

УДК 597.08:575.0:577.1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) ИЗ рр. ОЛА И ТАУЙ (Тауйская губа Охотского моря)

Г. А. Агапова

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан
 E-mail: agapova@ibpn.ru*

Представлены результаты фенетических исследований девяти генераций горбуши из рр. Ола и Тауй (Тауйская губа Охотского моря). Показана ее внутри- и межпопуляционная неоднородность. В каждой из локальностей обнаружены различия между выборками разного времени нерестовой миграции, в разные годы внутри линий четных и нечетных лет и производителями из смежных поколений. Уровень значимости отличий у ольской горбуши был выше, чем у тауйской. У горбуши из рр. Ола и Тауй в отдельные годы значения показателя фенетического разнообразия отклонялись от среднемноголетних величин. В настоящее время эти параметры сопоставимы, что может свидетельствовать об относительной устойчивости исследованных нерестовых популяций. Несмотря на внутри- и межгодовые флуктуации частот фенотипов, отмеченные у ольской и тауйской горбуши, межпопуляционные различия имели устойчивый характер.

Ключевые слова: горбуша, популяция, р. Ола, р. Тауй, фен, фенетическое разнообразие, межпопуляционная дифференциация.

ВВЕДЕНИЕ

Среди видов рода *Oncorhynchus*, размножающихся в реках Тауйской губы Охотского моря, горбуша по численности занимает одно из доминирующих мест, что определяет теоретический и практический интерес к изучению ее внутривидовой структуры. Несмотря на длительный период исследования биологических, экологических и географических особенностей горбуши этого региона (Голованов, 1982; Ионов, 1987; Черешнев и др., 2002; Марченко, 2004; Марченко и др., 2004; Хованский, 2004; Голованов и др., 2009; и др.), однозначного ответа на некоторые вопросы, касающиеся ее популяционной организации, пока нет. До недавнего времени реки Тауйской губы объединялись в один рыбопромысловый район – Тауйский (Клоков, 1970; Клоков, Фроленко, 1970). Согласно последним данным, в Тауйской губе выделяют два района воспроизводства горбуши – Ольскую и Тауйскую группы рек (Марченко, Голованов, 2001; Марченко, 2004). Река Ола, впадающая в Тауйскую губу в восточной части – один из крупнейших нерестовых водоемов горбуши на северном побережье Охотского моря. Среди рек Тауйской группы (западная часть Тауйской губы) больше всего горбуши заходит в р. Тауй (рис. 1). Реки Ола и Тауй относятся к разным гидрологическим формациям, различающимся физико-химичес-

кими характеристиками и качественным составом планктона (Афанасьев и др., 1994; Марченко, Голованов, 2001). Оба водоема являются базовыми реками лососевых рыбодобных заводов, но искусственное воспроизводство горбуши осуществляется в основном на Ольской экспериментально-производственной акклиматизационной базе (ЭПАБ).

Фенетические исследования горбуши из рек Тауйской губы Охотского моря показали ее внутри- и межпопуляционную неоднородность (Агапова, Пус-



Рис. 1. Схема рек Тауйской губы Охотского моря

Fig. 1. Outline of the rivers of the Taui Inlet, the Sea of Okhotsk

Таблица 1. Средние значения частот фенов у горбуши из рр. Ола и Тауй

Table 1. Average values of phene frequencies in the pink salmon from the Ola and Taui rivers

