

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт биологии моря

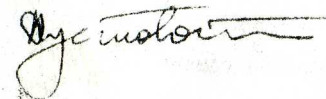
На правах рукописи

Цустовойт Сергей Павлович

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И
МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
АЗИАТСКОЙ НЕРКИ

03.00.10. - иктнология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук



Владивосток - 1993

Работа выполнена в Институте биологических проблем
Севера ДВО РАН, г. Магадан.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор В. Н. Иванов
кандидат биологических наук В. В. Ефремов

Ведущая организация: Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН.

Защита диссертации состоится "20" октября 1993 г.
на заседании специализированного совета Д 003.66.01. при Институте биологии моря ДВО РАН по адресу: 690041 г. Владивосток,
ул. Пальцевого 17, Институт биологии моря ДВО РАН.

С диссертации
биологии моря
Института
Автор
1993 г.
Иванова Д. И.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Для рациональной организации и ведения лососёвого хозяйства, имеющего целью сохранение и умножение запасов, несомненно достоверная информация о популяционной структуре отдельных видов. Это в полной мере относится к нерке или красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) занимающей третье место в добыче тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке России.

Существующие ныне представления о популяционной организации нерки основываются большей частью на сведениях, полученных на модельных стадах таких озёр как Дальнее, Ближнее и Азабачье (Камчатка) (Коновалов, 1980, Крогиус и др., 1987, Алтухов, 1989, Кирпичников, 1990). Проведённые многолетние исследования вскрыли сложную внутривидовую структуру этого лосося, обнаружили раздробленность её на множество изолированных популяций и субпопуляций ("локальных стад"). Благодаря своей сложной структуре популяции нерки сохраняют устойчивость во времени и поддерживают высокую численность даже при резких изменениях окружающей среды обитания.

Вместе с тем сведения о популяционной организации азиатской нерки нельзя считать полными. Остаётся практически не охваченной популяционными исследованиями нерка на значительной части ареала, в частности в бассейнах Охотского и Берингова морей. Кроме того, в популяционных работах используется ограниченный набор методов (чешуе-паразитологический С. М. Коновалова и генетический анализ 2-3 локусов), что не позволяет во всех случаях однозначно идентифицировать отдельные популяции.

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы - исследовать внутривидовую изменчивость и межпопуляционную дифференциацию некоторых наиболее многочисленных стад нерки Дальнего Востока России. Для достижения этой цели ставились следующие задачи:

1. Методом электрофореза выявить и описать дополнительные к уже используемым генетические маркёры, пригодные для широкого применения в популяционных исследованиях азиатской нерки.

2. Используя частоты генов и индексы промеров тела производителей нерки р. Камчатки, относящихся к одной группировке популяций, оценить уровень дифференциации между популяциями отдельных притоков. Сравнить результаты исследования пространственной структуры популяций нерки р. Камчатки по данным морфометрического и генетического анализа.



3. По аллельным частотам в выборках: а) разных этапов нерестового хода, б) за ряд лет оценить внутривидовую гетерогенность нерки.

4. Выяснить степень генетической дифференциации и определить характер межпопуляционных связей азиатской нерки.

5. По литературным и собственным данным проанализировать распределение аллельных частот полиморфных генов в выборках американской и азиатской нерки для определения особенностей генетических параметров отдельных популяций.

Научная новизна. В результате проведенной работы в азиатских популяциях впервые обнаружена генетическая изменчивость локусов α -ГФД, ГПТ и ЭСТ-D. Благодаря достаточно представительному набору локусов оценена средняя гетерозиготность азиатской нерки. Впервые установлена величина генетической дифференциации 7 наиболее многочисленных азиатских популяций нерки. По результатам морфологического и генетического анализа выявлена дифференциация нерестовых популяций нерки верхнего и среднего течения р. Камчатки, рассматриваемых ранее (Бугаёв, 1986) в качестве единой группировки популяций.

Теоретическая и практическая значимость. В теоретическом отношении представляют ценность новые данные по величине генетической дифференциации популяций нерки Северо-Востока Азии, существенно расширившие представления о популяционной структуре этого вида. Обнаруженные полиморфные системы, наряду с традиционно используемыми, могут быть успешно применены для дальнейшего изучения популяций нерки. Данные о внутривидовой гетерогенности и степени генетической дифференциации исследованных популяций необходимо учитывать для рациональной организации промысла. Большое значение имеют сведения об аллельных частотах полиморфных локусов, характерных для отдельных популяций, для идентификации нагульных скоплений нерки в океане.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы докладывались на У городской конференции молодых учёных г. Магадана (1989 г.), отчётной сессии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (1990 г.), Всесоюзной конференции "Рациональное использование биоресурсов Тихого океана" (Владивосток, ТИНРО, 1991 г.), межлабораторных семинарах ИБПС (1991, 1992 гг.), ихтиологическом семинаре Института биологии моря ДВО РАН (Владивосток, 1992 г.).

