

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) РЕК СЕВЕРООХОТОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

Л.Т. Бачевская

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18,
г. Магадан, 685000, Россия. E-mail: ltb@bpn.kolyma.ru*

С использованием опубликованных данных проанализирована генетическая структура нерестовых популяций кеты рек Анадырь, Пенжина, Гарманда, Яма, Ола, Армань, Яна, Тауй. Представлены данные о динамике генетических показателей, характеризующих популяцию кеты р. Тауй в период с 1991 по 2000 г. Отмечен высокий уровень неоднородности кеты разных сроков нерестовой миграции. Обнаружен стабильный рост гетерозиготности по ряду локусов. Обсуждаются возможные причины динамики генетических показателей.

GENETIC VARIATION OF CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) RIVERS OF THE NORTHERN COAST OF THE SEA OF OKHOTSK

L.T. Bachevskaya

*Institute of Biological Problems of the North, Russian Academy of Sciences, str. Portovaya, 18,
Magadan, 685000, Russia. E-mail: ltb@bpn.kolyma.ru*

Based on published data, the structure of the genetic diversity of spawning populations of chum salmon from the rivers Anadyr', Pengina, Garmanda, Yama, Ola, Tauy, Arman', Yana. Data on the dynamics of the genetic indicators are presented. These data characterize the population of chum salmon *Oncorhynchus Keta* (Walbaum) of the river Tauy within the period since 1991 till 2000. A high level of heterogeneity of on chum salmon different spawning migration terms is noted. For some loci a stable heterozygosity growth has been found. Possible reasons for the dynamics of genetic indicators are discussed.

Генетическая природа внутривидовой дифференциации, обнаруженной у тихоокеанских лососей, оставалась долгое время не ясной. До начала 60-х годов прошлого столетия не существовало экспериментальных подходов к изучению популяционной структуры тихоокеанских лососей с помощью генетического метода. В основе суждений о внутривидовой дифференциации тихоокеанских лососей лежали представления об изменении значений тех или иных биологических признаков (размер, вес, плодовитость, возраст и др.) и особенностях их экологии (сроки нерестового хода, нереста, места нереста, время ската молоди и прочие). Возможность анализа генотипов рыб из природных популяций возникла после того, как был внедрен метод электрофоретического разделения белка по величине заряда, молекулярной массе в крахмальном и полиакриламидном гелях. Этот метод позволяет с высокой точностью одновременно исследовать достаточно большое количество образцов по различным ферментным системам, в нашем случае по лактатдегидрогеназе – LDHA-1*, малатдегидрогеназе – MDH*, малик-энзиму – m-MEP-2*, 6 – фосфоглюконатдегидрогеназе- PGDH*, эстеразе-Д – ESTD*, аспаратаминотрансферазе – s-AAT-1,2*. Первые популяционно-генетические исследования кеты на Северо-Востоке России проводились на популяциях, которые воспроизводились исключительно

естественным путем. На данный момент этот факт имеет важнейшее значение, так как известна точка отсчета, от которой можно проследить динамику генетической характеристики кеты указанного региона.

Прежде чем перейти к обсуждению полученных данных по биохимической генетике, необходимо отметить, что уже на первых этапах исследований удалось установить, что многие популяции имеют специфические в виде характерных частот аллелей тех или иных локусов, высокий уровень гетерозиготности и гетерогенности (Бачевская, 1983, 1990, 1992; Викторковский и др., 1986, Салменкова и др., 1986). На основании показателей генетического сходства, рассчитанных для некоторых популяций кеты рек севера Охотского моря и Чукотки, было показано, что североохотоморская кета представляет компактную группу (Рудминайтис и др., 1984). Производители кеты рек Яма и Тауй заняли место в одном кластере дендрограммы сходства. Наибольшая генетическая близость с первыми двумя популяциями проявлялась у кеты рек Охота и Ола. Несмотря на некоторые генетические различия, кета р. Гарманда вошла со всеми перечисленными выше популяциями в единую группу. Наибольшее генетическое отличие от всех исследованных популяций наблюдалось у анадырской и пенжинской кеты (Викторковский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1990, 1992). В дальнейшем были исследованы популяции кеты рек Яна и Армань. Они показали незначительное различие между собой и генетическое сходство с популяциями кеты рек Яма и Тауй (Bachevskaya et al., 2000).