Год	N, экз.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
р. Ола														
1994	120	0,000	0,025	0,192	0,358	0,033	0,000	0,233	0,008	0,050	0,000	0,083	0,000	0,017
1996	200	0,000	0,005	0,335	0,305	0,000	0,000	0,270	0,015	0,005	0,035	0,030	0,000	0,000
1997	200	0,010	0,245	0,285	0,200	0,045	0,000	0,095	0,010	0,045	0,025	0,020	0,000	0,020
1999	400	0,013	0,048	0,155	0,590	0,000	0,000	0,130	0,005	0,017	0,025	0,007	0,000	0,010
2000	200	0,070	0,060	0,160	0,295	0,045	0,000	0,195	0,005	0,045	0,020	0,075	0,025	0,005
2002	718	0,025	0,054	0,146	0,585	0,014	0,001	0,139	0,014	0,003	0,006	0,010	0,001	0,001
2003	1198	0,025	0,100	0,188	0,402	0,015	0,000	0,217	0,013	0,018	0,008	0,008	0,003	0,003
2004	498	0,062	0,056	0,133	0,506	0,004	0,000	0,199	0,016	0,002	0,008	0,008	0,000	0,006
2010	400	0,068	0,048	0,118	0,473	0,010	0,000	0,238	0,007	0,005	0,007	0,017	0,000	0,010
р. Тауй														
1994	200	0,000	0,010	0,230	0,530	0,025	0,000	0,105	0,040	0,005	0,010	0,040	0,000	0,005
1996	408	0,002	0,039	0,194	0,434	0,025	0,000	0,213	0,007	0,007	0,020	0,032	0,000	0,027
1997	400	0,010	0,118	0,347	0,342	0,018	0,000	0,093	0,005	0,020	0,010	0,012	0,000	0,025
1999	208	0,048	0,341	0,231	0,240	0,005	0,000	0,111	0,000	0,019	0,000	0,005	0,000	0,000
2000	400	0,050	0,058	0,192	0,552	0,007	0,003	0,115	0,003	0,000	0,007	0,010	0,000	0,003
2002	530	0,064	0,040	0,036	0,234	0,034	0,000	0,449	0,030	0,015	0,036	0,043	0,019	0,000
2003	200	0,055	0,080	0,265	0,390	0,035	0,000	0,145	0,005	0,005	0,000	0,000	0,000	0,020
2004	200	0,075	0,050	0,205	0,450	0,015	0,000	0,135	0,005	0,020	0,015	0,020	0,000	0,010
2010	320	0,131	0,122	0,181	0,416	0,006	0,000	0,109	0,003	0,019	0,009	0,003	0,000	0,000

Примечание. Здесь и в таблице 2: 1–13 – номера фенов: 1 – нет рисунка; 2 – мелкие пятна; 3 – мелкие пятна, короткие полосы; 4 – короткие полосы; 5 – мелкие пятна, длинная полоса; 6 – мелкие пятна, короткие полосы, длинная полоса; 7 – длинная полоса; 8 – короткие полосы, длинная полоса; 9 – мелкие пятна, крупные пятна; 10 – крупные пятна; 11 – короткие полосы, крупные пятна; 12 – длинная полоса, крупные пятна; 13 – мелкие пятна, короткие полосы, крупные пятна.

товойт, 1999; Агапова, 2006, 2008, 2011; Агапова и др., 2003, 2007). В указанных работах основное внимание уделялось изучению внутривидовых особенностей горбуши, а вопрос о подразделенности нерестовых популяций рек Тауйской губы освещен фрагментарно. В связи с этим целью работы было исследование изменчивости фенетических признаков горбуши из рек Тауйской губы Охотского моря на внутри- и межпопуляционном уровнях.

Нами обобщены опубликованные и вновь полученные данные, характеризующие девять генераций горбуши из рр. Ола и Тауй.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран во время нерестовой миграции производителей в рр. Ола и Тауй (см. рис. 1) с 1994 по 2010 г. Сведения о времени сбора материала и средние частоты фенов приведены в табл. 1. Фенетическими признаками были типы рисунка суммарно на 1-й и 5-й межлучевых перепонках верхней лопасти хвостового плавника горбуши. Использована схема, включающая 14 фенов. Поскольку 14-й фен не встретился в исследованных выборках, его не учитывали при статистической обработке данных. Подробное описание методики приведено в работе А. Н. Макоедова и Г. А. Агаповой (1991). Внутри- и межпопуляционную фенетическую неоднородность проверяли с помощью псевдовероятностного теста (Zaykin, Pudovkin, 1993). Количественная оценка разнообразия популяций осуществлялась при помощи μ -критерия, предложенного Л. А. Животовским (1991). Средние за год значения показателя фенети-

ческого разнообразия, представленные на рис. 3, вычисляли как среднюю взвешенную величину. Оценки достоверности различий горбуши из рр. Ола и Тауй по значениям μ -критерия (t-тест Стьюдента) частично были опубликованы ранее (Агапова, 2006). Для построения дендрограммы с помощью программы MEGA-4 (Tamura et al., 2007) использовали генетические дистанции (D), рассчитанные по Неи (Nei, 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Особенностью биологии горбуши является наличие неперекрывающихся поколений четных и нечетных лет. В связи с этим данные, полученные в результате проведенного исследования, мы оценивали отдельно для каждой генеративной линии. У северо-океанской горбуши наиболее многочисленными являются генерации нечетных лет. Исключением была лишь горбуша р. Ола и Ольской группы рек. За относительно небольшой промежуток времени у нее дважды происходила смена доминирующих по численности поколений. С начала 80-х до конца 90-х гг. прошлого столетия у ольской горбуши по численности преобладали генерации ряда четных лет (Марченко и др., 2004).

