	1,323	0,0894	1,371	0,0877
	Самец	1,363	0,0993	1,575	0,1129	1,0	0	1,363	0,0993	1,212	0,1054
12.07.03	Самка	1,451	0,0783	1,414	0,0929	1,300	0,0837	1,481	0,0769	1,481	0,0769
	Самец	1,333	0,1127	1,424	0,1266	1,237	0,1161	1,405	0,0892	1,636	0,1785
17.07.03	Самка	1,353	0,0840	1,307	0,0604	1,252	0,0869	1,491	0,0782	1,569	0,0739
	Самец	1,496	0,0996	1,534	0,1216	1,228	0,1117	1,614	0,0906	1,389	0,1057
22.07.03	Самка	1,451	0,0783	1,717	0,0921	1,175	0,0864	1,451	0,0783	1,385	0,0810
	Самец	1,405	0,1093	1,289	0,0809	1,237	0,1161	1,333	0,1127	1,405	0,1093
28.07.03	Самка	1,336	0,0802	1,499	0,0903	1,427	0,1275	1,494	0,0740	1,519	0,1277
	Самец	1,429	0,1147	1,307	0,0854	1,0	0	1,429	0,1147	1,671	0,0942
2003	Самка(317)	1,384	0,0819	1,493	0,0881	1,273	0,0975	1,452	0,0792	1,467	0,0924
	Самец(183)	1,404	0,1067	1,438	0,1081	1,138	0,0880	1,429	0,1013	1,445	0,1220

Fixation indexes in population of river Ola

Локус	F_{IS}				F_{IT}				F_{ST}			
	2001		2003		2001		2003		2001		2003	
	Самка	Самец	Самка	Самец	Самка	Самец	Самка	Самец	Самка	Самец	Самка	Самец
G3PDH*	-0,0388	-0,1604	-0,0367	-0,0360	-0,0363	-0,1430	-0,0328	-0,0360	0,0016	0,0149	0,0038	0,0039
MDH-B1,2*	-0,0132	-0,0577	-0,0505	-0,0317	-0,0105	-0,0513	-0,0431	-0,0287	0,0027	0,0061	0,0070	0,0028
PGDP*	-0,0736	-0,0122	-0,0091	0,0001	-0,0019	0,0013	-0,0034	0,0077	0,0668	0,1335	0,0056	0,0076
FDHG*	0,1424	0,0822	-0,0546	-0,0572	0,1683	0,1080	-0,0496	-0,0411	0,0301	0,0281	0,0048	0,0152
PGM-2*	0,2479	0,0555	-0,0045	-0,0013	0,2502	0,0576	0,0150	0,0317	0,0030	0,0023	0,0194	0,0329

величины генетической изменчивости у особей этого пола. Возможно, данный факт связан с тем, что в 2003 г. было исследовано лишь три выборки горбуши и доля самцов в общем объеме исследованных рыб была значительно ниже, чем в 2001 г.

Фенетическое разнообразие. С использованием фенетических признаков было исследовано 5 выборок горбуши в 2001 г. и 6 выборок в 2003 г. Частоты фенотипов и показатели разнообразия приведены в табл. 6–8. В 2001 г. средние значения показателя разнообразия (по частотам фенотипов как на 1-й, так и на 5-й перепонке) у самцов были выше, чем у самок, однако достоверного уровня различия между полами не достигли. Следует отметить, что у самцов горбуши к 20 июля произошло снижение значений μ , и в указанной выборке они оказались самыми низкими за нерестовый период. У самок наиболее низкими значения μ -критерия были в выборке от 5 июля (табл. 8). Значения показателя разнообразия у самцов и самок варьировали независимо в течение нерестового хода.