Публикации. Основные результаты диссертации изложены в 6 работах, из них две находятся в печати.

Структура и объём диссертации. Диссертация, общим объёмом 163 страницы, состоит из введения, трёх глав, основных выводов и приложения. Список цитируемой литературы содержит 151 источник. Диссертация иллюстрирована 25 рисунками и 28 таблицами.

Глава I. ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НЕРКИ.

В главе рассматривается история развития исследований внутривидовой дифференциации нерки, анализируются методические подходы к изучению популяционной структуры вида. Показано применение популяционно-генетического метода анализа дифференциации нерки, обитающей на азиатском и американском побережьях Тихого океана.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

В период экспедиционных работ с 1987 г. по 1990 г. собраны выборки из приустьевых участков следующих рек (в скобках указано общее число исследованных экземпляров): р. Охота (152), р. Хайризова (244), р. Большая (374), р. Озерная (521), р. Авача (100), р. Пахача (768). В бассейне р. Камчатки (1 689) материал собирался в притоках верхнего и среднего течения реки: в русле реки возле устья р. Ключвенной (303), р. Кавича (98), р. Андриановка (423), р. Кирганик (1987-88 гг. - летняя раса, 233, 1989-90 гг. - весенняя раса, 186), р. Кимитина (168), р. Китильгина (184), р. Козыревка (весенняя раса, 43), (в тех случаях, где не указан расовый состав выборки, нерка представлена летней расой). Выбор данного региона р. Камчатки определялся тем, что здесь размножаются производители двух группировок локальных стад (за исключением р. Козыревки, относящейся к группировке популяций нижнего течения реки). Различие между этими группировками, занимающими одну территорию реки, заключается в разной продолжительности жизни молоди в речной воде: молодь одной группировки ("С") скатывается в море сеголетками, другой ("В") - годовиками (Бугаёв, 1982, 1986). Кроме того, производители группировки "С" представлены весенней расой, а "В" - летней (Бугаёв, Остроумов, 1990). Общее число особей, подвергнутых электрофоретическому исследованию - 3 748.

Для электрофоретического анализа использовали пробы скелетных мышц производителей нерки, которые хранились до лабораторного исследования в замороженном состоянии. Подготовку проб мышц проводили по общепринятой методике (Салменкова, Малинина, 1976).

электрофорез осуществлялся в камерах конструкции М.Ю. Засыпкина (1983) в вертикальном блоке 6% полиакриламидного геля. Подготовку буферных растворов и электрофорез проводили по методике М.Ю. Засыпкина (1987). Гистохимической выявление активности белков в геле опиралось на методики, подробно описанные в литературе (Салменкова, Малинина, 1976; Allendorf et al., 1977). Исследованы следующие белковые системы: α -глицерофосфатдегидрогеназа (α -ГФД, I.I.I.8.), лактатдегидрогеназа (ЛДГ, I.I.I.27.), малатдегидрогеназа (МДГ, I.I.I.37.), малик-энзим (МЭ, I.I.I.40.), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-ФГД, I.I.I.44.), супероксиддисмутаза (СОД, I.I.15.I.I.), формальдегиддегидрогеназа (ФДГ I.2.I.I.), аспаратаминотрансфераза (ААТ, 2.6.I.I.), глутаматпируваттрансаминаза (ГПТ, 2.6.I.2.), фосфогликомутаз (ФГМ, 2.7.5.I.), эстераза-D (ЭСТ-D, 3.I.I.I.), гликоксилаза (ГЛО, 4.4.I.5.). Общее число локусов, кодирующих указанные белки, равно 18.

В р. Камчатке параллельно со сбором материала для биохимической генетики собирались данные по морфометрии производителей нерки (1988-90 гг.). В каждой из ранее перечисленных локальностей измерялось по 25 самок и 25 самцов в соответствии со схемой промеров по 17 признакам, предложенной М.К. Глубоковским (Глубоковский, Животовский, 1989). Всего измерено 788 экз. в 16 выборках. Кроме того, в каждой локальности у всех пойманных рыб определялась длина, наибольшая высота и толщина тела и вес целой рыбы (I 45I).

