

---

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

---

УДК 575: 577.16597:553.2

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ФЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КЕТЫ  
*ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) РЕКИ ЯНА (МАТЕРИКОВОЕ  
ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ)**

© 2007 г. Л.Т. Бачевская, Г.А. Агапова, Н.Н. Усталкова

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000*

Поступила в редакцию 10.12.2006 г.

Окончательный вариант получен 10.04.2007 г.

Исследована генетическая и фенетическая изменчивость кеты р. Яна. Обнаружена внутривидовая неоднородность между выборками разного срока нерестовой миграции. Выявленные отличия, как по генетическим, так и по фенетическим признакам не имели четко выраженной связи со сроками хода производителей на нерест. В разные годы гетерогенность проявлялась по различному набору генетических и фенетических маркеров. Проведенные исследования показали, что не во всех случаях обнаруживается синхронное снижение или увеличение показателей фенетического и генетического разнообразия. В тоже время, с помощью двух методов исследования отмечено, что кета р. Яна имеет сложную внутривидовую структуру, которую необходимо учитывать при планировании промысла и рыболовства.

Популяционно-генетические и фенетические исследования североохотоморской кеты проводятся более двух десятилетий. Были отмечены генетические и фенетические особенности целого ряда популяций (Бачевская, 1983, 1992, 2003; Викторский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Макоедов, Бачевская, 1992; Макоедов, 1999; Агапова и др., 2002; Волобуев и др., 2005). Несмотря на продолжительные исследования, кета, заходящая на нерест в некоторые реки материкового побережья Охотского моря, изучена фрагментарно, а ее генетические и фенетические характеристики основаны на ежегодных, но единичных выборках. Известно, что для ряда популяций кеты данного региона характерен высокий уровень гетерогенности, проявляющийся в разные сроки нерестового хода. Поскольку популяции можно считать не только основными единицами эволюционного процесса, но и хозяйственно важными объектами деятельности, то информация об их темпоральной генетической и фенетической неоднородности является очень важной для организации рационального промысла и искусственного воспроизводства. Отсутствие полных сведений о генетической структуре той или иной популяции ценных промысловых видов, зачастую, приводит к ошибкам при их эксплуатации и, как следствие, к их деградации.

К числу популяций кеты, со слабо изученной темпоральной генетической и фенетической изменчивостью, можно отнести производителей, заходящих на нерест в р. Яна (Тауйская губа, Охотское море). Для более четкого представления о внутривидовой организации кеты р. Яна в 2004-2005 гг. проведены исследования, целью которых было изучение ее темпоральной генетической и

фенетической изменчивости. Важность этих работ возрастает в связи с усиливающимся влиянием искусственного воспроизводства и интенсивного промысла на данную популяцию.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводился в течение всего периода нерестовой миграции производителей кеты в р. Яна в 2004 и 2005 гг. Получено 13 выборок мышечной ткани, которые до начала биохимического анализа хранили в жидком азоте. С помощью электрофореза в полиакриламидном геле было исследовано 10 ферментных систем (12 локусов): малатдегидрогеназа (дуплицированные изолюкусы MDH-B1,2\*), аспартатаминотрансфераза (дуплицированные изолюкусы s-AAT-1,2\*), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (локус PGDH\*), лактатдегидрогеназа (локус LDH-A1\*), малик-энзим (локус MEH-2\*), эстераза D (локус ESTD\*), супероксиддисмутаза (локус SOD-1\*), фосфоглюкомутаза (локус PGM\*), глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (локус G3PDH-1\*), изоцитратдегидрогеназа (локус m-IDHP-1\*). Окраску полиакриламидных блоков проводили по методикам, описанным ранее (Manchenko, 1994).

Для изолюкусных пар MDH-1,2; s-AAT-1,2 значения аллельных частот рассчитаны, исходя из предположения о полиморфизме только одного локуса в каждой паре, что приемлемо при невысокой частоте встретившихся вариантов и подтверждено при расчете методом максимального правдоподобия (Waples, 1992). Принятое нами обозначение локусов и аллелей соответствует номенклатуре генов, кодирующих белки рыб (Shaklee et al., 1990).

Фенетические исследования кеты проводили одновременно с генетическими. На семи участках тела рыбы: предглазничная (ПГ), межглазничная (МГ), заглазничная (ЗГ) зона головы, спинной (СП) и жировой (ЖП) плавники, верхняя (ВЛ) и нижняя (НЛ) лопасти хвостового плавника) определяли наличие (фен «пятна есть») или отсутствие (фен «пятен нет») черных пятен (Макоедов, Овчинников, 1992).

