

И.С. ГОЛОВАНОВ ¹,
С.Л. МАРЧЕНКО ¹, С.П. ПУСТОВОЙТ ²

¹ Магаданский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии

² Институт биологических проблем Севера Дальневосточного
отделения РАН, Магадан
E-mail: pustov@ibpn.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ СЕВЕРООХОТОМОРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*



Проанализированы результаты генетического мониторинга популяций горбуши, размножающейся в реках Тауйской губы Охотского моря (1993–2004 гг.). Статистически значимая гетерогенность выборок, определенная по частотам генов, обнаружена только для поколений горбуши четных лет. Генетическая дифференциация выборок четных лет ($G_{ST} = 1,39 \pm 0,41$) выше, чем в нечетные годы ($G_{ST} = 0,740,09$). При этом для показателя генетической изменчивости (гетерозиготности) закономерность прямо противоположная ($0,0726 \pm 0,02564$ vs. $0,08760 \pm 0,01950$). Следовательно, выборки линии четных лет при более низкой гетерозиготности имеют в среднем более высокие генетические отличия, чем аналогичный показатель для выборок нечетных лет. Кроме того, межпопуляционная доля в общей величине генетического разнообразия практически всегда меньше как внутригодовой, так и межгодовой, что обуславливает низкий уровень межпопуляционных генетических различий. Кластерный анализ обнаружил, что большая часть выборок 2001–2004 гг. объединяются отдельно от выборок, собранных до 2000 г. По нашему мнению, причиной этого может быть смена доминантного по численности поколения североохотоморской горбуши и сопутствующие этому изменения генных частот.

© И.С. ГОЛОВАНОВ, С.Л. МАРЧЕНКО, С.П. ПУСТОВОЙТ,
2009

Введение. Популяционно-генетическая структура горбуши исследуется уже более 30 лет [1, 2]. Столь серьезное внимание объясняется в первую очередь исключительно высокой хозяйственной значимостью вида. Наряду с кетой горбуша составляет основу лососевого промысла на Дальнем Востоке России [3]. Кроме того, исключительно дискуссионной является популяционная структура вида, поскольку генетическая дифференциация популяций оказалась очень низка [4–7]. Для объяснения феномена предложены две гипотезы, одна из которых подчеркивает роль стабилизирующего отбора, незначительно различающегося по интенсивности в разных локальностях [8], другая – влияние миграции, сглаживающей генетические отличия популяций [9, 10].

Основная часть отечественных генетических исследований выполнена с использованием популяций Сахалино-Курильского региона [1, 4, 8, 11–16], в меньшей степени – п-ва Камчатки [17–22]. Крайне слабо исследована популяционно-генетическая структура горбуши североохотоморского побережья [23–26]. В большинстве известных работ анализируются выборки, собранные в течение 2–4 лет для установления пространственной структуры популяций. По нашему мнению, анализ многолетних данных из конкретных популяций способен уточнить величины генетической изменчивости популяций вида.

Цель настоящей работы – проанализировать результаты генетического мониторинга популяций горбуши, размножающейся в реках Тауйской губы Охотского моря.

Материал и методика. Материал собирали в устьевых участках рек Тауйской губы в период с 1993 по 2004 г. (рис. 1). Даты взятия выборок и количество рыб, частоты аллелей полиморфных генов до 1999 г. опубликованы ранее [25], современные – приведены в табл. 1. Всего проанализирована генетическая изменчивость более 4000 особей из 50 выборок. Методом электрофореза в блоках 5%-ного полиакриламидного геля исследована генетическая изменчивость следующих локусов: глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (G3PDH*100, *110), малатдегидрогеназа (sMDH-B1,2*100, *110, *90), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (PGDH*100, *95, *90, *105), формальдегиддегидрогеназа (FDHG*100, *105, *95), фосфоглюкомутаза

(PGM-2*100, *110). Обозначения аллозимных локусов и аллелей даны в соответствии с номенклатурой генов, кодирующих белки у рыб [27]. Для гистохимического выявления активности ферментов в блоках геля использовали сводку Манченко [28]. При интерпретации зимограмм изолюкусов sMDH-B1,2* следовали генетической модели, предполагающей наличие двух дублированных локусов с двумя аллелями у каждого, продукты которых обладают одинаковой электрофоретической подвижностью и имеют равные частоты [18].

Генетический анализ, помимо определения частот аллелей и ожидаемой гетерозиготности, включал в себя иерархическое разложение генетического разнообразия [29, 30]. Суммарную величину генетической изменчивости каждого локуса (H_T) разделяли на следующие компоненты: внутривыборочное (H_S) и межвыборочное разнообразие (D_{ST}), т.е. $H_T = H_S + D_{ST}$. Межвыборочное разнообразие в каждой популяции из рек Тауй и Ола разлагали далее на две составляющие – внутригодовая (определяется частотами генов выборок разного времени хода одного года, D_1) и межгодовая (частоты генов в выборках разных лет, D_2). При анализе всех исследованных выборок из четырех рек выделена еще одна составляющая межвыборочной компоненты – межпопуляционная, определяемая генетическими отличиями популяции (D_3). Относительная величина указанных величин, выражаемая в процентах, равна $G_{ST} = D_{ST}/H_T$ для каждого указанного уровня генетического разнообразия. Дендрограмму строили на основании матриц стандартных генетических дистанций Нея [29], кластеризацию проводили по методу UPGMA с помощью программы NTSYS. Величину гетерогенности частот генов в выборках оценивали тестом χ^2 [31, с.125], различия в показателях гетерозиготности – одностронним тестом Стьюдента [32].