В 2003 г. среднее значение фенетического разнообразия, рассчитанное по частотам фенотипов на 1-й перепонке, было выше у самцов, а по частотам фенотипов на 5-й перепонке — у самок (табл. 8). Статистически значимых различий между полами не выявлено. У самцов самые низкие значения показателя разнообразия были в выборке от 22 июня, а у самок, как и в 2001 г., это было приурочено к началу нерестовой миграции (выборка от 5 июня). Средние значения показателей разнообразия самцов снизились по сравнению с 2001 г. Межгодовые различия между особями этого пола достигли достоверного уровня по частотам фенотипов, локализованных на 1-й межлучевой перепонке ($t = 2,954$, $p < 0,01$). Между самками 2001 и 2003 гг. различия были недостоверны.

Исследования 2001 г. показали, что самки и самцы горбуши достоверно различались по линейному и весовому разнообразию (у самцов эти показатели были выше). По гонадосоматическому индексу различий между полами не выявлено. В большинстве случаев показатели генетического и фенетического разнообразия у самцов также были выше, чем у самок. Однако достоверного уровня значимости различия между полами по генетическим параметрам достигли только по частотам гена MDH-B1,2*. По фенетическим признакам различия между самками и самцами горбуши были недостоверны.

Таблица 6

Частоты фенотипов в популяции горбуши р. Ола в 2001 г.

Table 6

Frequencies of phenotypes in population of river Ola in 2001

Дата	Пол	Номера фенотипов															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			
5.07.01	Самка(27)	0	0	0	0,370	0	0	0,630	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Самец(73)	0,014	0,027	0,055	0,356	0,027	0	0,507	0,037	0	0,014	0	0,037	0	0	0	0
15.07.01	Самка(54)	0,019	0	0	0,426	0	0	0,537	0	0	0	0	0,019	0	0	0	0
	Самец(46)	0,037	0,074	0,241	0,370	0	0	0,167	0	0	0,037	0,018	0,018	0,056	0	0	0
20.07.01	Самка(63)	0,095	0,063	0,111	0,556	0,016	0	0,238	0	0	0	0	0	0	0	0	0,016
	Самец(37)	0,189	0	0	0,568	0	0	0,243	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25.07.01	Самка(60)	0,054	0,054	0,135	0,676	0	0	0,081	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Самец(39)	0,400	0,033	0	0,433	0	0	0,117	0,017	0	0	0	0	0	0	0	0
30.07.01	Самка(38)	0,200	0,067	0,083	0,483	0,017	0	0,083	0,033	0	0,017	0,017	0,017	0	0	0	0
	Самец(12)	0,333	0	0,051	0,487	0	0	0,128	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Самка(38)	0,289	0,026	0,053	0,500	0	0	0,105	0	0	0,026	0,026	0,026	0	0	0	0
	Самец(12)	0,158	0	0,079	0,553	0	0	0,053	0,079	0	0,026	0,026	0,026	0	0	0	0,026
	Самка(38)	0,500	0,167	0	0,333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Самец(12)	0,250	0,083	0,167	0,417	0	0	0,083	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. Здесь и в табл. 7 над чертой — частоты фенотипов, расположенных на 1-й межлучевой перепонке, под чертой — на 5-й.