Горбуша из рр. Ола и Тауй имела свои фенетические особенности. Несмотря на то что наиболее часто встречающиеся фены отмечены у рыб из обеих популяций, соотношение их частот, а также частот редких фенов, обусловило своеобразие каждой из них. Например, в 2002 г. 3-й фен отмечен у 15%, 4-й – у 58% ольских производителей, а у тауйских

они встретились лишь у 4% и 23% особей, соответственно. Однако в р. Тауй зашло больше рыб, у которых обнаружены фены, включавшие крупные пятна (11%), а также фены, встречающиеся с низкой частотой (5%). В 2003 г. соотношение частот фенов в исследованных популяциях было другим (рис. 2).

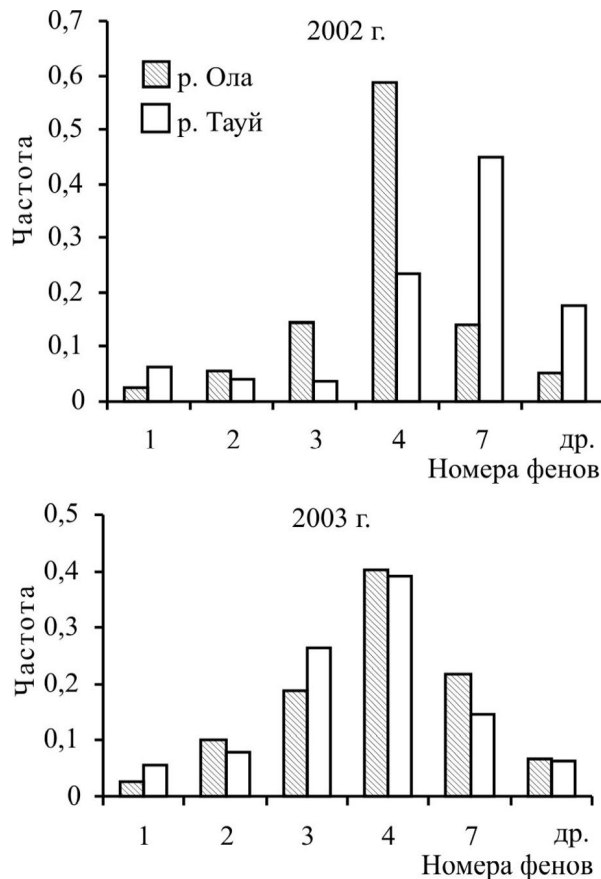


Рис. 2. Соотношение частот распространенных и редко встречающихся фенов у горбуши из рр. Ола и Тауй

Fig. 2. Frequency ratio of widespread and rare phenes in the Ola and Tauy pink salmon

Фенетическая неоднородность. С помощью χ^2 -теста на гомогенность выборок обнаружена внутрипопуляционная неоднородность горбуши из рр. Ола и Тауй в период анадромной миграции, в линиях четных и нечетных лет и в смежных поколениях. Также были выявлены устойчивые межпопуляционные отличия производителей.

В обеих популяциях отмечены различия между выборками горбуши разного времени нерестового хода. В нечетные годы они проявлялись по большему количеству фенов по сравнению с четными поколениями. Производители нечетных генераций из рр. Ола и Тауй, пойманные в разные периоды анадромной миграции, различались по частотам 1-го, 2-го, 3-го, 4-го и 7-го фенов ($0,05 > p > 0,001$), а гетерогенность ольской горбуши, кроме того, обнаружена по частотам 8-го, 11-го и 12-го фенов ($0,05 > p > 0,01$). В четные годы неоднородность рыб проявилась лишь по частотам одного – четырех фенов. Так,

в 2010 г. отличия между выборками горбуши из р. Ола обнаружены по частотам 2-го и 7-го фенов, из р. Тауй – 1-го и 3-го ($0,05 > p > 0,01$). Уровень значимости различий между выборками одного года в ольской популяции был выше, чем в тауйской.