Результаты исследований и их обсуждение. Частоты аллелей полиморфных локусов приведены в табл. 1. Как известно, для горбуши характерны существенные генетические отличия между поколениями четных и нечетных лет [1, 8]. По этой причине анализ генетического разнообразия проведен отдельно для выборок четных и нечетных лет. Статистически

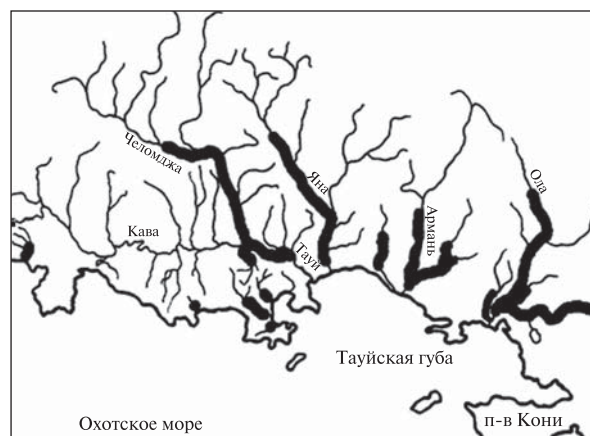


Рис. 1. Реки Таймьинской губы, где проводился сбор материала. Жирной заливкой околнурены места нереста горбуши (из работы Марченко и др. [33])

значимая гетерогенность выборок, определенная по частотам генов, обнаружена только для поколений горбуши четных лет (табл. 2). В двух популяциях гетерогенность найдена при анализе всех выборок четных лет: у горбуши р. Тауй ($FDHG^* \chi^2 = 17,06, p < 0,05$) и р. Ола ($FDHG^* \chi^2 = 37,65, p < 0,05$). При межпопуляционных сравнениях выборок, собранных в отдельные годы, гетерогенность обнаружена только в 2002 г. ($PGD^* \chi^2 = 18,03, p < 0,05$). Все выборки четных лет из четырех популяций различаются по частотам двух локусов ($PGD^* \chi^2 = 49,73, p < 0,05$ и $FDHG^* \chi^2 = 64,74, p < 0,05$), тогда как для выборок нечетных лет статистически значимой гетерогенности не обнаружено.

В популяции р. Тауй (табл. 3) величина генетической дифференциации (G_{ST}) выборок линии четных лет выше, чем в выборках за нечетные годы, по частотам локусов $G3PDH^*$ (1,00 % vs. 0,544 %), sMDH-B1,2* (1,521 % vs. 0,411 %) и $FDHG^*$ (0,591 % vs. 0,452), тогда как по частотам гена $PGDH^*$ ситуация противоположная (0,963 vs. 2,517). Средний по частотам четырех локусов уровень генетической дифференциации выборок поколений четных лет ($G_{ST} = 1,019$ %) практически аналогичен показателю для нечетных лет ($G_{ST} = 0,981$ %, по четырем локусам). Разница в том, что наибольший вклад в величину G_{ST} вносят частоты разных локусов: четные годы – $G3PDH^*$ и sMDH-B1,2*, нечетные годы – $PGDH^*$ и PGM-2*. Суммарная гетерозиготность популя-

Частоты аллелей полиморфных локусов и статистическая ошибка (s) основного аллеля (*100)

Дата взятия выборок	n	G3PHD*		sMDH-B1,2*			
		*100	s	*100	*110	*90	s
р. Тауй							
19.07.99	100	0,945	0,016	0,955	0,025	0,020	0,010
23.07.99	99	0,929	0,018	0,965	0,018	0,017	0,009
28.07.99	100	0,940	0,017	0,980	0,013	0,007	0,007
13.08.99	100	0,950	0,015	0,953	0,033	0,015	0,011
5.07.00	49	0,920	0,027	0,990	0,010	—	0,007
10.07.00	96	0,906	0,021	0,993	0,002	0,005	0,001
5.08.00	46	0,978	0,015	0,984	0,011	0,005	0,009
30.06.02	62	0,927	0,023	0,996	0,004	—	0,004
4.07.02	100	0,955	0,015	0,988	0,007	0,005	0,005
14.07.02	100	0,915	0,020	0,985	0,010	0,005	0,006
10.07.03	97	0,959	0,014	0,959	0,015	0,026	0,010
р. Яна							
14.07.03	96	0,932	0,018	0,961	0,026	0,013	0,010
23.07.04	99	0,904	0,021	0,997	0,003	—	0,003
р. Армань							
21.07.04	97	0,923	0,019	0,987	0,008	0,005	0,008
р. Ола							
14.07.98	94	0,920	0,020	0,989	0,005	0,006	0,005
19.07.98	96	0,958	0,014	0,982	0,016	0,002	0,007
13.07.99	99	0,955	0,015	0,972	0,023	0,005	0,008
18.07.99	100	0,980	0,010	0,955	0,020	0,025	0,010
8.07.00	96	0,927	0,019	0,980	0,015	0,005	0,007
9.07.01	92	0,967	0,013	0,978	0,014	0,008	0,008
15.07.01	100	0,925	0,019	0,973	0,025	0,002	0,008
20.07.01	100	0,955	0,015	0,970	0,023	0,007	0,008
25.07.01	99	0,960	0,014	0,977	0,015	0,008	0,074
30.07.01	50	0,980	0,014	0,985	0,010	0,005	0,012
27.06.02	100	0,915	0,020	0,980	0,020	—	0,007
2.07.02	100	0,950	0,015	0,990	0,010	—	0,005
10.07.02	100	0,950	0,015	0,987	0,007	0,005	0,006
16.07.02	100	0,910	0,020	0,993	0,007	—	0,006
9.07.03	100	0,965	0,013	0,965	0,023	0,012	0,013
13.07.03	100	0,955	0,015	0,978	0,015	0,007	0,007
17.07.03	100	0,955	0,015	0,973	0,007	0,020	0,008
22.07.03	100	0,950	0,015	0,957	0,018	0,025	0,010
28.07.03	100	0,965	0,013	0,973	0,012	0,015	0,008
4.07.04	100	0,940	0,017	0,997	—	0,003	0,002
9.07.04	100	0,985	0,009	0,985	0,002	0,013	0,006
14.07.04	50	0,930	0,026	0,995	0,005	—	0,005

