

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЕ ФЕНЕТИЧЕСКОЕ
РАЗНООБРАЗИЕ САМОК И САМЦОВ
СЕВЕРООХОТОМОРСКОЙ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA (WALBAUM)**

Г.А. Агапова

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, Магадан,
685000, Россия. E-mail: agapova@ibpn.ru*

Представлены результаты исследования фенетического разнообразия самок и самцов горбуши р. Ола (материковое побережье Охотского моря) в пяти нечетных поколениях. Показано, что внутри- и межгодовая динамика значений этого показателя различалась у особей разного пола, что влияло на общую величину популяционного разнообразия. Основной вклад во внутривнутрипопуляционную изменчивость вносили самцы.

**INTRAPOPULATION PHENETIC DIVERSITY OF MALES
AND FEMALES OF THE PINK SALMON *ONCORHYNCHUS
GORBUSCHA* (WALBAUM) FROM THE NORTHERN PART
OF THE SEA OF OKHOTSK**

G.A. Agapova

*Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18 Portovaya Str., agadan,
685000, Russia. E-mail: agapova@ibpn.ru*

Results of phenetic diversity study of females and males of the pink salmon from the Ola River (continental seaside of the Sea of Okhotsk) in five uneven generations are given. Values of annual and interannual dynamics of this characteristic were shown to differ at individuals of different sex; and this influenced on general size of population diversity. Main contribution to intrapopulation diversity was made by males.

Среди лососей рода *Oncorhynchus*, размножающихся в реках материкового побережья Охотского моря, горбуша является самым многочисленным видом и одним из доминирующих объектов промысла. Ей, как и другим видам рода, свойственен половой диморфизм. В работах, посвященных изучению самок и самцов горбуши, чаще всего внимание уделяется их генетическим особенностям и исследованию связей между генетическими и фенотипическими признаками (Животовский, 1984; Beacham T.D., Withler R.E. 1985; Картавец, 1990; Ефремов, 1999; Пустовойт, 2008 и др.). Опубликованные данные по фенетической изменчивости самок и самцов североохотоморской горбуши фрагментарны (Агапова и др., 2003;

2007). В указанных публикациях с использованием фенетических маркеров оценено разнообразие горбуши р. Ола в двух поколениях с учетом влияния особей каждого пола на его динамику в период анадромной миграции. Река Ола – один из крупнейших нерестовых водоемов горбуши на североохотоморском побережье. Производителям, заходящим на нерест в указанную реку, присущи значительные флуктуации численности. Своеобразие горбуши р. Ола заключается в том, что относительно короткий промежуток времени у нее дважды происходила смена доминирующих по численности поколений (Марченко и др., 2004). Нами изучены пять нечетных поколений, которые, после 2001 г., стали доминантными.

Целью работы было исследование фенетической изменчивости самок и самцов горбуши р. Ола и оценка влияния особей каждого пола на внутривидовое разнообразие.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проанализированы материалы, собранные во время нерестового хода производителей горбуши в р. Ола в 2001, 2003, 2005, 2007 и 2009 гг. Фенетическому анализу подвергнуто 1857 экз. самок и 1540 экз. самцов. Фенетическими признаками были типы рисунка на 1-й и 5-й межлучевых перепонках верхней лопасти хвостового плавника горбуши. Использована схема, включающая 14 фенотипов. Описание методики приведено нами ранее (Макоедов, Агапова, 1991). Внутривидовое разнообразие (μ) вычисляли, используя формулы, предложенные Л.А. Животовским. Достоверность различий по значениям μ -критерия оценивали при помощи t -теста Стьюдента (Животовский, 1991). Среднее значение показателя фенетического разнообразия в выборках за один год подсчитывали как среднюю взвешенную величину. Математический анализ полученных данных выполнялся с использованием статистической программы STATISTICA (Боровиков, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим изменчивость значений показателя фенетического разнообразия самок и самцов ольской горбуши в период нерестового хода. В 2001 г. самое высокое значение этого показателя у самцов и в объединенных выборках (самки + самцы), отмечено 15.07.01, а самое низкое – 20.07.01. Обе они относились к периоду массового хода. У самок максимальное за сезон значение μ -критерия зафиксировано в конце нерестовой миграции, а минимальное – в начале (рис. 1А). Аналогичные данные были получены по морфологическим и генетическим признакам (Агапова и др., 2003). Самцы, пойманные 5.07.01 и 15.07.01, достоверно отличались от особей своего пола из более поздних выборок. Это же отмечено для самок, взятых на анализ 5.07.01. Характер отличий между объединенными выборками определялся самцами ($0,05 > p > 0,001$). В 2003 г. ситуация была иной: наибольшее значение показателя μ зафиксировано у горбуши в конце нерестового хода, а самое низкое – 3.07.03 (рис. 1Б). Но если самцы из этой выборки отличались лишь от производителей завершающего периода анадромной миграции ($t = 2,162, p < 0,05$), то самки (и объединенная выборка) – от всех других, исследованных в этот сезон ($0,05 > p > 0,01$). В 2005 и 2007 гг. изученный материал характеризовал, в основном, ольскую горбушу массового хода. Между выборками самцов указанных лет