Статистическую обработку генетических данных проводили стандартными методами (Животовский, 1991). Генетическую дифференциацию популяций оценивали при помощи генетических расстояний Нейя (1978). Для определения достоверности генетической гетерогенности аллельных частот в популяциях использовали χ^2 -тест (Алтухов, 1989). Математическая обработка данных по морфометрии включала в себя определение средней арифметической величины, её дисперсии и ошибки, коэффициента линейной регрессии (Лакин, 1980). Для выяснения степени морфологической дивергенции популяций нерки р. Камчатки использовали показатель, предложенный А.А. Андреевым (Андреев, Волобуев, 1979).

Глава 3. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НЕРКИ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ.

Для обозначения структурных компонентов нерестовых скопле-

ний нерки отдельных водоёмов разные исследователи использовали свои термины. Например, С.М. Коновалов (1980), М.К. Глубоковский (1980), изолит-субизолит, В.Ф. Бугаёв (1986): локальные стада I, 2, 3 порядка, Д.Н. Алтухов (1989): популяция-субпопуляция. Мы придерживаемся термина популяция в его "широком смысле, понимая под этим любую группировку особей данного вида, исторически связанных общностью происхождения, обитающих на одной территории и представляющих элементы совокупности, осуществляющей приспособление к данным условиям через дифференциальное выживание отдельных особей" (Коновалов, 1980, с. 29.).

3.1. Внутрипопуляционная генетическая изменчивость азиатской нерки.

По нашим данным о внутрипопуляционной изменчивости можно судить, сравнивая аллельные частоты полиморфных локусов между выборками, взятыми в разные периоды нерестового хода производителей. Из всех 18 исследованных локусов наиболее изменчивы, и поэтому информативны, три: ЛДГ-4, ГПТ и ФГМ-2. Остальные малоизменчивы (ЭСТ-и МДГ-3, 4) или мономорфны. Соответствующие данные имеются в трёх популяциях: р. Большая (2 выборки, 1987 г.), р. Озерная (3 выборки, 1989 г.), р. Пахача (по 2 выборки ежегодно, 1987-1990 гг.). В каждой из этих популяций динамика аллельных частот указанных полиморфных локусов неодинакова. Так, частота аллеля ЛДГ-4(100) выше в более поздней по срокам хода выборке в популяциях р. Большой и р. Пахача, а в р. Озерной - ниже. В отличие от этого частота аллеля ГПТ(100) наоборот более высокая в ранней выборке в популяциях р. Большой и р. Пахача, а в третьей популяции колебания волнообразны. Между выборками, взятыми от начала к концу нерестового хода производителей, в популяциях р. Озерной и р. Пахача отмечено увеличение частоты гена ФГМ-2(100), тогда как в р. Большой - снижение. Однако, достоверные статистические различия между выборками одного года выявлены только по частотам ЛДГ-4(100) в популяциях р. Большой и р. Пахача (1987-1988 гг.).

В популяциях рек Ожота, Хайрызова, Большая, Озерная и Пахача обнаружена также достоверная межгодовая гетерогенность, определяемая в каждом случае разными локусами.

Таким образом, в исследованных популяциях нерки отмечены колебания аллельных частот между выборками как разного времени нерестового хода, так и разных лет. При этом изменения аллельных частот обнаруживаются в популяциях с разной продолжительностью хода производителей и, по-видимому, связаны с наличием пространственно изолированных субпопуляций.

Выявленная гетерогенность популяций нерки указывает на необходимость достаточно долговременных исследований для более полного определения её генетической изменчивости.

3.2. Дифференциация нерестовых популяций нерки р. Камчатки.

Более подробный анализ внутрипопуляционной изменчивости проведён нами на примере нерестового стада нерки р. Камчатки. Генетический анализ популяционной структуры дополнен изучением морфологической дифференциации производителей из исследованных локальностей.

3.2.1. Морфологическая дифференциация нерестового стада нерки р. Камчатки.

Известно (Симонова, 1978, Бугаёв, 1987), что нерестовое стадо нерки р. Камчатки имеет сложную размерно-возрастную структуру. В один год для нереста в реку заходят производители, различающиеся по длине тела.

По нашим данным самки в большинстве популяций представлены размерным классом 53,0 см. - 65,0 см. (модальный размер в разных случаях колеблется от 55,0 см. до 58,0 см.). Более мелкие и более крупные самки, наличие которых показано Н.А. Симоновой (1978), очень немногочисленны.