Статистическую обработку полученных результатов проводили с помощью пакета программ BIOSYS-2. Математическую оценку фенетического и генетического разнообразия популяций осуществляли на основании показателя  $\mu$ . Средний показатель генетического и фенетического разнообразия в выборках за один год подсчитывали как среднюю взвешенную величину. Достоверность различий показателей генетического и фенетического разнообразия определяли с помощью двустороннего t-критерия Стьюдента для независимых выборок с неравными дисперсиями (Животовский, 1991).

Сведения о сроках и объеме собранного материала, а также частоты аллелей и фенов приведены в таблицах 1, 2.

Таблица 1. Частоты аллелей в исследованных выборках кеты реки Яна.  
Table 1. Frequencies of alleles in samples of chum salmon from r. Yana.

Дата	N	LDH-A1*			MDH-B1,2*			m-MEP-2*			PGDH*			ESTD*		
		*100	*110	S	*100	*110	S	*100	*110	S	*100	*90	S	*100	*90	S
19.07.2004	50	0.920	0.080	0.027	1.000	0.000	0.029	0.910	0.090	0.029	0.930	0.070	0.026	0.670	0.330	0.047
23.07.2004	96	0.953	0.047	0.015	1.000	0.000	0.022	0.896	0.104	0.022	0.885	0.115	0.023	0.938	0.062	0.017
24.07.2004	50	0.920	0.080	0.027	1.000	0.000	0.014	0.980	0.020	0.014	0.930	0.070	0.026	0.950	0.050	0.022
21.08.2004	100	0.855	0.145	0.025	0.995	0.005	0.018	0.930	0.070	0.018	0.950	0.050	0.015	0.830	0.170	0.027
07.07.2005	40	0.925	0.075	0.029	0.988	0.012	0.035	0.888	0.112	0.035	0.913	0.087	0.032	0.913	0.087	0.032
13.07.2005	100	0.930	0.070	0.018	1.000	0.000	0.022	0.890	0.110	0.022	0.955	0.045	0.015	0.920	0.080	0.019
18.07.2005	100	0.900	0.100	0.021	0.990	0.010	0.024	0.865	0.135	0.024	0.920	0.080	0.019	0.930	0.070	0.018
29.07.2005	100	0.865	0.135	0.024	1.000	0.000	0.020	0.910	0.090	0.020	0.930	0.070	0.018	0.915	0.085	0.020
03.08.2005	100	0.885	0.115	0.023	0.995	0.005	0.019	0.920	0.080	0.019	0.910	0.090	0.020	0.880	0.120	0.023
08.08.2005	67	0.918	0.082	0.024	0.993	0.007	0.019	0.948	0.052	0.019	0.918	0.082	0.024	0.918	0.082	0.024
16.08.2005	97	0.892	0.108	0.022	0.990	0.010	0.024	0.871	0.129	0.024	0.923	0.077	0.019	0.892	0.108	0.022
26.08.2005	71	0.880	0.120	0.027	0.993	0.007	0.017	0.958	0.042	0.017	0.915	0.085	0.023	0.880	0.120	0.027
02.09.2005	43	0.895	0.105	0.033	1.000	0.000	0.025	0.942	0.058	0.025	0.953	0.047	0.023	0.884	0.116	0.035