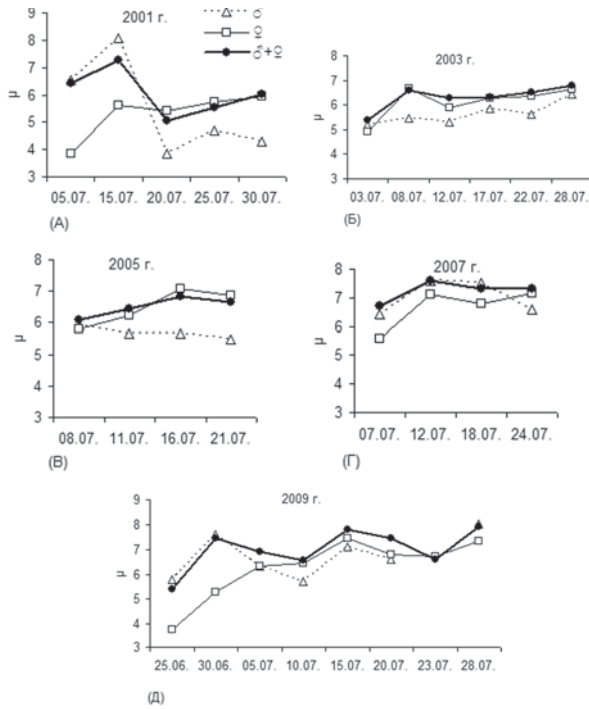


Рис. 1. Динамика значений показателя генетического разнообразия горбуши р. Ола в период нерестового хода

отличались от рыб более поздних сроков хода. Самцы различались в следующих случаях: 25.06.09–30.06.09, 25.06.09–28.07.09, 30.06.09–5.07.09 и 30.06.09–10.07.09 ($0,05 > p > 0,001$). Различия между самками и самцами горбуши р. Ола по исследованным генетическим маркерам, в рассматриваемый период, отмечены только в отдельных выборках. Так, в 2001 г. межполовые различия проявились в четырех выборках из пяти, в 2005 – в двух из четырех, в 2009 г. – в двух из семи изученных ($0,01 > p > 0,001$).

Межгодовая динамика средних значений μ -критерия отмечалась как у самок, так и у самцов горбуши (рис. 2). Самки, пойманные в 2001 г., отличались от особей

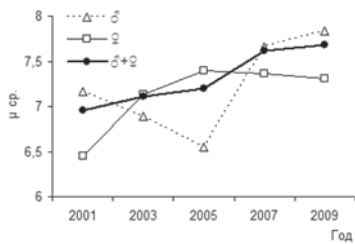


Рис. 2. Межгодовая динамика средних значений показателя генетического разнообразия горбуши р. Ола

различия по генетическим маркерам были недостоверны, а между самками они наблюдались. В частности, самки горбуши, зашедшие в р. Ола в первой декаде июля, отличались от особей, пойманных во вторую и третью десятидневки ($p < 0,05$). Достоверных различий между объединенными выборками не выявлено. Отметим, что как в 2005, так и в 2007 гг., наиболее высокое значение μ -критерия зафиксировано у рыб, выловленных во вторую декаду июля, а самое низкое – в ранние сроки (рис. 1В, Г). Распределение значений показателя генетического разнообразия в период анадромной миграции ольской горбуши в 2009 г. было сходно с 2003 г.: их максимум отмечен в конце хода, а минимум – в начале (рис. 1Д). Самки горбуши из выборок от 25.06.09 и 30.06.09