Примечание. Для двухаллельных локусов (G3PHD*, FDHG*100, *105 и PGM-2*100, *110) указана частота

Таблица 1

в популяциях горбуши рек Тауйской губы, северная часть Охотского моря

PGDH*					FDHG*		PGM-2*	
*100	*95	*90	*105	s	*100	s	*100	s
р. Тауй								
0,980	—	0,015	0,005	0,010	0,930	0,018	0,960	0,014
0,980	—	0,020	—	0,010	0,965	0,013	0,960	0,014
0,980	0,010	0,005	0,005	0,010	0,935	0,017	0,925	0,071
0,975	—	0,025	—	0,011	0,910	0,020	0,900	0,021
0,969	—	0,031	—	0,017	0,990	0,010	1	—
0,958	0,016	0,021	0,005	0,014	0,995	—	1	—
0,935	0,065	—	—	0,026	1	—	1	—
0,839	0,153	0,081	—	0,033	1	—	1	—
0,915	0,070	0,015	—	0,020	1	—	1	—
0,930	0,045	0,015	0,010	0,018	1	—	1	—
0,995	0,005	—	—	0,005	0,964	0,013	0,933	0,018
р. Яна								
0,995	0,005	—	—	0,005	0,984	0,010	0,932	0,018
0,980	—	0,02	—	0,010	0,975	0,011	1	—
р. Армань								
0,990	0,005	0,005	—	0,007	1	—	1	—
р. Ола								
0,979	0,011	0,010	—	0,071	1	—	1	—
0,984	0,011	0,005	—	0,009	1	—	1	—
0,945	0,020	0,025	0,010	0,016	0,934	0,018	0,965	0,013
0,995	—	0,005	—	0,005	0,950	0,015	0,955	0,015
0,974	0,010	0,016	—	0,011	0,995	0,005	1	—
0,978	—	0,016	0,006	0,011	0,919	0,020	0,913	0,021
0,975	0,005	0,015	0,005	0,011	0,910	0,020	—	—
0,995	—	—	0,005	0,005	0,980	0,010	0,940	0,017
0,985	0,005	0,005	0,005	0,009	0,919	0,019	0,944	0,016
0,980	0,010	—	0,010	0,014	0,970	0,017	0,970	0,017
0,965	0,015	0,020	—	0,013	1	—	1	—
0,960	0,025	0,005	0,010	0,014	1	—	1	—
0,960	0,015	0,025	—	0,014	1	—	1	—
0,975	0,015	0,010	—	0,011	1	—	1	—
0,995	—	0,005	—	0,005	0,970	0,012	0,975	0,011
0,980	0,015	0,005	—	0,003	0,945	0,016	0,920	0,019
0,985	0,015	—	—	0,013	0,920	0,019	0,930	0,018
0,990	0,005	—	0,005	0,007	0,955	0,015	0,960	0,014
0,985	0,010	0,005	—	0,009	0,940	0,017	0,910	0,020
0,985	0,005	0,010	—	0,009	1	—	1	—
0,985	—	0,015	—	0,011	0,985	0,009	1	—
0,950	0,010	0,040	—	0,022	1	—	1	—

аллеля *100.