Дата	N	s-AAT-1,2*			m-IDHP-1*			SOD-1*			PGM*			G3PDH-1*		
		*100	*90	S	*100	*90	S	*100	*90	S	*100	*90	S	*100	*90	S
19.07.2004	50	0.955	0.045	0.023	0.890	0.110	0.031	0.020	0.980	0.014	0.020	0.980	0.014	0.020	0.980	0.014
23.07.2004	96	0.885	0.115	0.029	0.896	0.104	0.022	0.010	0.990	0.007	0.010	0.990	0.007	0.010	0.990	0.007
24.07.2004	50	0.945	0.055	0.026	0.950	0.050	0.022	0.020	0.980	0.014	0.020	0.980	0.014	0.020	0.980	0.014
21.08.2004	100	0.945	0.055	0.018	0.880	0.120	0.023	0.010	0.990	0.007	0.010	0.990	0.007	0.010	0.990	0.007
07.07.2005	40	0.919	0.081	0.036	0.975	0.025	0.017	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000
13.07.2005	100	0.923	0.077	0.022	0.900	0.100	0.021	0.995	0.005	0.005	0.995	0.005	0.005	1.000	0.000	0.000
18.07.2005	100	0.905	0.095	0.026	0.895	0.105	0.022	1.000	0.000	0.000	0.985	0.015	0.009	1.000	0.000	0.000
29.07.2005	100	0.898	0.102	0.027	0.945	0.055	0.016	0.995	0.005	0.005	0.980	0.020	0.010	1.000	0.000	0.000
03.08.2005	100	0.898	0.102	0.026	0.945	0.055	0.016	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000
08.08.2005	67	0.869	0.131	0.039	0.918	0.082	0.024	1.000	0.000	0.000	0.993	0.007	0.007	1.000	0.000	0.000
16.08.2005	97	0.892	0.108	0.028	0.887	0.113	0.023	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000
26.08.2005	71	0.908	0.092	0.030	0.915	0.085	0.023	1.000	0.000	0.000	0.993	0.007	0.007	1.000	0.000	0.000
02.09.2005	43	0.890	0.110	0.043	0.907	0.093	0.031	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000

Таблица 2. Частоты фенотипов (p), статистическая ошибка (s) кеты р. Яна.  
 Table 2. The frequencies of phenes (p), statistical errors (s) chum salmon from the Yana river.

Дата	N	ПГ		МГ		ЗГ		СП		ЖП		ВЛ		НЛ	
		p	s	p	s	p	s	p	s	p	s	p	s	p	s
24.07.04	45	0,178	0,040	0,333	0,050	0,333	0,050	0,422	0,052	0,667	0,050	0,022	0,015	0,044	0,022
21.08.04	100	0,160	0,026	0,260	0,031	0,330	0,033	0,420	0,035	0,680	0,033	0,220	0,029	0,080	0,019
2004	145	0,166	0,022	0,283	0,026	0,331	0,028	0,421	0,029	0,676	0,027	0,159	0,021	0,069	0,015
07.07.05	40	0,100	0,034	0,100	0,034	0,425	0,055	0,200	0,045	0,575	0,055	0,125	0,037	0,150	0,040
13.07.05	100	0,090	0,020	0,180	0,027	0,470	0,035	0,260	0,031	0,560	0,035	0,160	0,026	0,110	0,022
18.07.05	100	0,150	0,025	0,240	0,030	0,500	0,035	0,370	0,034	0,580	0,035	0,350	0,034	0,190	0,028
29.07.05	100	0,120	0,023	0,210	0,029	0,410	0,035	0,350	0,034	0,540	0,035	0,090	0,020	0,080	0,019
03.08.05	100	0,070	0,018	0,210	0,029	0,570	0,035	0,600	0,035	0,640	0,034	0,110	0,022	0	0
08.08.05	65	0,077	0,023	0,138	0,030	0,385	0,043	0,354	0,042	0,538	0,044	0,046	0,018	0	0
15.08.05	97	0,124	0,024	0,268	0,032	0,464	0,036	0,464	0,036	0,629	0,035	0,113	0,023	0,031	0,012
2005	602	0,106	0,009	0,204	0,016	0,468	0,020	0,389	0,014	0,583	0,014	0,150	0,010	0,078	0,011

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Генетическая неоднородность.* Данные о значениях аллельных частот изученных локусов и тест на гомогенность свидетельствуют о том, что янская кета, зашедшая на нерест в 2004-2005 гг., была генетически неоднородна. В каждый год исследований гетерогенность проявлялась по различным генетическим маркерам. В 2004 г. она была обнаружена по ESTD и LDH-A1 ( $\chi^2=27,46$  и, соответственно, 11,84,  $p<0,05$ ), а в 2005 г. – по малик-энзиму ( $\chi^2=16,643$ ,  $p<0,05$ ).