Дата	Пол	Номера фенотипов																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13				
3.07.03	Самка(36)	0,028	0,028	0	0,472	0,028	0	0,444	0	0	0	0,444	0	0	0	0	0	0
	Самец(64)	0	0,056	0,361	0,500	0	0	0,028	0	0,056	0	0,028	0	0,056	0	0	0	0
8.07.03	Самка(54)	0,047	0,172	0,437	0,281	0,031	0	0,016	0	0	0	0,016	0	0,016	0	0	0	0
	Самец(45)	0	0,148	0,037	0,500	0	0	0,315	0	0	0	0,315	0	0	0	0,037	0,037	0
12.07.03	Самка(61)	0,016	0,393	0,311	0,313	0	0	0,016	0	0,049	0,066	0,016	0	0	0	0	0,016	0
	Самец(39)	0	0,205	0	0,385	0	0	0,410	0	0	0	0,410	0	0	0	0	0	0
17.07.03	Самка(62)	0,048	0,016	0,016	0,581	0	0	0,339	0	0	0	0,339	0	0	0	0	0	0
	Самец(38)	0	0,016	0,290	0,500	0,048	0	0	0,032	0,048	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032
22.07.03	Самка(68)	0,105	0,026	0	0,658	0	0	0,211	0	0	0	0,211	0	0	0	0	0	0
	Самец(32)	0,026	0,026	0,342	0,447	0,026	0	0,026	0	0,026	0,026	0,026	0,026	0,026	0,026	0,026	0,026	0,026
28.07.03	Самка(68)	0,044	0,015	0,088	0,265	0	0	0,588	0	0	0	0,588	0	0	0	0	0	0
	Самец(32)	0	0,015	0,353	0,456	0,029	0	0,029	0,059	0,015	0,015	0,015	0,015	0,015	0,015	0,015	0,015	0,015
28.07.03	Самка(68)	0,094	0,062	0,062	0,438	0	0	0,344	0	0	0	0,344	0	0	0	0	0	0
	Самец(32)	0,062	0	0,313	0,469	0,062	0	0,094	0	0,094	0	0,094	0	0	0	0	0	0
28.07.03	Самка(68)	0,044	0,029	0,059	0,353	0	0	0,515	0	0	0	0,515	0	0	0	0	0	0
	Самец(32)	0	0,044	0,338	0,368	0,059	0	0,059	0,044	0,059	0,059	0,044	0,059	0,059	0,059	0,059	0,059	0,059
28.07.03	Самка(68)	0,125	0,031	0,063	0,281	0	0	0,500	0	0	0	0,500	0	0	0	0	0	0
	Самец(32)	0,031	0,031	0,406	0,344	0,031	0	0,063	0,031	0,031	0,031	0,063	0,031	0,031	0,031	0,031	0,031	0,031

Анализ динамики показателей разнообразия, полученных тремя разными методами, показал, что в период с 17 по 20 июля 2001 г. у самцов и самок горбуши они возрастали. Возможно, это произошло вследствие смешения производителей из разных подходов: в конце второй пятидневки численность ранней горбуши постепенно снижалась, в то время как количество поздней возрастало. Это могло привести к увеличению разнообразия в смешанных выборках.

Различия между ранней и поздней североохотоморской горбушей отмечались ранее рядом исследователей. В работе А.В. Ионина (1987) впервые было высказано предположение о существовании на северном побережье Охотского моря двух подходов горбуши, различающихся биологическими показателями и сроками хода. Это подтвердилось и генетическими исследованиями (Макоедов и др., 1993; Пустовойт, 1999). С.Л. Марченко (1999, 2004) выделяет у североохотоморской горбуши до четырех темпоральных группировок, различающихся биологическими показателями, темпами роста и структурой чешуи. Фенетическими исследованиями также была выявлена темпоральная дифференциация в некоторых популяциях североохотоморской горбуши (Агапова и др., 1992; Агапова, Пустовойт, 1999; Агапова, 2002).

В 2003 г. сохранились статистически значимые различия между полами по величинам линейного и весового разнообразия. Средние значения этих показателей у самцов горбуши были статистически достоверно выше, чем у самок. При исследовании морфологической