Среди самцов летней расы выделяются следующие размерные классы по длине тела: мелкие 40,0 см. - 50,0 см. (модальный размер 48,0 см.), средние 50,5 см. - 58,0 см. (модальный размер чётко не выражен из-за многочисленности рыб такой длины тела), крупные 59,5 см. - 71,0 см. (модальный размер 65,0 см.). Следует отметить, что указанные размеры в целом совпадают с теми, которые приводит Н.А. Симонова (1978) для самцов нерки р. Камчатки. Однако, в разных популяциях количество рыб в размерных классах неодинаково. Вышеприведённая градация самцов по длине тела наиболее рельефно проявляется в популяциях р. Андриановки (1989 г.) и р. Китильгиной (1988-89 гг.). В других локальностях класс средних самцов выражен слабо. В верховье р. Камчатки (район р. Клевенной) наиболее многочисленны мелкие и крупные самцы, но их количество в разные годы варьирует. Эти же размерные классы наиболее заметны в популяциях р. Кавыча и р. Андриановка (1988 и 1990 г.), тогда как в р. Кимитиной нерка представлена в основном крупными самцами, а в р. Кирганик - мелкими.

Большинство самцов весенней расы (р. Козыревка, р. Кирганик, 1989-90 гг.) принадлежат размерному классу крупных рыб.

Сравнение собственных и литературных для азабачинской нерки (Коновалов, 1980, Паренский, 1985) данных показывает, что производители, нерестующие в среднем и верхнем течении р. Камчатки, в целом крупнее таковых из озера Азабачьего.

Нерестилища нерки расположены на притоках, впадающих в р. Камчатку на разном расстоянии от её устья. Мы попытались проанализировать вопрос - существует ли какая-то корреляция между исследованными морфометрическими параметрами тела у производителей, размножающихся в притоках р. Камчатки, и расстоянием от устья р. Камчатки до устья соответствующего притока, т.е. величиной пресноводной миграции. Если такая корреляция существует, то одинакова ли она у самок и самцов.

Для ответа на поставленные вопросы нами были подсчитаны коэффициенты линейной регрессии между средними значениями каждого из 17 промеров в 7 популяциях по данным 1989 г. (как наиболее представительным). Оказалось, что у самок достоверно коррелируют с величиной пресноводного пути длина грудного плавника ($r = -0,919$, $p=0,034$), а у самцов - высота тела у начала жирового плавника ($r = -0,772$, $p=0,042$). В отличие от самок, у самцов больше промеров имеют отрицательные коэффициенты регрессии превышающие 0,5, что указывает на существование достаточно сильной связи между рассматриваемыми параметрами. По нашему мнению выявленная отрицательная связь большинства средних значений 17 промеров с протяжённостью пресноводного пути не отражает прямого уменьшения размеров тела производителей по мере их продвижения вверх по реке. Более вероятно, что это косвенным образом определяется снижением глубины притоков (и, соответственно, нерестилиц) в верхних участках реки по сравнению с нижними. Это в свою очередь вызывает расхождение производителей разного размера в соответствии с глубиной нерестилиц. Напомним, что данное наблюдение совпадает с отмеченной ранее С.М. Коноваловым (1980) для нерки оз. Азабачьего и В.Ф. Бугаёвым (Бугаёв, Остроумов, 1990) для нерки р. Камчатки корреляцией между размерами тела рыб и глубиной нерестилиц.

Сравнение величины морфологической дивергенции для одних и тех же локальностей, но отдельно по самкам и самцам, показало, что эта величина не всегда совпадает между собой при таком сопоставлении. Очевидно, половой диморфизм в параметрах внешней морфологии у самок и самцов оказывает существенное влияние на величину суммарной дивергенции и, следовательно, это необходимо учиты-

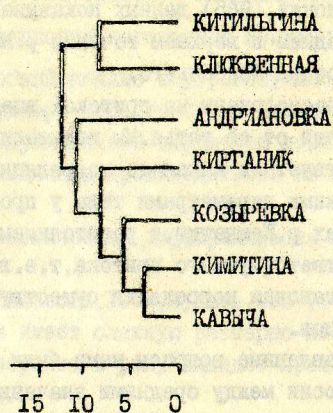


Рис. 1. Дендрограмма морфологической дивергенции нерестовых популяций нерки р. Камчатки (по данным 1989 г., по самкам и самцам вместе).