Попарное сравнение выборок 2004 г. показало, что отличия между кетой, взятой для анализа 23.07 и 24.07, наблюдались по MEП-2 ( $\chi^2=6,686$ ,  $p<0,05$ ). Выборка производителей от 19.07.04 отличалась от всех последующих (23.07, 24.07, 21.08) по ESTD ( $\chi^2=19,166$ ;  $\chi^2=14,559$ ,  $p<0,05$ ;  $\chi^2=6,826$ ). Кроме того, в этой выборке было зафиксировано неожиданно большое количество особей, несущих редко встречающийся у североохотоморской кеты аллель ESTD. Соответственно, обнаружены статистически значимые отличия между теоретически рассчитанными по формуле Харди-Вайнберга и фактическими частотами генотипов ( $\chi^2=29,943$ ,  $p<0,05$ ) при избытке гомозигот и дефиците гетерозигот. Между выборками кеты от 23.07.04 и 21.08.04 генетические отличия наблюдались по LDH-A1 ( $\chi^2=10,774$ ,  $p<0,05$ ).

В 2005 г. отличия проявились по MEП-2 между производителями от 18.07 и 26.08 ( $\chi^2=8,193$ ,  $p<0,05$ ). По m-IDHP-1 отличия выявлены между кетой выловленной 07.07 и 16.08 ( $\chi^2=5,538$ ,  $p<0,05$ ).

У янской кеты отмечена не только внутригодовая популяционная гетерогенность, но и межгодовая.

*Фенетическая гетерогенность.* Среди исследованных участков тела кеты р. Яна, наиболее часто пятна встречались на жировом, спинном плавниках и заглазничной области головы. Реже всего проявлялась пятнистость на предглазничной области головы и нижней лопасти хвостового плавника

По фенетическим параметрам, как и по генетическим, проявилась гетерогенность выборок в оба года исследований. Так, в 2004 г. кета была неоднородна по частоте фенов зоны ВЛ ( $\chi^2=9,096$ ,  $p<0,01$ ). В 2005 г. гетерогенность проявилась по частоте фенов трех зон: СП ( $\chi^2=36,633$ ,  $p<0,001$ ), ВЛ ( $\chi^2=42,357$ ,  $p<0,001$ ), НЛ ( $\chi^2=38,67$ ,  $p<0,001$ ). Наибольший вклад в обнаруженную неоднородность вносили выборки от 18.07, 3.08 и 8.08. При парном сравнении выборок оказалось, что производители, зашедшие на нерест 18 июля, достоверно отличались от всех остальных по частоте фенов зоны ВЛ, а по частоте фенов зоны НЛ от всех, кроме рыб из выборок, взятых 7.07 и 13.07. Кета от 3.08 отличалась от производителей из всех других выборок (за исключением выборки от 15.08) по частоте фенов зоны СП. По частоте фенов

зоны НЛ данная выборка отличалась от выборок более ранних сроков, при этом была сходна с двумя последними. Выборка, взятая 8 августа, достоверно отличалась от 4-х июльских по частоте фенотипов зоны НЛ и выборок от 13.07 и 18.07 по частоте фенотипов зоны ВЛ. Кета от 15.08 имела отличия с выборками от 7 и 13 июля по частоте фенотипов зон СП и НЛ (табл. 3).

Таблица 3.  $\chi^2$ -тест на гомогенность выборок кеты р. Яна по фенотипическим признакам.  
Table 3.  $\chi^2$ -test for heterogeneity of samples of chum salmon from the Yana river by phenotypic traits.

Дата	13.07	18.07	29.07	03.08	08.08	15.08
СП						
07.07	0,559	3,786	3,021	18,301***	2,817	9,699**
13.07		2,804	1,911	23,582***	1,662	10,795**
18.07			0,087	10,590**	0,044	2,779
29.07				12,531***	0,003	3,816
03.08					9,548**	2,377
08.08						2,839
ВЛ						
07.07	0,275	7,088**	0,389	0,064	2,187	0,037
13.07		9,501**	2,240	1,070	5,011*	0,904
18.07			19,697***	16,262***	20,517***	15,400***
29.07				0,222	1,123	0,296
03.08					2,068	0,006
08.08						2,229
НЛ						
07.07	0,429	0,312	1,556	15,672***	10,341**	6,542*
13.07		2,510	0,533	11,640***	7,661**	4,664*
18.07			5,181*	20,995***	12,559***	12,559***
29.07				8,333**	5,465*	2,249
03.08					-	3,141
08.08						2,048

Примечание: \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Note: \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