Таблица 8

Показатели фенетического разнообразия горбуши р. Ола

Table 8

Phenetical diversity in population of river Ola

Дата	Самец		Самка		Самец		Самка		Самец		Самка	
	1-я перелонка μ	5-я перелонка s_{μ}	1-я перелонка μ	5-я перелонка s_{μ}	1-я перелонка μ	5-я перелонка s_{μ}	1-я+5-я перелонка μ	1-я+5-я перелонка s_{μ}	1-я+5-я перелонка μ	1-я+5-я перелонка s_{μ}	1-я+5-я перелонка μ	1-я+5-я перелонка s_{μ}
5.07.01	4,45	0,394	6,70	0,459	1,97	0,050	3,98	0,388	5,58	0,302	2,98	0,196
15.07.01	3,98	0,298	9,61	0,707	2,76	0,252	6,43	0,433	6,80	0,384	4,60	0,250
20.07.01	2,83	0,115	3,76	0,355	2,85	0,083	6,14	0,528	3,30	0,187	4,50	0,267
25.07.01	3,45	0,220	4,82	0,519	3,78	0,277	6,50	0,520	4,14	0,282	5,14	0,295
30.07.01	2,87	0,179	4,54	0,418	4,50	0,421	5,84	0,576	3,71	0,227	5,17	0,345
2001	4,73	0,228	7,99	0,364	4,27	0,257	7,33	0,333	6,36	0,215	5,80	0,210
3.07.03	3,36	0,183	5,07	0,391	3,44	0,386	3,80	0,356	4,21	0,216	3,62	0,263
8.07.03	3,21	0,237	5,75	0,536	3,41	0,194	7,64	0,578	4,48	0,293	5,53	0,305
12.07.03	2,94	0,069	5,68	0,438	2,69	0,117	5,78	0,459	4,31	0,221	4,24	0,237
17.07.03	3,08	0,273	6,01	0,688	3,30	0,301	5,51	0,471	4,55	0,370	4,41	0,280
22.07.03	4,21	0,322	4,20	0,324	3,65	0,269	6,08	0,592	4,21	0,228	4,86	0,325
28.07.03	4,07	0,344	6,41	0,721	3,74	0,263	6,66	0,479	5,24	0,399	5,20	0,273
2003	3,96	0,128	7,45	0,368	3,88	0,154	7,61	0,309	5,71	0,195	5,75	0,173

изменчивости горбуши западного побережья Камчатки С.А. Горшков и Г.В. Горшкова (1988) также отмечали, что самцы обладают большей изменчивостью размерно-весовых признаков.

Анализ генетической структуры самцов показал, что в 2003 г. их разнообразие снизилось по сравнению с 2001 г. Причиной этого, возможно, стало аномально низкое количество самцов, зашедших на нерест в 2003 г., что сказалось на соотношении полов в выборках. Средний уровень генетического разнообразия популяции горбуши р. Ола в 2003 г. был сопоставим с уровнем 2001 г. благодаря увеличению показателя разнообразия у самок, что компенсировало снижение изменчивости самцов.

По фенетическим признакам достоверных различий между полами не выявлено. Показатели фенетического разнообразия самцов в 2003 г. были ниже, чем в 2001 г., а у самок они существенно не различались. Снижение значений μ -критерия у самцов оказало влияние на фенетическое разнообразие популяции в целом.

В период нерестовой миграции 2003 г. можно выделить выборки, маркирующие смешение особей из двух подходов, но сроки их появления отличаются от сроков 2001 г. Полученные нами данные свидетельствуют о неоднородности горбуши, заходящей на нерест в р. Ола.

Объективная оценка уровня биоразнообразия подразумевает не качественное (малый — большой), а количественное выражение этого параметра. В данной работе сделана попытка определить величину разнообразия популяции горбуши р. Ола несколькими методами. Оказалось, что соотношение полов в выборках влияет не только на динамику показателей разнообразия в течение нерестовой миграции, но и на общую величину популяционного разнообразия. Различия между полами превышали аналогичные различия между выборками разного времени нерестового хода.

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы.

Средние значения показателей генетического, морфологического и фенетического разнообразия у самцов горбуши р. Ола в 2003 г. снизились по сравнению с 2001 г., в то время как у самок они возросли. Показатели разнообразия, вычисленные по гонадосоматическому индексу, у самок и самцов не различались. Общий уровень разнообразия ольской популяции горбуши в 2001 г. был сопоставим с уровнем 2003 г.