Таблица 2

Генетическая гетерогенность выборок горбуши рек Тауйской губы

Река, год	<i>n</i>	G3PDH*	MDH-B1,2*	PGDH*	FDHG*	PGM-2*
Тауй, 1999 г.	4	0,52	1,76	0,02	1,59	4,14
Тауй (все выборки за нечетные годы)	10	4,39	3,83	5,59	3,00	4,61
Тауй, 2000 г.	3	1,81	3,49	0,60	5,63	—
Тауй, 2002 г.	3	0,60	1,54	3,75	0	—
Тауй (все выборки за четные годы)	6	7,47	7,59	12,49	17,06*	—
Ола, 2001 г.	5	4,17	1,77	0,96	6,51	1,87
Ола, 2003 г.	5	0,45	0,82	1,01	2,68	5,27
Ола (все выборки за нечетные годы)	12	10,31	2,13	11,29	10,43	9,39
Ола, 2002 г.	4	1,63	0,71	0,44	0	—
Ола, 2004 г.	3	3,41	1,06	1,64	2,26	—
Ола (все выборки за четные годы)	10	7,40	8,47	6,57	37,65*	—
Тауй (2) + Яна (1) + Ола (1), 1997 г.	4	1,22	0,27	2,52	0,31	—
Тауй (4) + Ола (2), 1999 г.	6	4,11	1,71	4,98	2,77	5,73
Тауй (1) + Яна (1) + Ола (5), 2003 г.	7	1,74	1,13	2,30	6,80	5,94
Тауй (2) + Яна (1) + Ола (2), 1994 г.	5	2,03	2,76	4,53	3,03	—
Тауй (3) + Ола (4), 2002 г.	7	3,26	3,17	18,03*	0	—
Яна(1) + Армань (1) + Ола (3), 2004 г.	5	6,35	8,08	3,01	7,67	—
Все выборки за нечетные годы	25	15,96	7,26	7,82	18,75	13,07
Все выборки за четные годы	25	19,06	16,70	49,73*	64,74*	—

Примечание. *n* – число выборок, звездочкой помечены значения χ^2 ([31], с. 125) при $p < 0,05$.

Таблица 3

Параметры генетического разнообразия горбуши р. Тауй

Локус	Поколение (локусы)	H_T	H_S	$H_S, \%$	$D_1, \%$	$G_1, \%$	$D_2, \%$	$G_2, \%$	$G_{ST}, \%$
G3PDH *	Четное	0,14406	0,14262	99,004	0,00135	0,937	0,00009	0,063	1,00
G3PDH *	Нечетное	0,08533	0,08487	99,456	0,00006	0,073	0,00040	0,471	0,544
sMDH-B1,2 *	Четное	0,06837	0,06733	98,479	0,00037	0,540	0,00067	0,981	1,521
sMDH-B1,2 *	Нечетное	0,13447	0,13392	99,589	0,00040	0,296	0,00016	0,115	0,411
PGDH *	Четное	0,03948	0,03910	99,037	0,00003	0,076	0,00035	0,887	0,963
PGDH *	Нечетное	0,12954	0,12628	97,483	0,00178	1,374	0,00148	1,143	2,517
FDHG *	Четное	0,01693	0,01683	99,409	0,00001	0,059	0,00009	0,532	0,591
FDHG *	Нечетное	0,11705	0,11652	99,547	0,00032	0,273	0,00021	0,179	0,452
PGM-2 *	Четное	0,12467	0,11354	91,073	0,01106	8,871	0,00007	0,056	8,927
Среднее значение	Четное (4)	0,06721	0,06647	98,982	0,00044	0,403	0,00030	0,616	1,019
Статистическая ошибка		0,02770	0,02741	0,191	0,00031	0,210	0,00014	0,208	0,191
Среднее значение	Нечетное (4)	0,11660	0,11540	99,019	0,00064	0,503	0,00056	0,477	0,981
Статистическая ошибка		0,01105	0,01078	0,513	0,00039	0,294	0,00031	0,235	0,513
Среднее значение	Нечетное (5)	0,11821	0,11503	97,430	0,00272	2,177	0,00046	0,393	2,570
Статистическая ошибка		0,00871	0,00836	1,638	0,00211	1,69	0,00026	0,201	1,638

ции в четные годы ($H_T = 0,06721$) почти в два раза меньше, чем в нечетные ($H_T = 0,11660$), но различия статистически незначимы ($t = 1,66$, $p > 0,05$). Среди выборок четного года внутригодовая компонента генетического разнообразия (G_1) больше межгодовой (G_2) только по

частотам гена G3PDH*, для остальных трех локусов генетическая изменчивость связана с отличиями выборок разных лет, т.е. $G_1 < G_2$. Для выборок поколений нечетных лет ситуация противоположная: только по частотам гена G3PDH* внутригодовая компонента (G_1)

Таблица 4

Параметры генетического разнообразия горбуши р. Ола

Локус	Поколение (локусы)	H _T	H _S	H _S , %	D ₁ , %	G ₁ , %	D ₂ , %	G ₂ , %	G _{ST} , %
G3PDH *	Четное	0,12005	0,11919	99,284	0,00065	0,541	0,00021	0,175	0,716
G3PDH *	Нечетное	0,08029	0,07964	99,189	0,00029	0,362	0,00036	0,449	0,811
sMDH-B1,2 *	Четное	0,05207	0,05181	99,489	0,00017	0,330	0,00009	0,181	0,511
sMDH-B1,2 *	Нечетное	0,11033	0,10992	99,624	0,00024	0,218	0,00018	0,159	0,377
PGDH *	Четное	0,06347	0,06301	99,278	0,00020	0,315	0,00026	0,407	0,722
PGDH *	Нечетное	0,03253	0,03228	99,222	0,00018	0,556	0,00007	0,221	0,777
FDHG *	Четное	0,00465	0,00462	99,312	0,00002	0,559	0,00001	0,129	0,688
FDHG *	Нечетное	0,10876	0,10383	95,467	0,00484	4,450	0,00009	0,083	4,533
PGM-2 *	Нечетное	0,10764	0,10682	99,238	0,00072	0,666	0,00010	0,096	0,762
Среднее значение	Четное (4)	0,06006	0,05966	99,341	0,00026	0,436	0,00014	0,223	0,659
Статистическая ошибка		0,02371	0,02353	0,050	0,00014	0,066	0,00006	0,062	0,050
Среднее значение	Нечетное (4)	0,08298	0,08142	98,376	0,00139	1,396	0,00018	0,228	1,624
Статистическая ошибка		0,01818	0,01764	0,975	0,00115	1,020	0,00007	0,079	0,974
Среднее значение	Нечетное (5)	0,08791	0,08650	98,548	0,00125	1,250	0,00016	0,202	1,452
Статистическая ошибка		0,01492	0,01457	0,765	0,00089	0,794	0,000056	0,066	0,765