*Генетическое разнообразие.* Одной из важнейших генетических характеристик популяций, влияющих на адаптивные возможности последних, принято считать генетическое разнообразие ( $\mu$ ). При хозяйственном освоении популяций возникает опасность сокращения генетического разнообразия. Наблюдение за динамикой показателей генетического и фенотипического разнообразия позволяет судить о процессах, происходящих в популяциях ценных промысловых видов. Полученные значения генетического разнообразия, характеризующие кету р. Яна, представлены на рисунке 1. В 2004 и 2005 гг. значения  $\mu$  наиболее варьировали по трем локусам: s-AAT-1,2\*, MEП-2\* и ESTD\*(1,415,  $s=0,129$ -1,675,  $s=0,09$ ; 1,285,  $s=0,136$ -1,683,  $s=0,075$ ; 1,436,  $s=0,127$ -1,940,  $s=0,075$ ). По некоторым ферментным системам отмечены не только внутригодовые, но и межгодовые отличия показателей генетического разнообразия.

Средние значения генетического разнообразия варьировали в пределах от 1,445 до 1,616 (рис. 1). Выборка кеты от 19.07.04 отличалась по ESTD уровнем

генетического разнообразия ( $t=4,518; 3,708; 2,200, p<0,05$ ) от всех последующих (23.07, 24.07 и 21.08). В свою очередь выборка от 21.08.04 по локусу MEП-2 отличалась от выборок, взятых 23.07 и 24.07 ( $t=3,217$  и  $2,090, p<0,05$ ).

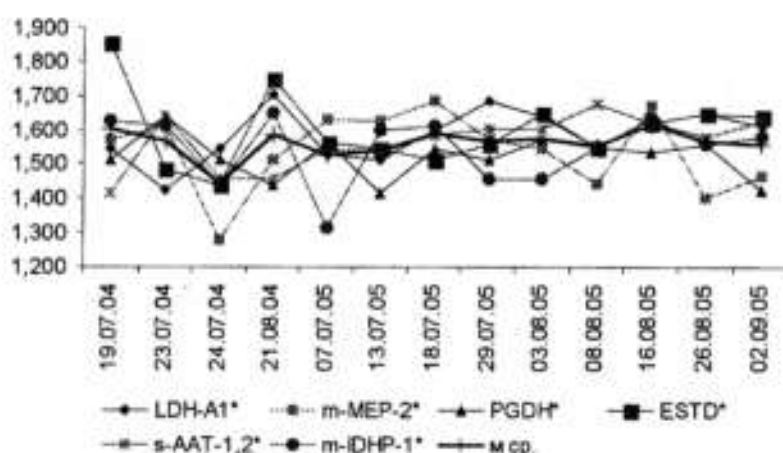


Рис. 1. Показатели генетического разнообразия.

Fig. 1. Indices of the genetic variability of chum salmon from the Yana river.

Сравнительный анализ средневзвешенных значений  $\mu$ , полученных в каждый год исследований янской популяции, показал, что в целом, производители кеты, практически, не отличались.

**Фенетическое разнообразие.** Распределение средних значений показателей фенетического разнообразия ( $\mu$ ) кеты р. Яна показано на рисунке 2. Среди исследованных участков тела наиболее высокими средние значения  $\mu$ -критерия в 2004 и 2005 гг. были для ЗГ, СП и ЖП, а самыми низкими – для НЛ.

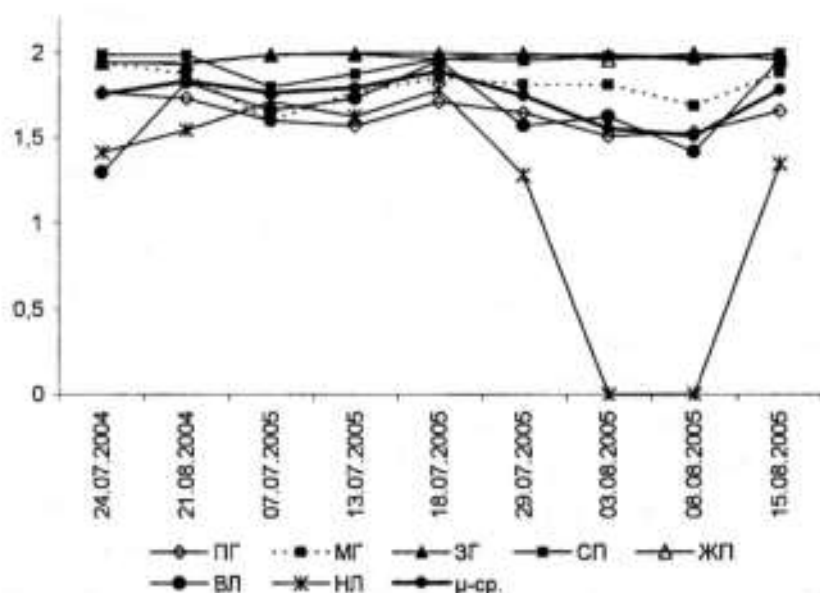


Рис. 2. Показатели фенетического разнообразия ( $\mu$ ) кеты р. Яна.