этого пола из всех других генераций. Значение показателя генетического разнообразия у них было ниже среднеемноголетнего параметра ($t = 2,534, p < 0,05$). У самцов горбуши самое низкое значение μ зафиксировано в 2005 г., что также отклонялось от среднеемноголетнего уровня ($t = 2,333, p < 0,05$). Самцы этого года отличались от производителей 2007 г. ($t = 2,896, p < 0,01$) и 2009 гг. ($t = 3,698, p < 0,001$). Кроме того, достоверные различия выявлены между самцами 2003 и 2009 гг. ($t = 2,696, p < 0,01$). При сопоставлении средних за год значений показателя разнообразия, рассчитанного по исследованным

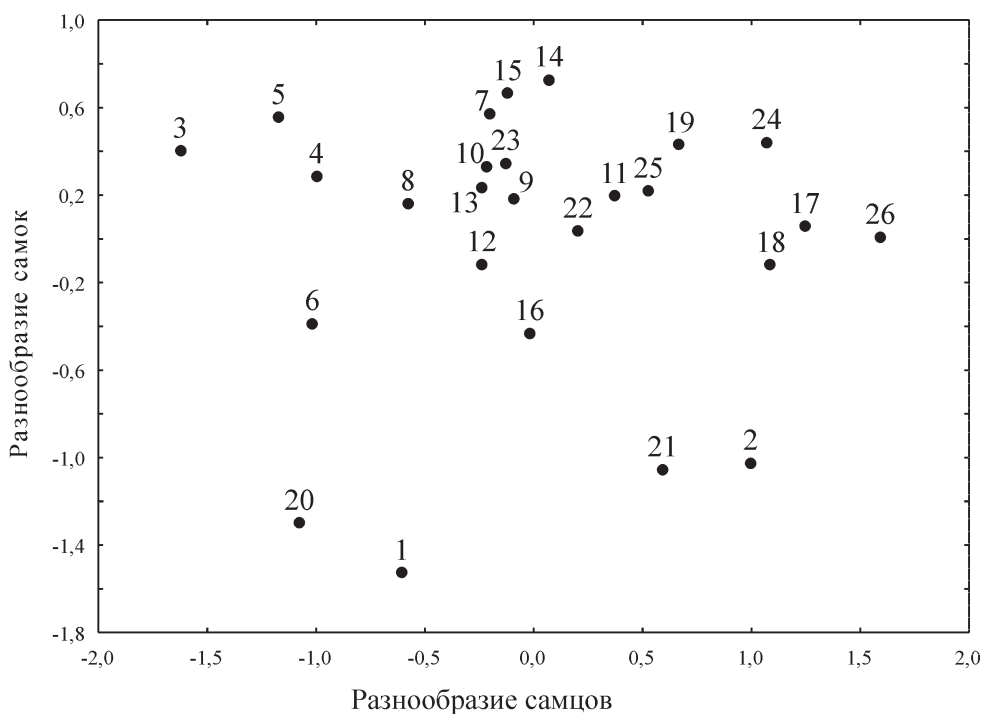


Рис. 3. Распределение значений показателя разнообразия в выборках у самок и самцов горбуши р. Ола по результатам многомерного шкалирования. 1–26 – номера выборок: 2001 г. (1–5), 2003 г. (6–11), 2005 г. (12–15), 2007 г. (16–19), 2009 г. (20–26).

фенетическим маркерам для объединенных выборок, обнаружены отличия между 2001–2007 гг. ($t = 2,238$, $p < 0,05$), 2001–2009 гг. ($t = 2,893$, $p < 0,01$) и 2005–2009 гг. ($t = 2,008$, $p < 0,05$). В первых двух случаях на значимость различий главным образом, повлияли самки, в последнем – самцы. Отметим, что в ряду исследованных нечетных поколений горбуши р. Ола прослеживалась тенденция увеличения внутривыборочного фенетического разнообразия (рис. 2).