Таблица 5

Параметры генетического разнообразия четырех популяций горбуши рек Тауйской губы

Локус (поколение)	H _T	H _S	H _S , %	D ₁	G ₁ , %	D ₂	G ₂ , %	D ₃	G ₃ , %	G _{ST} , %
G3PDH *	0,13343	0,13224	99,11	0,00078	0,58	0,0030	0,23	0,00011	0,08	0,89
G3PDH *	0,08312	0,08253	99,29	0,00021	0,25	0,00038	0,46	0,000001	0,001	0,71
sMDH-B1,2 *	0,05875	0,05812	98,93	0,00013	0,22	0,00047	0,80	0,00003	0,05	1,07
sMDH-B1,2 *	0,12180	0,12117	99,48	0,00024	0,20	0,00032	0,26	0,00007	0,06	0,51
PGDH *	0,08702	0,08475	97,39	0,00081	0,93	0,00072	0,83	0,00074	0,85	2,60
PGDH *	0,03445	0,03413	99,04	0,00009	0,26	0,00020	0,58	0,00003	0,09	0,93
FDHG *	0,01103	0,01092	99,00	0,00002	0,18	0,00006	0,54	0,00003	0,27	1,00
FDHG *	0,11104	0,11013	99,18	0,00055	0,50	0,00034	0,31	0,00002	0,02	0,82
PGM-2 *	0,11428	0,11337	99,20	0,00069	0,60	0,00014	0,12	0,00008	0,07	0,79
Среднее значение (ч)	0,07256	0,07151	98,61	0,00044	0,48	0,00106	0,60	0,00023	0,31	1,39
Статистическая ошибка	0,02564	0,02535	0,41	0,00021	0,18	0,00066	0,14	0,00017	0,19	0,41
Среднее значение (нч 4)	0,08760	0,08699	99,25	0,00027	0,30	0,00031	0,40	0,00003	0,04	0,74
Статистическая ошибка	0,01950	0,01941	0,09	0,00010	0,07	0,00004	0,07	0,00001	0,02	0,09
Среднее значение (нч 5)	0,09294	0,09227	99,24	0,00036	0,36	0,00028	0,35	0,00004	0,04	0,75
Статистическая ошибка	0,01602	0,01574	0,07	0,00011	0,08	0,00004	0,08	0,00001	0,02	0,07

Примечание. ч – четное; нч – нечетное.

меньше межгодовой (G₂), у остальных локусов (в том числе и PGM-2*) выборки нерестового хода одного года имеют большие генетические отличия, чем выборки разных лет.

В популяции р. Ола (табл. 4) величина внутривидовой дифференциации (G_{ST}) выборки линии четных лет выше, чем в нечетных, только по частотам локуса sMDH-B1,2* (0,511 % vs. 0,377 %), тогда как для других генов

ситуация противоположная (G3PDH* – 0,716 % vs. 0,811 %, PGDH* – 0,722 % vs. 0,777 %, FDHG* – 0,688 % vs. 4,533 %). Средний по частотам всех локусов уровень генетической дифференциации выборок четных лет (G_{ST} = 0,649 %) почти в три раза меньше, чем аналогичный показатель для выборок нечетных (G_{ST} = 1,621 %). По частотам трех генов из четырех (FDHG*, G3PDH*, sMDH-B1,2*) внут-

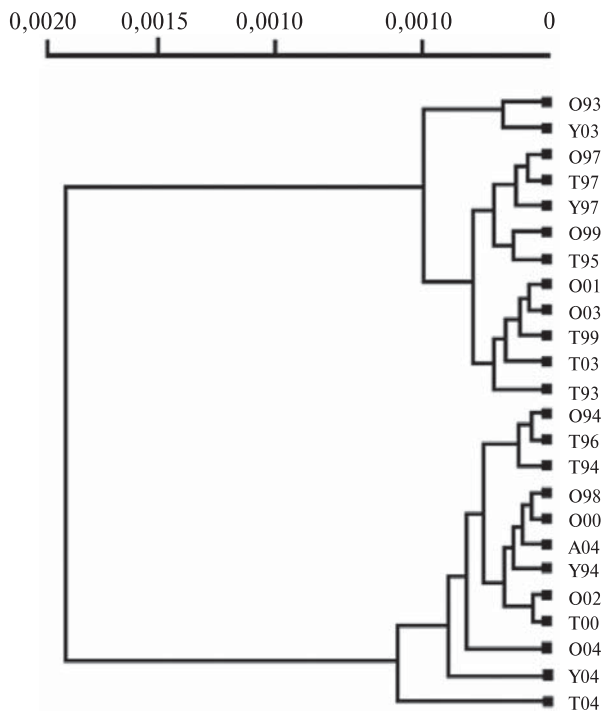


Рис. 2. UPGMA дендрограмма, построенная по генетическим дистанциям Нея для выборок горбуши рек Тауйской губы: Т – р. Тауй, Y – р. Яна, А – р. Армань, О – р. Ола, цифры означают годы взятия выборок