Fig. 2. Indices of the phenetic variability of chum salmon from the Yana river.

Кета 2004 г. различалась по средним значениям  $\mu$ , рассчитанным для совокупности всех исследованных зон ( $t=2,026$ ,  $p<0,05$ ). В 2005 г. средние значения показателя разнообразия изменялись в течение нерестового хода. Так, среднее значение  $\mu$ , характеризующее янских производителей от 18.07, было наиболее высоким (1,89) и отличалось от показателей, рассчитанных для других выборок. Кета от 3 и 8 августа имела самые низкие значения  $\mu$ -критерия (1,54 и 1,51, соответственно). Эти выборки достоверно отличались от всех других, но были сходны между собой (табл. 4).

**Таблица 4.** Оценка достоверности отличий по частотам фенов (t-критерий Стьюдента) в выборках кеты р. Яна.

**Table 4.** Reliability of the differences on frequencies of phenes in samples chum salmon from the Yana river.

№ выборки		2	3	4	5	6	7
	Дата						
1	07.07.05	0,672	3,146**	0,341	5,024***	5,522***	0,442
2	13.07.05		2,750**	1,154	6,514***	6,927***	0,282
3	18.07.05			4,966***	13,077***	12,355***	3,929***
4	29.07.05				6,759***	7,029***	1,097
5	03.08.05					1,387	8,214***
6	08.08.05						8,029***
7	15.08.05						

**Примечание:** \* –  $p<0,05$ , \*\* –  $p<0,01$ , \*\*\* –  $p<0,001$ .

**Note:** \* –  $p<0,05$ , \*\* –  $p<0,01$ , \*\*\* –  $p<0,001$ .

Различия между производителями 2004 и 2005 гг. по средним значениям  $\mu$  выявлены по фенам зон ПГ ( $t=2,11$ ,  $p<0,05$ ), МГ ( $t=2,5$ ,  $p<0,05$ ), СП ( $t=2,33$ ,  $p<0,05$ ) и НЛ ( $t=4,723$ ,  $p<0,001$ ). Среднее значение показателя фенетического разнообразия, вычисленное по совокупности всех исследованных зон у кеты 2004 г., было выше, чем в 2005 г. ( $t=4,263$ ,  $p<0,001$ ).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическая гетерогенность часто встречается при исследовании кеты, добываемой в реках материкового побережья Охотского моря, Камчатки и Приморья. Нередко отмечали различия между совокупностями производителей кеты, заходящими для нереста в одни и те же реки, но в разные годы. При этом межгодовые флуктуации значений аллельных частот не всегда были синхронны (Бачевская, 1990, 1992; Омельченко и др., 1992; Макоедов и др., 1995; Бачевская, Пустовойт, 1996; Макоедов, 1999; Бачевская, Велижанин, 2003). В этой связи, обнаружение неоднородности у кеты р. Яна в 2004 г. по ESTD и LDH-A1, а в 2005 г. по MER-2, позволяет считать, что данная локальная популяция так же не является исключением. Генетическая гетерогенность ее промысловых скоплений в разные годы проявилась по комплексу различных локусов, причем уровень генетических различий выборок, собранных в течение одного года, был несколько

выше, чем между выборками смежных лет. Аналогичные результаты отмечены и по фенетическим признакам. Совокупности производителей, заходящих в конкретную нерестовую реку в разные годы, иногда отличались друг от друга (Агапова и др., 2002; Велижанин, Пустовойт, 2000). Результаты популяционно-фенетического исследования кеты р. Яна показал следующее: в 2005 г. неоднородность проявилась по частотам фенов на зонах СП, ВЛ и НЛ, в 2004 – лишь по частоте фена зоны ВЛ.