вать при анализе популяционной структуры по морфометрическим данным. По суммарным (для самок и самцов вместе, Рис. 1.) величинам дивергенции не наблюдается объединения в один кластер дендрограммы популяций нерки, размножающейся в рядом расположенных притоках. Популяции оказываются схожи не из-за географического расположения соответствующих притоков. Очевидно, это связано с тем, что каждая популяция адаптирована в большей степени к условиям размножения на нерестилищах определённого притока, где и происходит формирование морфологического облика производителей.

3.2.2. Генетическая дифференциация нерестовых популяций нерки р. Камчатки.

Полученные нами в течении 4 лет данные по аллельным частотам трёх высокополиморфных локусов (ЛДГ-4, ГПТ и ФГМ-2) позволили проследить динамику этих генов в популяциях. Оказалось, что характер межгодовой вариабельности частот аллелей ЛДГ-4(100), ГПТ(100) и ФГМ-2(100) разный для каждого из них. Так, частота гена ЛДГ-4(100) статистически недостоверно различается за разные года в отдельных популяциях, колеблясь примерно на одном уровне. Тогда как межпопуляционная гетерогенность за каждый год высокодостоверна, поскольку высока амплитуда изменений частот гена ЛДГ-4(100) между выбор-

ками из разных локальностей. Колебания частот гена ФГМ-2(100) за исследованный ряд лет демонстрируют иной характер изменчивости. Практически во всех популяциях на 1989 г. приходится наиболее низкое значение этого признака. Особенно хорошо это заметно в популяциях р. Андриановки и р. Кирганик, где имеются данные за 4 года. Изменения частоты гена ГПТ(100) в целом сходны с таковыми для локуса ФГМ-2(100), но они менее выражены, чем в предыдущем случае.

По нашему мнению возможная причина таких межгодовых колебаний частот генов ГПТ(100) и ФГМ-2(100) та же, что и для нерки оз. Дальнего. Выявленная в популяциях этого озера цикличность изменений частот полиморфных локусов связана с закономерными изменениями погодно-климатических факторов (Кирпичников и др., 1987). Такие факторы оказывают решающее влияние на размножение и условия раннего онтогенеза нерки. К числу возможных факторов можно отнести следующие. Для нерки оз. Азабачьего показана достоверная корреляция распределения частот генов ФГМ и ЛДГ с температурой воды на нерестилищах (Новосельская и др., 1982). Кроме того, для весенней нерки оз. Начикинского продемонстрирована положительная связь частот генов ЛДГ и течения воды на нерестилищах (Варнавская, 1984). Какие именно, только указанные или другие, факторы оказывают решающее влияние на генетическую изменчивость нерки р. Камчатки в данное время однозначно выяснить не представляется возможным. Заметные различия в характере межгодовых колебаний частот разных локусов (ЛДГ-4 и ФГМ-2) вполне объяснимы, поскольку ещё в середине 70-х годов группой исследователей под руководством Ю. П. Алтухова были показаны отличия в степени подверженности отбору для этих локусов (Алтухов и др., 1975а, Алтухов и др., 1975б, Алтухов и др., 1983).

Для представления общей картины межпопуляционной генетической дифференциации воспользуемся усреднёнными за ряд лет данными. При этом выборки из р. Кирганик разделены на две части: летняя раса (1987-1988 гг.) и весенняя раса (1989-1990 гг.). Дендрограмма генетических расстояний показана на Рис. 2. Полученная картина демонстрирует заметную генетическую дифференциацию популяций нерки, воспроизводящейся в притоках верхнего и среднего течения р. Камчатки. Важно подчеркнуть, что так же как и по морфологическим данным (см. Рис. 1.), нет однозначной связи показателей генетических различий между отдельными популяциями и величиной географического расстояния между соответствующими притоками. Межрасовые гене-

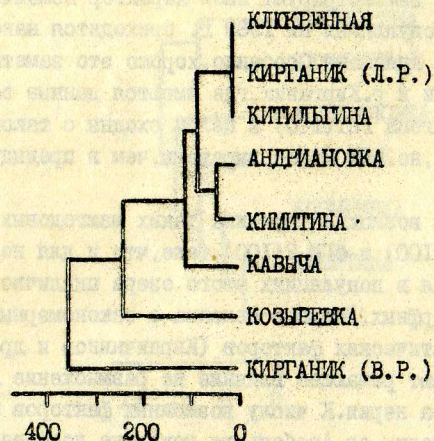


Рис. 2. Дендрограмма генетических расстояний ($D \times 10^{-5}$) по усредненным значениям аллельных частот 18 локусов в нерестовых популяциях нерки р. Камчатки.