ригодная компонента (G_1) больше межгодовой (G_2) в выборках линии четного года. Для нечетных лет внутригодичная компонента больше межгодовой по частотам четырех генов из пяти (FDHG*, sMDH-B1,2*, PGDH*, PGM-2* vs. G3PDH*). Таким образом, генетическая дифференциация (G_{ST}) у горбуши р. Ола определяется в основном различиями в частотах генов между выборками разного времени нерестового хода ($G_1 > G_2$). Уровень средней гетерозиготности в четные годы ниже ($H_T = 0,06006$), чем в нечетные ($H_T = 0,08298$), различия не достигают статистически значимой величины ($t = 0,77, p > 0,05$).

Таким образом, большая часть межвыборочной компоненты генетического разнообразия у четного поколения горбуши р. Тауй определяется межгодовой долей, а у нечетного – внутригодичной. В популяции р. Ола как в четные, так и нечетные годы генетическая дифференциация выборок, собранных в течение нерестового хода производителей за отдельный год (G_1), по большому числу локусов больше, чем генетические

различия между выборками за разные годы (G_2). Рассматриваемые популяции отличаются также и величиной показателя G_{ST} : в популяции р. Тауй он одинаков в выборках четных и нечетных лет, а в популяции р. Ола – больше для выборок нечетных лет. Суммарная гетерозиготность популяции горбуши р. Тауй незначительно больше, чем в р. Ола как в четные (0,06721 vs. 0,0600, $t = 0,20, p > 0,05$), так и в нечетные годы (0,1166 vs. 0,08298, $t = 1,58, p > 0,05$).

Анализ структуры генетического разнообразия всех исследованных выборок позволяет остановиться на следующих моментах (табл. 5). Генетическая дифференциация выборок четных лет выше, чем в нечетные годы (1,39 % vs. 0,74 %, $t = 1,55, p > 0,05$). Включение в анализ пятого локуса для выборок нечетных лет (PGM-2*) не нарушает отмеченную закономерность (табл. 5). Иерархическое разложение генетической изменчивости 10 локусов у горбуши Сахалино-Курильского региона также обнаружило большую межвыборочную долю (G_{ST}) у четного поколения по сравнению с нечетным [15]. Следовательно, на данном этапе исследований ясно, что генетическая дифференциация выборок четного поколения у азиатской горбуши выше, чем для нечетного. По какой причине? У североохотоморской горбуши межвыборочная компонента генетического разнообразия выборок четных лет состоит из примерно равных долей ($G_1 = 0,48 \%$, $G_2 = 0,60 \%$, $G_3 = 0,31 \%$). Иное соотношение рассматриваемых долей для выборок нечетных лет. В этом случае сравнения межпопуляционная доля ($G_3 = 0,04 \%$) в несколько раз меньше как внутригодичной ($G_1 = 0,30 \%$), так и межгодовой ($G_2 = 0,40 \%$). Кроме того, величины G_1 и G_2 мало различаются для поколений четных и нечетных лет. Следовательно, межпопуляционная генетическая дифференциация выше у горбуши четного поколения, что и обуславливает более высокое значение показателя генетической дифференциации G_{ST} у особей, зашедших на нерест в четные годы.

Рассмотрим дендрограмму генетических дистанций выборок из популяций рек Тауйской губы. Все выборки горбуши делятся на два кластера: четные и нечетные годы (рис. 2). В каждом из них видно, что межгодовые колебания частот генов в одной популяции оказывают сущес-

твенное влияние на порядок кластеризации выборок. Например, самая многочисленная группировка выборок четных лет включает в себя три ольские (1998, 2000 и 2002 гг.) и по одной арманской, янской (1994 г.) и тауйской (2000 г.). В одну из группировок выборок нечетного года входят тауйские (1993, 1999 и 2003 гг.) и ольские (2001 и 2003 гг.). Дендрограмма наглядно показывает, что межгодовые генетические отличия в отдельной популяции обычно превышают межпопуляционные, что отмечено ранее при анализе генетического разнообразия (табл. 2 и 3).

Генетические различия между популяциями рек Тауйской губы, выраженные в дистанциях Нея, невелики. Вместе с тем популяции рек Тауй и Ола имеют отмеченные особенности в структуре генетического разнообразия, что возможно связано со следующим наблюдением. Согласно современным ихтиологическим исследованиям Марченко и др. [33] в Тауйской губе размножается горбуша двух локальных стад – тауйского (западное) и ольского (восточное). Они различаются динамикой численности, размерно-весовыми характеристиками, а также условиями нагула молоди в прибрежной зоне. Окончательная оценка величины генетических отличий между западной и восточной популяциями может быть получена при дальнейших исследованиях.