Одной из причин, влияющих на формирование генетической и фенетической неоднородности, проявляющейся в разные годы по различному набору маркеров, является изменчивость условий окружающей среды, в которых происходит инкубация икры, а затем развитие молоди. Причиной же межгодовой дифференциации, по-видимому, может быть наличие внутрисезонной темпоральной неоднородности.

Следует отметить, что в 2004 г. гетерогенность проявилась между выборками кеты середины и конца нерестового хода. В то же время, отличия наблюдались и между выборками, относящимися к одному периоду нерестовой миграции. Более того, отмечены достоверные различия между выборками, собранными через день. В 2005 г. генетическая неоднородность проявилась по МЕР-2 между выборками середины и конца анадромной миграции, а по m-IDHP-1 отличалась кета начала и конца хода.

По фенетическим признакам (зона НЛ) в 2004 г. различались выборки, характеризующие кету середины и последней фазы нерестовой миграции. В 2005 г. наиболее обособленной оказалась кета середины нерестового хода. Она отличалась от выборок, относящихся к первой половине и заключительному периоду анадромной миграции.

Обнаруженные отличия между выборками янской кеты, как по генетическим, так и по фенетическим признакам не имели четкую выраженную связи со сроками хода производителей на нерест. По-видимому, наблюдаемая генетическая и фенетическая неоднородность в разных популяциях кеты североохотоморского побережья имеет не одинаковые причины. Например, генетическую неоднородность тауйской кеты можно соотнести с наличием сезонных рас (Бачевская, Велижанин, 2003). Напротив, гетерогенность, выявленная у янской кеты в течение нерестовой миграции, скорее всего, имела случайный характер и не связана с наличием сезонных группировок (Макоедов, Бачевская, 1992). Существующие сведения о биологии кеты р. Яна позволяют отнести ее к группе популяций, у которых генетическая и фенетическая неоднородность не связана с сезонными группировками.

Проведенные исследования показали, что далеко не во всех случаях можно проследить синхронное изменение показателей фенетической и генетической

изменчивости. Аналогичные результаты получены при исследовании горбуши (Агапова, Пустовойт, 1999; Межжерин, 1989; Beacham, Withler, 1987). В тоже время генетическая и фенетическая неоднородность, по-видимому, отражает сложную внутри-популяционную структуру янской кеты. Популяции, имеющие высокий уровень темпоральной гетерогенности, используемые для искусственного воспроизводства должны находиться под постоянным наблюдением. Сбор половых продуктов необходимо осуществлять на протяжении всего нерестового хода, а не ограничиваться использованием лишь части генофонда (Алтухов, 1974, 1995). К сожалению, это обстоятельство на рыбоводных заводах нередко игнорируют, что приводит к деградации популяций.

Амплитуда значений генетического разнообразия невелика. Тем не менее, при парном сопоставлении выборок кеты разных лет, а также внутри одного года, по некоторым ферментным системам наблюдаются отличия.

Кета р. Яна представляет собой смешанную популяцию, которая состоит из производителей естественного и искусственного воспроизводства. В большинстве случаев в исследованных выборках наблюдаемые распределения генотипов соответствуют теоретически ожидаемым, т.е. находятся в равновесии Харди-Вайнберга. Обнаруженное отклонение от равновесия в выборке от 19.07.04 по ESTD показывает значительный избыток гомозигот и недостаток гетерозигот. На основании чего можно предположить, что при рыбоводных процессах, в некоторых случаях, происходит отбор в пользу менее распространенного аллеля по указанному локусу.

Аналогичные результаты получены с помощью фенетического подхода, но по фенетическим параметрам размах изменчивости был несколько больше, чем по генетическим. В 2004 г. фенетическое разнообразие в конце нерестового хода было выше, чем в середине. В 2005 г. наибольшее значение  $\mu$  зафиксировано в выборке, характеризующей рыб середины анадромной миграции. Кроме того, выборки середины нерестового хода различались между собой. Однако следует отметить, что в оба года исследований к концу хода фенетическое разнообразие рыб возрастало. Тем не менее, по средним значениям  $\mu$ , рассчитанным по совокупности всех фенетических признаков, обнаружены межгодовые различия.

Несмотря на относительно длительный период воздействия искусственного воспроизводства на янскую популяцию, уровень разнообразия находится в пределах, сопоставимых с наблюдаемым до начала рыболовной деятельности.