Межгодовая неоднородность горбуши из исследованных популяций более рельефно была выражена в линии четных лет: у ольской горбуши она проявилась по частоте встречаемости десяти, а у тауйской – по частотам девяти фенов ($0,05 > p > 0,001$). В нечетные годы ольские производители различались по частотам восьми фенов, в то время как горбуша из р. Тауй – лишь по частотам четырех ($0,05 > p > 0,001$). Неоднородность горбуши смежных поколений из ольской нерестовой популяции также была выше, чем из тауйской. Например, у производителей из р. Ола, выловленных в 2003 и 2004 г., различия проявились по частотам 1-го, 2-го, 3-го и 4-го фенов ($0,01 > p > 0,001$), а из р. Тауй – лишь по частоте встречаемости 11-го ($p < 0,05$).

Межпопуляционная фенетическая неоднородность горбуши отмечалась как в четные, так и в нечетные годы. По частотам 8-го, 9-го, 11-го и 12-го фена отличия между ольскими и тауйскими производителями обнаружены только в четные годы (табл. 2). Рассмотрим дендрограмму фенетического сходства выборок горбуши из рр. Ола и Тауй в 2002 г. (рис. 3). В этот год исследованные популяции были представлены равноценным по объему материалом. На дендрограмме видно, что ольские и тауйские производители образуют два отдельных кластера, внутри которых распределяются выборки, характеризующие рыб разного времени нерестового хода. Топология выборок из р. Ола показывает, что горбуша начала хода по своим фенетическим параметрам была близка к производителям середины нерестовой миграции, а наиболее удаленной от всех оказалась выборка от 02.07.2002. В данной группе нет дифференциации ранних и более поздних выборок горбуши, хотя в отдельные годы она отмечалась (Агапова и др., 2003). В кластере, который образуют тауйские производители, выборки распределились иначе (см. рис. 3). Дендрограмма показывает, что межпопуляционные различия превышали внутрипопуляционные.

Фенетическое разнообразие. Внутрипопуляционное разнообразие – одна из характеристик, определяющая адаптивные возможности популяций. Наблюдение за динамикой его показателей особенно актуально в тех из них, которые испытывают антропогенное воздействие (промысел, искусственное воспроизводство). В качестве информативного показателя, с помощью которого можно дать оценку изменениям, происходящим в таких популяциях, часто используют фенетическое разнообразие (Макоедов, Коротаева, 1999).

Анализ значений показателя разнообразия, рассчитанных по исследованным фенетическим маркерам для горбуши из рр. Ола и Тауй, позволил отметить их внутри- и межпопуляционную вариабельность.

В популяциях ольской и тауйской горбуши обнаружены различия между выборками, взятыми в пе-

Таблица 2. χ^2 -тест на гомогенность выборок горбуши из рр. Ола и Тауй по фенетическим признакам
Table 2. χ^2 -test for homogeneity of pink salmon samples from the Ola and Tauy rivers by phenetic characteristics

Год	1	2	3	4	5	6	7
1994	0,000	1,097	0,652	8,883**	0,191	0,000	9,525**
1996	0,491	5,781*	14,700***	9,350**	4,984*	0,000	2,428
1997	0,000	16,127***	2,368	13,018***	3,885*	0,000	0,010
1999	7,198**	93,690***	5,301*	67,141***	1,926	0,000	0,477
2000	0,998	0,015	0,947	35,521***	9,566**	0,501	7,018**
2002	11,663***	1,439	41,523***	152,773***	5,581*	0,739	148,172***
2003	5,403*	0,794	6,409*	0,109	3,894*	0,000	5,422*
2004	0,377	0,107	5,774*	1,792	2,421	0,000	3,926*
2010	8,338**	13,277***	5,800*	2,326	0,303	0,000	19,725***
Год	8	9	10	11	12	13	
1994	2,751	7,098**	1,208	2,653	0,000	1,099	
1996	0,803	0,114	1,321	0,015	0,000	5,492*	
1997	0,503	3,027	2,030	0,508	0,000	0,146	
1999	1,043	0,023	5,287*	0,152	0,000	2,094	
2000	0,251	18,274***	1,807	18,371***	10,084**	0,251	
2002	3,952*	5,812*	15,453***	14,714***	10,659**	0,739	
2003	0,857	1,737	1,681	1,681	0,502	8,362**	
2004	1,372	6,455*	0,698	1,804	0,000	0,317	
2010	0,616	3,059	0,076	3,343	0,000	3,218	