Генетические отличия имеют большее значение, чем межпопуляционные, в дифференциации выборок. Особенно это показательно для популяции р. Кирганик, которая в зависимости от входящих в анализ выборок разных рас попадает в отдельные кластеры. По этой же причине мы не можем адекватно оценить отличия между двумя группировками популяций (в понимании В.Ф. Бугаёва) поскольку в р. Козыревке нерка представлена весенней расой, тогда как в большинстве других локальностей — летней.

3.3. Пространственная дифференциация азиатской нерки.

В этом разделе рассматривается общая картина генетической дифференциации всех исследованных популяций. Сравниваются между собой как выборки из устьевых участков рек, так и выборки из отдельных локальностей бассейна р. Камчатки. Такое сопоставление позволило более полно охарактеризовать степень и устойчивость межпопуляционных различий. Выяснилось, что выборки, полученные в разные этапы нерестового хода в популяциях р. Большой, р. Озерной и р. Пахача всегда имеют генетические отличия между собой меньше в каждой из этих популяций, чем между выборками из других рек. Несмотря на высокую гетерогенность нерестового стада нерки р. Камчатки, выборки из разных локальностей этой реки в отдельные года состав-

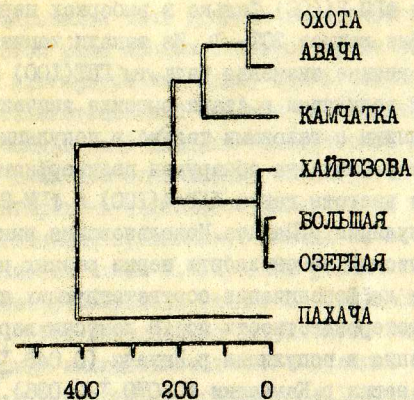


Рис. 3. Дендрограмма генетических расстояний ($D \times 10^{-5}$) популяций азиатской нерки.

ляют один кластер. Следовательно, внутривидовые вариации генных частот ограничены характерными для каждой популяции пределами, которые и обуславливают генетическую дифференциацию популяций нерки разных рек. Данное заключение даёт нам возможность считать корректным обсуждение величины межпопуляционных связей по усредненным значениям частот 18 локусов (Рис. 3.). При таком анализе наиболее компактную группу составляют популяции рек Западной Камчатки (р. Хайркзова, р. Большая и р. Озерная). В указанной группе генетические отличия меньше между популяциями р. Большой и р. Озерной, чем при сравнении последних с популяцией р. Хайркзова. Другой кластер представляет группа популяций р. Камчатки, р. Авачи и р. Охоты. Наиболее сильно среди всех выделяется популяция р. Пахача. Таким образом, западнокамчатские популяции оказываются генетически дальше от популяции р. Охота, чем восточнокамчатские. А популяция р. Пахача одинаково сильно отличается от нерки р. Камчатки и р. Охота. Следовательно, генетические отличия между отдельными популяциями нерки не всегда определяются географическими расстояниями между соответствующими реками.

Генетическая изменчивость каждой популяции определяется характерным набором аллельных частот. Так, по сравнению с другими для популяции р. Охота характерны наименьшие средние значения час-

тоты аллелей ППТ(100) и ФГМ-2(100). Только в выборках нерки р. Хайрюзова выявлен полиморфизм локуса ЭСТ- D. Из западных камчатских популяций нерки наиболее низкие значения частоты ППТ(100) отмечены в популяции р. Большой. В популяции р. Авача высокие значения частоты гена ЛДГ-4(100) сравнимы с таковыми только в популяции р. Пахача. В популяциях нерки р. Камчатка обнаружен полиморфизм локуса α -ГД. Наиболее высокие частоты генов ЛДГ-4(100) и ФГМ-2(100) ежегодно проявляются в популяции р. Пахача. Использование выявленных нами параметров генетической изменчивости нерки разных рек несомненно будет полезно при дифференциации соответствующих популяций.

Средние значения гетерозиготности по 18 локусам варьируют от самого низкого значения в популяции р. Пахача ($0,048 \pm 0,031$) до самого высокого для нерки р. Камчатки ($0,070 \pm 0,036$). Более высокие значения гетерозиготности оказались в наиболее многочисленных стадах таких рек как Большая, Озерная и Камчатка. По-видимому это связано с большой гетерогенностью этих популяций, определяемой наличием в них генетически отличающихся нерестовых скоплений (субпопуляций). Такие нерестовые скопления в р. Большой и р. Озерной, возможно, размножаются на пространственно изолированных нерестовых участках, как это показано нами у нерки р. Камчатки.

3.4. Обсуждение результатов.