В рассматриваемый период у горбуши, нерестующей в Тауйской губе, произошла смена доминантного по численности поколения. В 1984 г. установилось и сохранилось многочисленным до конца 90-х годов прошлого века четное поколение, а нечетное уступало ему по количеству в сотни раз. С 2001 г. и по наши дни нечетное поколение имеет значительно большую численность, чем четное, которое, начиная с 2000 г., практически вымерло. По мнению ихтиологов Магаданского НИРО [33], неблагоприятные условия в прибрежье Тауйской губы в начале лета 1999 и 2001 гг. (поздний прогрев воды и замедленное разрушение льда) отрицательно сказались на жизнеспособности покатной молоди четного поколения. По этой причине в четном поколении резко упала численность производителей, нерестующих в реках северного побережья Охотского моря. Весной 2000 и 2002 гг., напротив, сложились благоприятные условия нагула молоди нечетно-

го поколения, что привело к росту количества производителей, вернувшихся на нерест в соответствующие годы. Вспышки численности горбуши обусловлены благоприятными условиями нагула молоди в прибрежье. Вместе с тем не следует полностью отрицать возможность миграции, значимость которой для генетической структуры подчеркивается гипотезой флуктуирующих стад [9]. В таком случае рост численности нечетного поколения может быть объяснен подходом на нерест горбуши из других регионов. Возникает следующий вопрос – куда в соответствии с указанной гипотезой ушла многочисленная в 90-е годы североохотоморская горбуша четных поколений? К сожалению, обнаруженные как в нашем, так и в других исследованиях [4, 8, 11–15] характерные для горбуши низкие межпопуляционные отличия и высокие внутривидовые колебания генных частот не позволяют однозначно оценить уровень миграции. Удивительная особенность биологии горбуши – смена доминантных по численности поколений – не имеет пока однозначного объяснения.

Отмеченные нами резкие изменения численности четного и нечетного поколений североохотоморской горбуши сопровождались следующими изменениями в генетической структуре. Большая часть выборок 2001–2004 гг. кластеризуется отдельно от выборок, собранных ранее (рис. 2), что указывает на наличие генетических особенностей у производителей горбуши, нерестующих в XXI веке. По этой причине межгодовая доля в общей величине межвыборочной компоненты генетического разнообразия выборок как четного, так и нечетного поколения превышает и внутривидовую, и межпопуляционную (табл. 5). Вместе с тем существенных колебаний частот генов в популяциях рек Ола и Тауй в связи со сменой доминантных поколений не произошло. Североохотоморские популяции продемонстрировали большую стабильность генетической структуры, чем западнокамчатские. Напомним, что в середине 80-х годов прошлого века было зафиксировано кардинальное изменение генных частот в связи со сменой доминантного по численности поколения у горбуши, размножающейся в реках западного побережья п-ва Камчатка [21]. Генетический мониторинг ряда западнокамчатских

популяций обнаружил в выборках 1985 и 1986 гг. такие частоты генов, которые не встречались ни до, ни после указанных годов. Данные из указанных и иных азиатских [9] популяций послужили фактологической основой для гипотезы флуктуирующих стад. В исследованных нами североохотоморских популяциях аналогичных колебаний генных частот не обнаружено. Следовательно, в нашем исследовании нет новых данных, поддерживающих гипотезу флуктуирующих стад горбуши.

Авторы выражают искреннюю благодарность Г.А. Агаповой, Л.Т. Бачевской и О.В. Прикоки за помощь в сборе материала.

I.S. Golovanov, S.L. Marchenko, S.P. Pustovoyt

GENETIC MONITORING OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* POPULATIONS OF NORTHERN COAST OF THE OKHOTSK SEA

Results of genetic monitoring of pink salmon populations breeding in the rivers Tauï Bay, Sea of Okhotsk (1993–2004) are analyzed. Statistically significant heterogeneity of samples identified according to gene frequencies are found out only for pink salmon generations of even years. Genetic differentiation of the samples of even years ($G_{ST} = 1,39 \pm 0,41$) is higher than that of odd years ($G_{ST} = 0,74 \pm 0,09$). At the same time for the parameter of genetic variability (heterozygosity) the regularity is opposite ($0,0726 \pm 0,02564$ vs. $0,08760 \pm 0,01950$). Hence, at a lower heterozygosity the samplings of even years are characterized by higher genetic differences than the samplings of odd years. Besides that the interpopulation part in the general size of genetic variety is always practically less than both within-year and interannual that causes a low level of interpopulation genetic distinctions. Cluster analysis has found out that the most part of the samples of 2001–2004 are united separately from the samples collected up to 2000. In our opinion the reason is the change of the dominant generation on number and the changes of gene frequencies accompanying it.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. – Владивосток, 1981. – С. 95–104.
2. Aspinwall N. Genetic analysis of North American populations of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis // Evolution. – 1974. – 28, № 2. – P. 295–305.
3. Волобуев В.В., Голованов И.С. Запасы тихоокеанских лососей Магаданской области // Сб. науч. тр. Магадан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Магадан, 2001. – Вып. 1. – С. 123–133.
4. Ефремов В.В. Аллозимная изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Сахалина // Вопр. ихтиологии. – 2002. – 42, № 3. – С. 409–417.
5. Hawkins S.L., Varnavskaya N.V., Matzak E.A., Efremov V.V., Guthrie III C.M., Wilmot R.L., Mayama H., Yamazaki F., Gharrett A.J. Population structure of odd-broodline Asian pink salmon and its contrast to the even-broodline structure // J. Fish. Biol. – 2002. – 60. – P. 370–388.
6. Noll C., Varnavskaya N.V., Matzak E.A., Hawkins S.L., Midanaya V.V., Katugin O.N., Russel C., Kinas N.M., Guthrie III C.M., Mayama H., Yamazaki F., Finney B., Gharrett A.J. Analysis of contemporary genetic structure of even-broodyear populations of Asian and western Alaskan pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* // Fish. Bull. – 2001. – 99. – P. 123–138.
7. Churikov D., Gharrett A.J. Comparative phylogeography of the two pink salmon broodlines: an analysis based on a mitochondrial DNA genealogy // Mol. Ecol. – 2002. – 11. – P. 1077–1101.
8. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. – М.: Наука, 1997. – 288 с.
9. Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. – 1986. – № 2. – С. 39–44.
10. Zhivotovsky L.A., Gharret A.J., McGregor A.J., Glubkovsky M.K., Feldman M.W. Gene differentiation in pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. – 1994. – 21, Suppl. 1. – P. 223–232.
11. Калабушкин Б.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И., Малинина Т.В., Рубцова Г.А., Алтухов Ю.П. Популяционная структура и генные миграции у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) Сахалино-Курильского региона // Генетика. – 1998. – 34, № 12. – С. 1675–1685.
12. Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Малинина Т.В., Минахин Л.С., Алтухов Ю.П. Популяционно-генетическая структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: динамика изменчивости в поколениях // Генетика. – 1999. – 35, № 5. – С. 657–665.
13. Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Кириллова О.Н., Чуриков Д.Ю., Пудовкин А.И., Гаррет А.Дж., Алтухов Ю.П. Популяционно-генетическая структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: временная ге-