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

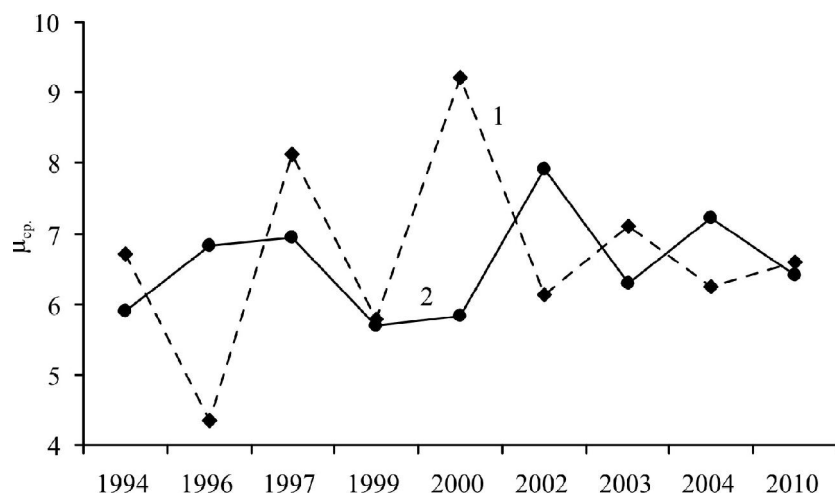


Рис. 3. Дендрограмма фенетического сходства выборок горбуши из рр. Ола (1) и Тауй (2), построенная методом ближайшего соседа (neighbour-joining)

Fig. 3. Dendrogram of phenetic similarity of the pink salmon samples from the Ola (1) and Tauy (2) rivers by the neighbour-joining method

риод нерестового хода, и отмечена сезонная динамика значений μ -критерия. В нечетных генерациях ольской популяции значения показателя разнообразия возрастали трижды: в начале (конец III декады июня), середине и на заключительном этапе нерестовой миграции (конец III декады июля). В четной линии значения этого параметра своего максимума достигали в конце первой десятидневки июля. Разнообразие горбуши из тауйской нерестовой популяции в четные и нечетные годы наиболее высоким было в середине – конце I декады июля. Отметим, что раз-

личия по фенетическим признакам обнаружены между выборками, относящимися как к одному, так и к разным периодам нерестового хода. При этом разнообразие производителей конца анадромной миграции было выше, чем у рыб начала хода (Агапова, 2006, 2011).

В обеих популяциях выборки разных лет внутри каждой из генеративных линий в одних случаях могли быть сходны, а в других иметь отличия по значениям показателя μ . Например, между производителями из р. Ола 1994–2002 гг. различия были не достоверны, в то время как тауйские отличались ($t = 4,441$, $p < 0,001$). Горбуша 2000–2002 гг. различалась в обеих локальностях (р. Ола: $t = 6,953$, $p < 0,001$; р. Тауй: $t = 5,937$, $p < 0,001$), а между генерациями 2002 и 2004 г. отличий не обнаружено. Аналогич-

ные результаты получены при попарном сравнении выборок горбуши нечетных лет. В ольской популяции значения показателя фенетического разнообразия в нечетных генерациях изменялись от 5,787 до 8,12, в тауйской – от 5,693 до 6,95, а своего максимума достигли в 1997 г. (рис. 4). В четные годы значения указанного параметра в популяции ольской горбуши колебались от 4,352 до 9,201, а тауйской находились в пределах 5,839–7,905. У производителей четной линии из р. Ола самое высокое значение показателя μ было в 2000 г., а из р. Тауй – в

Это согласуется с выводами, сделанными ранее И. А. Черешневым с соавторами (2002). Они считают, что у горбуши материкового побережья Охотского моря нет четко выраженных сезонных рас, хотя признают наличие некоторой дискретности по срокам и численности ее нерестовых подходов.