В процессе дальнейшего исследования было обнаружено изменение показателя аллельного разнообразия у кеты р. Ола, находящейся под мощным воздействием рыбоводных процессов (Бачевская, Пустовойт, 1996). Изменение генетических параметров было зарегистрировано и в популяции кеты р. Тауй, которая, как и ольская кета, находится под влиянием рыбоводных процессов. Кроме того, необходимо отметить, что в этот период наблюдалось изменение численности кеты севера Охотского моря (Волобуев, Голованов, 2001; Черешнев и др., 2002).

Цель настоящей работы – оценка современного состояния популяционно-генетической структуры кеты Североохотоморского

Таблица 1

Суммарное распределение частот генов в популяциях кеты Североохотоморского побережья

Локальность	LDHA-1*			m-MEP-2*			PGDH*			ESTD*			s-AAT-1,2*		
	*100	*110	S p	*100	*110	S p	*100	*90	S p	*100	*90	S p	*100	*90	S p
Охота	0.969	0.031	0.0066	0.929	0.071	0.0044	0.960	0.040	0.0048	0.915	0.085	0.0061	0.910	0.090	0.0064
Тауй	0.920	0.080	0.0037	0.887	0.113	0.0043	0.939	0.061	0.0090	0.877	0.123	0.0240	0.898	0.102	0.0140
Яна	0.868	0.132	0.0098	0.894	0.106	0.0089	0.928	0.072	0.0075	0.901	0.099	0.0086	0.902	0.098	0.0086
Армань	0.863	0.137	0.0122	0.875	0.125	0.0117	0.944	0.056	0.0081	0.885	0.115	0.0113	0.908	0.092	0.0102
Ола	0.899	0.101	0.0050	0.918	0.082	0.0047	0.930	0.070	0.0034	0.915	0.085	0.0046	0.924	0.076	0.0042
Яма	0.883	0.117	0.0041	0.906	0.094	0.0038	0.966	0.034	0.0023	0.889	0.111	0.0040	0.920	0.080	0.0035
Гарманда	0.901	0.099	0.0150	1.000	0.000	0.0000	0.969	0.031	0.0087	0.938	0.062	0.0121	0.917	0.083	0.0138
Пенжина	0.952	0.048	0.0122	0.835	0.165	0.0214	0.963	0.037	0.0109	0.832	0.168	0.0216	0.933	0.067	0.0144
Анадырь	0.918	0.082	0.0080	0.813	0.187	0.0170	0.965	0.035	0.0060	0.753	0.247	0.0140	0.933	0.067	0.0080

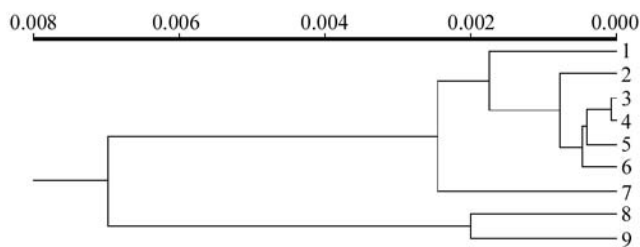


Рис. 1. Дендрограмма генетического сходства популяций кеты. 1 – р. Охота, 2 – Тауй, 3 – Армань, 4 – Яна, 5 – Ола, 6 – Яма, 7 – Гарманда, 8 – Пенжина, 9 – Анадырь

Ола, Яма, Гарманда и Пенжина. С помощью вычисленных значений генных частот и ранее опубликованных (Викторовский и др., 1986), характеризующих кету р. Анадырь, построена дендрограмма генетического сходства (рис. 1). На рисунке видно, что кета данного региона образует два кластера, внутри которых можно выделить группы популяций, имеющих разный уровень сходства. Пенжинская и анадырская кета объединились в отдельный кластер. Они значительно отличаются от всех исследованных североохотоморских популяций. Ранее уже отмечалось, что с помощью различных методов было обнаружено сходство между кетой рек Анадырь и Пенжина (Клоков, 1976; Викторовский и др., 1985; Максимов и др., 1988; Черешнев и др., 1992; Алтухов и др., 1997). В упомянутых работах затрагивается вопрос о родственных связях кеты этих рек. Авторы неоднозначно оценивают причины обнаруженного сходства, пути и сроки генетических связей анадырской и пенжинской кеты. Высказывается и такое предположение, что генетическая близость может либо носить случайный характер, либо отражать сходство адаптаций по исследованным генам (Алтухов и др., 1997). По нашему мнению, нельзя также полностью исключать возможности поиска причин такого сходства в четвертичной палеогеографии и истории развития гидросети и рельефа Северо-Востока Азии.