Статистический анализ показал, что основной вклад во внутривыборочную изменчивость вносили самцы. На их долю во внутривыборочной изменчивости пришлось 63,06 %, что связано с большей флюктуацией значений μ -критерия у самцов, по сравнению с самками (рис. 3). Стандартное отклонение указанного параметра, рассчитанное для самцов, было выше, чем для самок ($\sigma_m = 1,088$, $\sigma_f = 0,954$). Этим, по-видимому, можно объяснить отсутствие корреляции между величиной выборок и значениями показателя разнообразия у самцов. У самок она положительная ($r = 0,545$, $p = 0,004$). Вклад самцов в межгодовую изменчивость составил 54,28%. В целом, самки оказались более консервативны, а самцы более вариабельны по изученным фенетическим признакам.

Исследования горбуши р. Ола выявили внутри- и межгодовую динамику значений показателя фенетического разнообразия у самок и самцов. В период нерестового хода нечетных лет значения этого параметра возрастали во второй декаде июля (период массового хода). В те годы, когда сбором материала был охвачен длительный временной интервал, увеличение значений μ -критерия отмечено в начале (у самцов и в объединенной выборке) и на заключительном этапе нерестовой

миграции (у особей обоих полов). Обнаруженная неоднородность самок и самцов ольской горбуши не имела четкой связи с конкретным периодом нерестового хода, однако самки из выборок, относящихся к его началу, характеризовались более низким уровнем разнообразия, по сравнению с рыбами конца анадромной миграции. У самцов такой тенденции не прослеживалось, но их разнообразие в ранних выборках было выше, чем самок. Несмотря на то, что исследовалась только нечетная линия ольской горбуши (родительское – дочернее поколения) была отмечена ее межгоддовая неоднородность. Наиболее отличными от всех были производители, зашедшие на нерест в 2001 г. – первый год, после смены доминант, когда начался рост численности горбуши нечетных поколений (Марченко и др., 2004). В целом, уровень фенетического разнообразия горбуши из ольской популяции в исследованный период был сопоставим со среднемноголетним значением и лишь в 2009 г. оказался выше этого параметра.

Динамика значений μ -критерия у особей разных полов различалась как во время нерестового хода, так и в ряду генераций нечетных лет, что оказывало определенное влияние на внутривидовое разнообразие. Возможно, обнаруженная внутри- и межгоддовая фенетическая неоднородность самок и самцов ольской горбуши могла быть связана с динамикой численности подходов рыб с ранними и поздними сроками нереста (Марченко, 2004), разной интенсивностью миграционного обмена и рядом других факторов. Основной вклад во внутривидовую изменчивость вносили самцы, что не является неожиданным. Ранее неоднократно отмечалась большая вариабельность особей мужского пола (в том числе и у горбуши) по фенотипическим признакам (Геодакян, 1981; Животовский, 1984; Ефремов, 1999).

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Г.А., Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П. 2003. Биоразнообразие североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 523–530.
- Агапова Г.А., Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П. 2007. Биологическое разнообразие самок и самцов североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. Т. 149. С. 205–218.
- Боровиков В. 2003. СТАТИСТИКА: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. 2-е изд. СПб: Питер. 688 с.
- Геодакян В.А. 1981. Половой диморфизм и «отцовский эффект» // Журнал общей биологии. Т.42, № 5 С. 657-668.
- Ефремов В.В. 1999. Изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Тумнин Хабаровского края // Вопр. ихтиологии. Т. 39, № 2. С. 182–189.
- Животовский Л.А. 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука. 182 с.
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 269 с.
- Картавцев Ю.Ф. 1990. Аллозимная гетерозиготность и морфологический гомеостаз у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Pisces: Salmonidae) // Генетика. № 8. С. 1399–1407.
- Макоедов А.Н., Агапова Г.А. 1991. Методика популяционно-фенетического исследования горбуши по вариантам рисунка на хвостовом плавнике // Биол. моря. № 5. С. 92–94.
- Марченко С.Л. 2004. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 24 с.

- Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. 2004.** Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. Магаданск. отд. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан: МагаданНИРО. Вып.2. С. 227–236.
- Пустовойт С.П. 2008.** Генетическое разнообразие самцов и самок горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Изв. ТИНРО. Т. 155. С. 120–130.
- Beacham T.D., Withler R.E. 1985.** Heterozygosity and morphological variability of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from southern British Columbia and Puget Sound // Can. J. Genet. Cytol. V. 27. P. 571–579.