Данные, полученные тремя разными методами, свидетельствуют о неоднородности горбуши, заходящей на нерест в р. Ола. В 2001 г. с середины второй декады июля показатели разнообразия у самцов и самок горбуши возрастали. Вероятно, снижение численности ранней горбуши и увеличение количества поздней в этот период могло привести к увеличению разнообразия в смешанных выборках. Во время нерестовой миграции 2003 г. такие смешанные выборки зафиксированы в другие сроки. Значения показателей разнообразия у самцов и самок горбуши варьировали независимо друг от друга в течение нерестового хода.

Соотношение полов в выборках может оказывать влияние не только на динамику показателей разнообразия в течение нерестовой миграции, но и на общую величину популяционного разнообразия.

Литература

Агапова Г.А. Темпоральная дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из некоторых локальных нерестовых группировок северо-востока Азии по фенетическим признакам // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие): Тез. докл. Междунар. сем. — Ростов-на-Дону: ЦВВР, 2002. — С. 7–10.

Агапова Г.А., Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П. Биоразнообразие североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток, 2003. — Вып. 2. — С. 523–530.

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

Агапова Г.А., Пустовойт С.П., Починов А.А., Макоедов А.Н. Изменчивость фенетических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Северо-Востока Азии // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. — С. 94–112.

Андрианов В.А. Современные проблемы изучения морского биологического разнообразия // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 1. — С. 3–19.

Голованов И.С. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, № 4. — С. 568–575.

Голованов И.С., Марченко С.Л. Современное состояние запасов, биология, динамика численности и проблемы промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Охотского моря // Сб. науч. трудов МагаданНИРО. — 2001. — Вып. 1. — С. 134–143.

Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря // Генетика. — 2003. — Т. 39, № 3. — С. 402–412.

Горшков С.А., Горшкова Г.В. Некоторые особенности внутривидовой структуры у горбуши — *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae). 1. Основные источники морфобиологического разнообразия // Зоол. журн. — 1988. — Т. 67, вып. 3. — С. 384–395.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991 — 269 с.

Ионов А.В. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. — С. 35–48.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. — Л.: Наука, 1980. — 236 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.

Макоедов А.Н., Пустовойт С.П., Ермоленко Л.Н. и др. Популяционно-генетическое исследование горбуши, размножающейся в реках Северо-Востока России // Генетика. — 1993. — Т. 29, № 8. — С. 1366–1374.

Марченко С.Л. Внутривидовые группировки горбуши р. Ола // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. — Владивосток, 1999. — С. 24–26.

Марченко С.Л. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2004. — 24 с.

Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2004. — Вып. 2. — С. 227–236.

Павлов Д.С. Подходы к охране редких и исчезающих видов рыб // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, № 5. — С. 3–19.

Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 521–526.

Пустовойт С.П. Методические аспекты изучения биоразнообразия в ихтиологических исследованиях // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2002. — С. 135–137.

Редкие и исчезающие животные. Рыбы / Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, Л.И. Соколов, С.С. Алексеев. — М.: Высш. шк., 1994. — 334 с.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. — Владивосток: Дальнаука, 2002. — 496 с.

Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. — 1991. — Т. 111, вып. 4. — С. 499–507.

Biodiversity / Eds E.O. Wilson, F.M. Peter. — Washington: National Academy Press, 1988. — 497 p.

Biodiversity II / Eds M.L.R. Kudla, D.E. Wilson, E.O. Wilson. — Washington: Joseph Henry Press, 1997. — 527 p.

Nei M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations // Ann. Hum. Genet. — 1977. — Vol. 41. — P. 225–233.

Nei M., Chesser R.K. Estimation of fixation indices and gene diversities // Ann. Hum. Genet. — 1983. — Vol. 47. — P. 253–259.

Van den Bussche R.A., Hamilton M.J., Chesser R.K. Problems of estimating gene diversity among populations // The Texas J. of Sci. — 1986. — Vol. 38, № 3. — P. 281–287.

Поступила в редакцию 15.12.06 г.