Рассматривая второй кластер дендрограммы, представленный кетой рек Североохотоморского побережья, было бы уместно вспомнить, что чаще всего генетическое сходство определяется принадлежностью популяций к одному географическому району. Хотя это и не является правилом – бывают и исключения, примерами которого могут служить уже рассмотренные нами популяции кеты (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1900, 1992; Алтухов и др., 1997).

Наибольшее генетическое отличие от других североохотоморских популяций обнаруживают крайние юго-западная и северо-восточная популяции кеты соответственно рек Охота и Гарманда. Наибольшее генетическое сходство проявляется между популяциями кеты рек Армань, Яна, Яма, Ола. На другом уровне сходства с этими популяциями находится тауйская кета. Генетическая близость между ольской и ямской кетой отмечалась неоднократно как до, так и после воздействия рыболовных мероприятий на эти популяции (Рудминайтис и др., 1984; Макоедов и др., 1995; Алтухов и др., 1997). Ямская популяция, исследованная в 1980-1990-е годы, по генетическим параметрам была наиболее близка с тауйской кетой (Бачевская, 1900, 1992). Но на данном этапе между ними такого сходства не наблюдается.

Возникает вопрос, почему же тауйская кета изменила свое место в дендрограмме сходства по отношению к популяции кеты р. Яма? В бассейне р. Тауй (образованном слиянием двух истоков – р. Кава тундрового типа и р. Челомджа горного типа) существуют две сезонные расы. По данным исследователей (Волобуев, 1983, 1984), ранняя кета нерестится в р. Кава, поздняя – в р. Челомджа. Таким образом, тауйская кета имеет как временную, так и пространственную разобщенность. На примере этой популяции проследим, какие изменения происходили в ее генетической структуре за последнее десятилетие и проанализируем, могли ли они привести к изменению ее местоположения в дендрограмме генетического сходства.

побережья и анализ возможных причин динамики ее генетических параметров.

Для анализа использованы материалы биохимических исследований с 1996 по 2002 г. включительно (табл. 1). В этот период нами были продолжены исследования популяций кеты рек континентального побережья Охотского моря: Охота, Тауй, Армань, Яна,

В процессе биохимических исследований была обнаружена генетическая неоднородность выборок производителей тауйской кеты практически по всем исследованным полиморфным локусам. При этом следует отметить, что в разные годы она наблюдалась по различным локусам и наиболее рельефно проявилась по ESTD* и s-AAT-1, 2 (табл. 2).

Таблица 2

Внутрипопуляционная гетерогенность (по отдельным локусам - тест X^2) кеты р. Тауй

Год	Число выборок	Локус				
		LDHA-1*	m-MEP-2*	PGDH*	ESTD*	s-AAT-1,2*
1991	3	1,819	0,966	0,374	3,041	6,054*
1994	3	0,163	1,969	1,228	6,672*	0,698
1995	3	2,138	1,764	2,062	4,346	8,144*
1996	2	7,854*	1,033	0,410	1,954	0,931
1999	6	5,607	18,072***	11,06	15,71***	24,340***
2000	4	6,814	3,125	5,038	16,9***	5,951

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

Парное сравнение выборок кеты одного года обнаружило различия, проявляющиеся не всегда, но достаточно часто между кетой, принадлежащей к разным сезонным группировкам. Например, по ESTD* различаются выборки производителей тауйской кеты от 8.07.94 и 24.08.94, $X^2 = 6,73^{**}$; 25.07.95 и 24.08.95, $X^2 = 3,996^*$; 16.07.99 и все последующие: 22.07.99, $X^2 = 6,18^*$; 3.08.99, $X^2 = 5,96^*$; 15.08.99, $X^2 = 8,95^{**}$; 25.08.99, $X^2 = 10,06^{**}$; выборка 5.07.00 отличается от 5.08.00, $X^2 = 8,20^{**}$, а также от 10.08.00, $X^2 = 9,97^{**}$; 10.07.00 от 5.08.00, $X^2 = 6,93^{**}$ и от 10.08.00, $X^2 = 8,57^{**}$. По LDH-A1* отмечены различия между производителями кеты, добытыми 10.07.96 и 26.07.96, $X^2 = 7,85^{**}$; 10.07.00 и 10.08.00, $X^2 = 6,29^*$. Генетическая дифференциация выборок одного времени нерестовой миграции требует объяснения.