## ВЫВОДЫ

1. Выявленные отличия между выборками разного времени нерестовой миграции, как по генетическим, так и по фенетическим признакам не имели четко выраженной связи со сроками захода промысловых скоплений кеты в р. Яна.

2. В разные годы гетерогенность проявлялась по различному набору генетических и фенетических маркеров. Дифференциация выборок в пределах одного года была несколько выше, чем между выборками смежных лет.

3. Снижение или увеличение показателей фенетического и генетического разнообразия могут происходить асинхронно.

4. Популяции, в которых отмечен высокий уровень темпоральной неоднородности, и подвергающиеся при этом воздействию промысла и искусственного воспроизводства, должны находиться под постоянным наблюдением. Промысел и сбор половых продуктов для рыбоводных целей следует осуществлять равномерно в течение всего периода нерестового хода.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Г.А., Велижанин Е.С., Пустовойт С.П. Внутрипопуляционная изменчивость и межпопуляционная дифференциация североохотоморских популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Экология. 2002. №4. С. 278-285.

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

Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 245 с.

Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. №10. С. 1333-1357

Бачевская Л.Т. Генетические различия локальных стад кеты некоторых рек охотоморского побережья // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всес. симпозиума. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 143.

Бачевская Л.Т. Межпопуляционные различия и внутрипопуляционная дифференциация кеты севера Охотского моря // Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 18 с.

Бачевская Л.Т. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. С. 42-52.

Бачевская Л.Т. Генетическое разнообразие кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек североохотоморского побережья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 500-506.

Бачевская Л.Т., Велижанин Е.С. Динамика популяционно-генетической структуры кеты реки Тауй (северное побережье Охотского моря) // Вопросы рыболовства. 2003. Т. 4. №3(15). С. 504-514.

Бачевская Л.Т., Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и его изменение в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. №5. С. 600-606.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биология моря. 1986. №2. С. 51-60.

Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопросы ихтиологии. 2005. Т. 45. №4. С. 489-501.

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

Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. М.: УМК «Психология», 1999. 291 с.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т. Генетические и фенетические особенности кеты разного времени нерестового хода // Биология моря. 1992. № 3-4. С. 62-68.

Макоедов А.Н., Ермоленко Л.Н., Бачевская Л.Т., Овчинников К.А. Генетическая изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), размножающейся в реках Охотоморского побережья Камчатки // Генетика. 1995. Т. 31. №11. С. 1552-1556.

Макоедов А.Н., Овчинников К.А. Внутрипопуляционная дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Хайрюзова (охотоморское побережье Камчатка) // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. С. 53-71.

Межжжерин С.В. Воздействие селективного рыбоводного процесса на адаптивную генетическую структуру популяций тихоокеанского лосося горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 18 с.

Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Афанасьев К.И. Генетическая структура кеты Приморья // Генетика. 1992. Т. 28. №5. С. 102-113.

Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающейся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журнал общей биологии. 1986. Т. 47. №4. С. 529-549.

Beacham T.D., Withler R.E. Developmental stability and heterozygosity in chum (*Oncorhynchus keta*) and pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) salmon // Can. J. Zool. 1987. V. 65. Pp. 1823-1826.

Manchenko G.P. Detection of enzymes on electrophoretic gels: A handbook // CRC Press. Inc., Boca Raton, FL. 1994. 440 p.

Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Transactions of the American Fisheries Society. 1990. V. 119. №1. Pp. 2-15.

Waples R.S. Estimation of allele frequencies at isoloci // Genetics, 1992. V. 118. Pp. 371-384.

**GENETIC AND PHENETIC VARIABILITY OF CHUM SALMON  
*ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) FROM THE YANA RIVER  
(CONTINENTAL COAST OF THE OKHOTSK SEA)**

© 2007 y. L.T. Bachevskaya, G.A. Agapova, N.N. Ustalkova

*Institute of Biological Problems of the North Far East Division*

*Russian Academy of Science, Magadan*

The genetic and phenetic variability of chum salmon from the Yana river were studied. The interpopulation heterogeneity between the samplings of the different migration periods was found. The found differences both genetic and phenetic had no marked connection to the spawning time. The heterogeneity was expressed by different sets of genetic and phenetic markers and different years. The study revealed that the synchronous decline or increase in genetic and phenetic variability did not occur in all cases. Simultaneously two methods revealed that the chum salmon from the Yana river possesses a complex intrapopulation structure, which fact should be beared in mind when traders and fish-breeding are planned.