Фенетическая неоднородность горбуши из ольской и тауйской нерестовых популяций обнаружена не только в период нерестового хода, но и внутри генеративных линий и в смежных поколениях. Результаты исследования показали, что в отдельные годы значения показателя фенетического разнообразия, рассчитанные для горбуши из рр. Ола и Тауй, отклонялись от среднеемноголетних параметров. Это могло быть вызвано целым рядом факторов, среди которых – искусственное воспроизводство горбуши, которое носит прерывистый характер. Анализ выпуска заводской молоди с Ольской ЭПАБ показал, что как при минимальном в 1994 г., так и при максимальном в 2000 г. его количестве разнообразие горбуши дочерних поколений 1996 и 2002 г. оказалось ниже среднеемноголетнего уровня. В 1997 г. молодь с этого рыбоводного завода не выпускалась, а значение показателя μ у производителей, зашедших на нерест в 1999 г., также было ниже среднеемноголетнего. Выпуски заводской молоди с Тауйского лосося рыбного завода, проводившиеся с 1998 по 2002 г., были крайне малочисленны (Хованский, 2004).

Эти факты свидетельствуют о том, что искусственное воспроизводство не оказывало существенных воздействий на межгодовую динамику значений показателя фенетического разнообразия горбуши из исследованных локальностей. Еще одной из причин, приведших к отклонениям значений μ -критерия от среднеемноголетних величин в ольской и тауйской популяциях, могли стать экологические факторы. Такие отклонения в основном совпали с периодом, когда неблагоприятные климатические условия в прибрежье Тауйской губы в 1999 и 2001 г. вызвали массовую элиминацию молоди горбуши поколений 1998 и 2000 г. Это, в числе прочих факторов, привело к смене доминирующего по численности поколения в Ольской группе рек. Горбуше, заходящей на нерест в р. Ола, присущи значительные флуктуации численности: максимальные подходы превышали минимальные на три порядка (Марченко и др., 2004). В периоды естественных резких подъемов или спадов численности в популяциях происходят изменения концентрации тех или иных генотипов и фенотипов под воздействием различных направлений отбора (Горшков, Горшкова, 1988), что не может не сказываться на уровнях внутри- и межпопуляционного разнообразия. Возможно, этим объясняется и тот факт, что уровень значимости внутри- и межгодовых различий у ольской горбуши был выше, чем у тауйской. Как было показано ранее, резкое изменение численности производителей горбуши (как в линии четных, так и нечетных лет) может приводить к флуктуациям аллельных частот, происходящих синхронно на большой территории (Макоедов и

др., 1993). Вероятнее всего, именно экологические факторы могли привести к повышению или снижению фенетического разнообразия ольской и тауйской горбуши относительно среднеемноголетнего уровня. Хотя нельзя исключить, что определенную роль в этом мог играть и миграционный обмен.

Устойчивые межпопуляционные фенетические различия горбуши из рек Тауйской губы, в первую очередь, по-видимому, обусловлены факторами, связанными с выживаемостью поколений горбуши, такими как уровень воды в период нереста и ската молоди, условия в зимний период, температурный режим и обеспеченность кормом в прибрежье во время раннего морского нагула (Марченко и др., 2004). По данным указанных авторов, именно два последних определяют величину возвратов горбуши на том или ином участке североохотоморского побережья. Высокая выживаемость горбуши р. Ола, по сравнению с рыбами из других рек, связана с оптимальными экологическими условиями в период ее раннего морского нагула в Ольском лимане и близлежащих прибрежных участках. По данным Н. Н. Афанасьева с соавторами (1994), именно в восточной части Тауйской губы, куда впадает р. Ола, существует высокопродуктивная экосистема, в которой средняя биомасса мезопланктона, потребляемого молодь горбуши, в 1,3–1,5 раза выше, чем по всей северной половине Охотского моря. Характерные особенности (морфологические, физиологические, генетические) у лососей определяются спецификой их обитания в пресноводный период жизни и, по мнению ряда исследователей, носят адаптивный характер (Кирпичников, 1987; Иванков, 1991).

Ранние периоды жизни формируют и хоминг лососей – один из важнейших факторов их репродуктивной изоляции. Несмотря на противоречивость представлений об уровне точности хоминга у горбуши, некоторые ученые считают, что в стабильных условиях среды он сопоставим с «инстинктом дома» других лососей (Кляшторин, 1989; Омельченко, Вялова, 1990; Gharrett et al., 2001). Генетические и морфологические характеристики горбуши, интродуцированной в бассейн Белого моря из р. Ола, свидетельствуют о возникновении у вселенцев хоминга и, в то же время, о начавшейся пространственной дифференциации внутри нового ареала. А тот факт, что она заходит на нерест не только в «родную» реку, может говорить об экологической пластичности горбуши (Гордеева, Салменкова, 2005).