Накопленные в настоящее время данные о генетической изменчивости популяций азиатской и американской нерки позволяют сравнить их друг с другом по следующим параметрам: распределение аллельных частот полиморфных локусов и значений средней гетерозиготности.

Среднее для азиатских популяций значение гетерозиготности по 18 локусам равно 0,060 (0,048-0,070). Средняя гетерозиготность (26 локусов, 13 выборки) популяций нерки, размножающейся в реках залива Кука, Аляска, составила величину 0,046 (0,042-0,051) (Grant et al., 1980). В наиболее полной по географическому охвату популяций (16 выборки) и числу исследованных локусов (50) сводке популяционно-генетических данных для американской нерки приведено значение 0,035 (0,021-0,041) (Utter et al., 1984). Как видно из приведённых данных число исследованных локусов и выборки незначительно влияет на величину средней гетерозиготности. По нашему мнению это связано с тем, что в американских и азиатских популяциях наиболее изменчивы локусы ЛДГ-4, ППТ и ФГМ-2. В большинстве случаев они вносят существенный вклад в генетическую изменчивость популяций, определяя тем самым в значительной степени величину средней гетерозиготности.

хотя сформировался свой уровень генетической изменчивости. По-видимому в этой реке продолжительное время не было периодов полного вымирания ихтиофауны, поскольку здесь сохранился такой пресноводный среднеплейстоценовый эндемик как нейва (Глубоковский, 1977).

Полученная нами картина генетической дифференциации популяций нерки п-ва Камчатка хорошо согласуется со схемой речных бассейнов Е. М. Крохина (1965), составленной на основании климатических и гидрологических признаков, влияющих на воспроизводство лососей. Как известно, по схеме Е. М. Крохина р. Камчатка составляет отдельный речной район, р. Хайрюзова входит в Северо-Западный, а р. Большая и р. Озерная - Юго-Западный. По результатам нашего исследования (см. рис. 3.) среди западнокамчатских популяций наиболее сходны таковые р. Большой и р. Озерной, а популяция р. Хайрюзова заметно отличается от предыдущих. Нерка р. Камчатки в целом демонстрирует существенную генетическую дифференциацию от трёх вышеперечисленных популяций. Разнообразие гидрогеологических параметров не только в отдельных реках, но и в разных участках рек, как, например, р. Камчатка (Агафонова, 1964, Крохин, 1965), вызвало генетическую адаптацию нерки к локальным условиям размножения производителей и раннего онтогенеза молоди. Примеры наличия генетических отличий у нерки, размножающейся на нерестилищах разного типа в некоторых озёрах п-ва Камчатка, показаны в целой серии работ (Алтухов, 1989, Варнаевская, 1984, Ильина, 1987а, Новосельская и др., 1982). Высокий уровень хоминга поддерживает сложившуюся систему распределения генетически несходных групп производителей на нерестилищах речной сети.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ.

1. Дополнительно к обычно используемым в популяционно-генетических исследованиях азиатской нерки локусам ЛДГ-4 и ФГМ-2 выявлена изменчивость локуса ППТ и, в некоторых популяциях, α -ГД и ЭСТ- D.

2. Между исследованными нерестовыми популяциями нерки р. Камчатки отмечена значительная дифференциация по морфологическим и генетическим параметрам. Полученные сведения о пространственной структуре нерки р. Камчатки по результатам морфометрического и генетического анализа демонстрируют отсутствие однозначной связи показателей генетических и морфологических различий между отдельными популяциями с величиной географического расстояния между соответствующими притоками. Морфологические и генетические парамет-

Проведённый нами подробный геногеографический анализ указанных локусов по собственным и литературным (Алтухов, 1989, Варнавская и др., 1987, Ильина, 1987а, Мадак, 1989, Муске, 1983, Grant et al., 1980, Utter et al., 1984, Withler, 1985) данным демонстрирует мозаичный, а не клинальный (Кириичников, 1987) характер распределения частот аллелей локусов ДДГ-4, ГПТ и ФГМ-2 в популяциях нерки. Кроме того выявлены достаточно заметные генетические отличия не только между популяциями на обоих побережьях Тихого океана, но и между азиатской и американской неркой в целом. Такое заключение подтверждает дендрограмма, построенная по частотам аллелей локусов ДДГ-4, ГПТ и ФГМ-2. Популяции азиатской и американской нерки составляют два хорошо различимых кластера. При этом, однако, популяция р. Пахача проявляет значительное сходство с американской неркой. В свою очередь среди американской нерки имеется популяция р. Скина, попадающая при кластеризации в группу южнокамчатских популяций.