- терогенность в период нерестового хода // Генетика. — 1999. — **35**, № 5. — С. 666–673.
14. Картавцев Ю.Ф. Изменчивость частот аллелей в пространстве и во времени в популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопр. ихтиологии. — 1991. — **31**, № 3. — С. 487–495.
 15. Салменкова Е.А., Гордеева Н.В., Омельченко В.Т., Алтухов Ю.П., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Васильева Ю.В. Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum в азиатской части ареала // Генетика. — 2006. — **42**, № 10. — С. 1371–1387.
 16. Brykov V.A., Polyakova N., Skurikhina L.A., Kukhlevsky A.D., Kirillova O.N., Churikov D., Pudovkin A.I., Gharrett A.J. Analysis of mtDNA indicates weak temporal genetic heterogeneity in pink salmon spawning runs in two rivers on Sakhalin Island // J. Fish. Biol. — 1999. — **55**. — P. 617–635.
 17. Гагальчий Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.). Сообщ. 1. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации нечетного года // Генетика. — 1985. — **21**, № 5. — С. 854–860.
 18. Гагальчий Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.). Сообщ. 2. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации четного года // Генетика. — 1986. — **22**, № 12. — С. 2839–2846.
 19. Варнавская Н.В. Изменчивость частот 19 полиморфных генов в популяциях нечетного поколения тихоокеанского лосося — горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* Walbaum) Камчатки и Северной Америки // Генетика. — 1992. — **28**, № 9. — С. 127–140.
 20. Варнавская Н.В. Геногеография по аллозимным локусам у тихоокеанских лососей // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. — 2005. — **1**. — С. 28–62.
 21. Макоедов А.Н., Пустовойт С.П., Ермоленко Л.Н., Ковалев В.Г., Викторовский Р.М. Популяционно-генетическое исследование горбуши, размножающейся в реках Северо-Востока России // Генетика. — 1993. — **29**, № 8. — С. 1366–1374.
 22. Varnavskaya N.V., Beacham T.D. Biochemical genetic variation in odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) from Kamchatka // Can. J. Zool. — 1992. — **70**, № 11. — P. 2115–2120.
 23. Агапова Г.А., Пустовойт С.П. Генетическая и фенетическая изменчивость популяций азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) // Экология. — 1999. — № 1. — С. 42–48.
 24. Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Махров А.А., Пустовойт С.П. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря // Генетика. — 2003. — **39**, № 3. — С. 402–412.
 25. Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопр. ихтиологии. — 1999. — **39**, № 4. — С. 521–526.
 26. Пустовойт С.П. Анализ морфологических различий гомо- и гетерозиготных самок и самцов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) популяции р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Цитология и генетика. — 2006. — **40**, № 5. — С. 3–9.
 27. Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Transact. Amer. Fish. Soc. — 1990 — **119**, № 1. — P. 2–15.
 28. Manchenko G.P. Detection of enzymes on electrophoretic gels // Boca Raton, FL. CRC Press. Inc. — 1994. — 440 p.
 29. Nei M. Molecular population genetics and evolution. — Amsterdam, 1975. — 266 p.
 30. Chakraborty R. Gene diversity analysis in nested subdivided populations // Genetics. — 1980. — **96**, № 3. — P. 721–726.
 31. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 269 с.
 32. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
 33. Марченко С.Л., Голованов И.С. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. Магадан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. — Магадан, 2001. — Вып. 1. — С. 144–151.
 34. Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Сб. науч. тр. Магадан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. — Магадан, 2004. — Вып. 2. — С. 227–236.

Поступила 12.11.08