Отметим, что внутри- и межпопуляционные фенетические отличия ольской и тауйской горбуши определялись разным соотношением частот распространенных и редко встречающихся фенотипов. В отдельные годы комбинации частот могли меняться. Возможно, флуктуации частот фенотипов в исследованных популяциях горбуши были вызваны разной интенсивностью миграционного обмена, и, в частности, притоком мигрантов из близких рек, входящих в Ольскую и Тауйскую группы. Если такой обмен и происходит, то иммигранты, участвуя в нересте, существенно влияя на фенофонд популяций горбуши рр. Ола и Тауй,

по-видимому, не оказывают, о чем свидетельствуют устойчивые различия между производителями из этих локальностей, отмеченные в восьми генерациях.

ВЫВОДЫ

Результаты фенетических исследований горбуши из рр. Ола и Тауй показали следующее:

1) по фенетическим маркерам в ольской и тауйской популяциях не обнаружено четко выраженных темпоральных группировок, но отмечена неоднородность производителей, заходящих на нерест. Отличия могли проявляться между выборками, относящимися как к одному, так и к разным периодам нерестового хода. На динамику значений показателя разнообразия у мигрирующих рыб могли оказывать влияние особи обоих полов, но основной вклад во внутригодовую изменчивость вносили самцы горбуши;

2) в исследованных нерестовых популяциях выявлена фенетическая неоднородность горбуши внутри линий четных и нечетных лет, смежных поколений. Уровень значимости различий у ольской горбуши был выше, чем у тауйских производителей. Популяции горбуши из рр. Ола и Тауй различались межгодовой динамикой значений показателя фенетического разнообразия. В отдельные годы значения этого параметра отклонялись от среднееголетних величин, что, возможно, было вызвано отбором под воздействием каких-то экологических факторов. В последнее время уровень фенетического разнообразия горбуши из ольской и тауйской популяций сопоставим со средним многолетним. Это может свидетельствовать об их относительной устойчивости;

3) внутри- и межпопуляционные фенетические отличия горбуши из исследованных популяций определялись разным соотношением частот распространенных и редко встречающихся фенотипов, комбинации которых могли меняться. Тем не менее между производителями из рр. Ола и Тауй обнаружены стабильные различия, что согласуется с последними данными о подразделенности рек Тауйской губы на два района воспроизводства горбуши.

Автор благодарит Л. Т. Бачевскую, зав. лабораторией популяционной генетики ИБПС ДВО РАН за консультативную помощь в работе над статьей.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Г. А., Голованов И. С., Марченко С. Л. и др. Биологическое разнообразие самок и самцов североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. – 2007. – Т. 149. – С. 205–218.
- Агапова Г. А., Голованов И. С., Марченко С. Л. и др. Биоразнообразие североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 523–530.
- Агапова Г. А. Внутрипопуляционное фенетическое разнообразие самок и самцов североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Там же. – Владивосток : Дальнаука, 2011. – Вып. 5. – С. 11–16.

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. Фенетическое разнообразие горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из рек материкового побережья Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы VII междунар. науч. конф. – П.-Камчатский : Камчатпресс, 2006. – С. 365–369.

Агапова Г. А. Фенетическое разнообразие горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (материковое побережье Охотского моря) // Там же. – 2008. – С. 293–296.

Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т. и др. Балансирующий отбор как возможный фактор поддержания единообразия аллельных частот ферментных локусов в популяциях тихоокеанского лосося – горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. – 1987. – Т. 23, № 10. – С. 1884–1896.

Афанасьев Н. Н., Михайлов В. И., Чевризов Б. П. и др. Условия формирования, структура и распределение кормовой базы молоди лососевых рыб в Тауйской губе Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе : сб. науч. тр. Магадан. отд.-ния ТИНРО. – СПб. : ГосНИОРХ, 1994. – Вып. 308. – С. 25–41.

Геодакян В. А. Половой диморфизм и «отцовский эффект» // Журн. общ. биологии. – 1981. – Т. 42, № 5. – С. 657–668.