Возможное объяснение полученной картины генетической дифференциации азиатской нерки по нашему мнению заключается в следующем.

В настоящее время считается, что нерка, как вид, сформировалась в богатом озёрами колумбийском районе Северной Америки в то время, когда мощная трансгрессия океана разбила на части прежде единый ареал южноберингийского вида тихоокеанских лососей (Глубоковский, Глубоковская, 1981). Заселение неркой Азии через Берингию в первый раз произошло уже в среднем плейстоцене, когда происходило в общих чертах формирование нынешней ихтиофауны Крайнего Северо-Востока Азии (Черешнев, 1986). Поскольку предковые популяции нерки были генеративно озёрными (Коновалов, 1980, Глубоковский, Глубоковская, 1981), то она смогла заселиться в речные бассейны, имевшие многочисленные озёра. Этой причиной объясняется нынешнее распространение нерки на азиатском побережье Тихого океана. Впоследствии от этих предковых популяций в тех водоёмах, где имелись подходящие условия, образовывались формы, которые нерестились в более ранние сроки в реках, впадающих в озёра.

Можно предположить, что нерка, имея в своём жизненном цикле длительный этап морских миграций, могла вторично попадать в Азию, но уже в более ограниченном масштабе. Возникший таким образом "поток генов" мог повлиять на генетическую изменчивость пахачинского стада нерки, благодаря чему она стала более чем другие азиатские стада сходна с американской. Охотское стадо в силу своей отдалённости вряд ли испытывало на себе такое влияние. За длительный период изоляции от всех остальных популяций у нерки р. О-

ри нерки в разных нерестовых популяциях определяются условиями размножения производителей и раннего онтогенеза молоди в отдельных притоках, а не всего участка речного бассейна.

3. В популяциях нерки р. Большой, р. Озерной и р. Пахача обнаружена внутрипопуляционная гетерогенность, определяемая по аллельным частотам выборок разного времени нерестового хода. Такая гетерогенность связана с наличием в популяциях более мелких субпопуляций, размножающихся в разных участках речной системы.

4. Во всех 7 популяциях, приуроченных к рекам Северо-Востока Азии, внутрипопуляционные вариации генных частот ограничены характерными для каждой из них пределами, что определяет рельефную межпопуляционную дифференциацию азиатской нерки. По уровню генетических различий наиболее компактную группу составляют популяции рек Западной Камчатки (р. Хайрюзова, р. Большая и р. Озерная, причём две последние более сходны между собой). В другую группу объединяются популяции р. Камчатки, р. Авачи и р. Охота, а популяция р. Пахача максимально отличается от всех вышеперечисленных. Таким образом, генетические отличия между отдельными популяциями не всегда определяются географическим расстоянием между соответствующими реками.

5. Анализ собственных и литературных данных продемонстрировал, что распределение аллельных частот генов ДДГ-4, ГПТ и ФГМ-2 в популяциях нерки имеет мозаичный характер. Причём такое распределение наблюдается и между нерестовыми популяциями нерки, размножающейся в отдельных локальностях крупных рек (как, например, р. Камчатка).

Основное содержание диссертации изложено в следующих работах:

1. Пустовойт С. П. Генетическая дифференциация азиатских популяций нерки // Биологические исследования на Северо-Востоке СССР. Материалы 5 городской конференции молодых учёных-биологов г. Магадана. Магадан. 1989. С. 20-21.

2. Пустовойт С. П. Генетическая дифференциация азиатской нерки // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана. Владивосток. : ТИРО. 1991. С. 168.

3. Пустовойт С. П., Макоедов А. Н. Генетическая и фенетическая изменчивость нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum р. Камчатки // Генетика. 1992. Т. 28. № 6. С. 141-149.

4. Пустовойт С. П. Генетическая гетерогенность нерестового стада нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum р. Камчатки // Генетика. 1993.

1.29. №5. С. 807-818.

5. Пустовойт С. П. Морфологическая дифференциация популяций нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. р. Камчатки / Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток.: ДВО РАН. 1993 (в печати).

6. Пустовойт С. П. Внутрипопуляционная генетическая изменчивость и межпопуляционная дифференциация азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum // Генетика. 1993. (в печати).

Подписано к печати 21 июня 1993 года. Формат 60x84/16.
Объем 1725 усл. печ. лист. Заказ № 98. Тираж 100 экз.
Бесплатно.

У О П Колымгидромета, г. Магадан, ул. Проквая, д. 7/13.