Голованов И. С., Марченко С. Л., Пустовойт С. П. Генетический мониторинг североохотоморских популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Цитология и генетика. – 2009. – № 6. – С. 18–27.

Голованов И. С. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1982. – Т. 22. – Вып. 4. – С. 568–575.

Гордеева Н. В., Салменкова Е. А. Морфоэкологическая пластичность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, акклиматизируемой в бассейне Белого моря // Там же. – 2005. – Т. 45. – С. 86–97.

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.

Ефремов В. В. Изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Тумнин Хабаровского края // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39, № 2. – С. 182–189.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. – М. : Наука, 1984. – 182 с.

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

Иванков В. Н. Популяционная организация у проходных рыб (на примере тихоокеанских лососей) // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. – Владивосток : Изд-во Дальневост. ун-та, 1991. – С. 5–21.

Ионов А. В. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Там же. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. – С. 35–48.

Кирпичников В. С. Приспособительное значение биохимического полиморфизма популяций животных

и растений // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 48, № 1. – С. 3–14.

Клоков В. К. К вопросу о динамике численности нерестовых стад лососей на северном побережье Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 169–178.

Клоков В. К., Фроленко Л. А. Элементарный химический состав чешуи горбуши // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 1970. – Т. 71. – С. 179–190.

Кляшторин Л. Б. Хоминг горбуши // Рыб. хоз-во. – 1989. – № 1. – С. 56–58.

Коновалов С. М., Шевляков А. Г. Наследование размеров и массы тела у тихоокеанских лососей // Популяционная биология и систематика лососевых. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 30–50.

Макоедов А. Н., Агапова Г. А. Методика популяционно-фенетического исследования горбуши по вариантам рисунка на хвостовом плавнике // Биология моря. – 1991. – № 5. – С. 92–94.

Макоедов А. Н., Коротаева О. Б. Популяционная фенетика рыб. – М. : УМК «Психология», 1999. – 279 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., Голованов И. С. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. Магадан. отд-ния ТИНРО. – Магадан : Магадан НИРО, 2001. – Вып. 1. – С. 144–151.

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) // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. Магадан. отд-ния ТИНРО. – Магадан : Магадан НИРО, 2004. – Вып. 2. – С. 227–236.

Омельченко В. Т., Вялова Г. П. Популяционная структура горбуши // Биология моря. – 1990. – № 1. – С. 3–13.

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

Хованский И. Е. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства. – Хабаровск : Кн. изд-во, 2004. – 417 с.

Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В. и др. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука, 2002. – 496 с.

Gharrett A. J., Lane S., McGregor A. J. et al. Use of genetic marker to examine genetic interaction among subpopulation of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Genetika. – 2001. – Vol. 3. – P. 259–267.

Nei M. Genetic distance between populations // Am. Natur. – 1972. – Vol. 106, No. 949. – P. 283–292.

Tamura K., Dudley J., Nei M. et al. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Mol. Biol. and Evol. – 2007. – Vol. 24. – P. 1596–1599.

Zaykin D. V., Pudovkin A. I. Two programmes to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test // J. Heredity. – 1993. – Vol. 84. – P. 152–155.

Поступила в редакцию 01.09.2011 г.

VARIABILITY OF PHENETIC CHARACTERISTICS OF THE PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) FROM THE OLA AND TAU Y RIVERS (TAUYSK INLET, SEA OF OKHOTSK)

G. A. Agapova

The results of phenetic study of nine generations of the pink salmon from the Ola and Tauy rivers (Tauysk Inlet, the Sea of Okhotsk) are presented. Intra- and interpopulation heterogeneity is shown. Differences among samples, taken during the spawning migration, in different years within even and odd year lines, and spawners from contiguous generations were found in each locality. The level of difference significance was higher in the Ola pink salmon than that in the Tauy pink salmon. In some years, values of the Tauy and Ola pink salmon phenetic diversity deviated from average long-term values. Today these parameters are comparable, which can testify to the relative stability of the researched spawning populations. In spite of the annual and year-to-year phenetic frequency fluctuations, interpopulation differences noted in the Ola and Tauy pink salmon had a stable character.

Key words: pink salmon, population, Ola River, Tauy River, phene, phenetic diversity, interpopulation differentiation.