На основании наблюдений последних лет можно предполагать, что в обоих истоках р. Тауй нерестится как ранняя, так и поздняя кета (рис. 2). При этом в р. Челомджа доминирует осенняя раса, а в р. Кава преобладает летняя кета.

Таким образом, кета одинакового срока нерестовой миграции, размножающаяся в разных, существенно различающихся экологических условиях истоках р. Тауй, может иметь и генетические различия. Причем различие ранней кеты из разных притоков значительно меньше, чем наблюдаемое различие в поздней сезонной группировке.

Изложенное предположение отнюдь не претендует на статус окончательного и требует дополнительного изучения кеты, заходящей на нерест в реки Кава и Челомджа.

Нами рассчитаны средние значения гетерозиготности H по пяти локусам. Наиболее высокий уровень H наблюдается по s-AAT-1,2*, стабильно низкий – по PGDH* (рис. 3). Выборки разных лет отличаются по значениям гетерозиготности различных локусов. Вероятно, для каждого года характерен определенный комплекс экологических признаков, влияющих на отбор тех или иных генотипов. Наиболее значительно различается кета 1991, 1993, 1994 г. Суммарные значения H тауйской кеты по всем исследованным локусам достаточно высоки и варьируют от года к году в пределах 0,1340 при $S=0,009$ до 0,2300 при $S=0,012$. Они указывают на увеличение ее значений от 1991 к 2000 г.

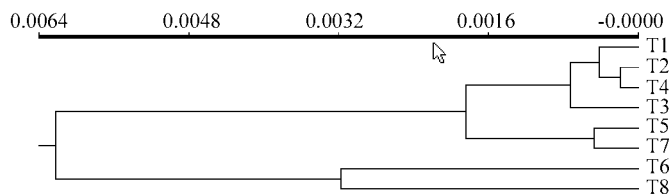


Рис. 2. Дендрограмма генетического сходства выборок тауйской кеты разных сроков нерестовой миграции (T1 – 30.06.02, T2 – 4.07.02, T4 – 19.07.02*, T5 – 23.07.02, T6 – 3.08.02, T7 – 7.08.02, T8 – 12.08.02 (* – производители с нерестилища ранней кеты)

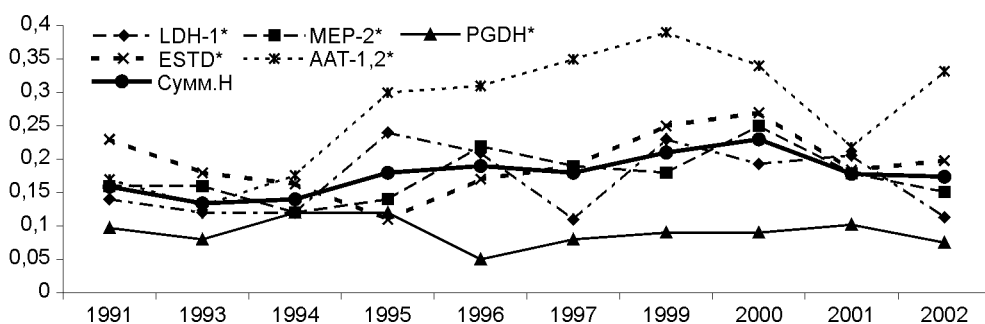


Рис. 3. Показатели средней и суммарной по 5 локусам гетерозиготности кеты р. Таймы

В большинстве случаев повышение гетерозиготности может быть обусловлено отбором против гомозигот, значительной миграцией, высокой численностью и эффектом перекрывающихся поколений (Коновалов, 1980). В 90-е годы произошло увеличение запасов лососей, в том числе и охотоморской кеты, по отношению к уровню 1960-1970 гг. более чем в три раза, что привело к внутри- и межвидовой напряженности пищевых отношений.

Это отразилось на биологической структуре стада и проявилось в виде увеличения среднего возраста созревания, уменьшения средних показателей веса, размеров, плодовитости (Черешнев и др., 2002). Вполне вероятно, что при повышении численности перемешивание и взаимодействие ранее изолированных генофондов могло привести к возрастанию внутривидовой гетерозиготности таймырской кеты.

Увеличение показателя гетерозиготности можно ожидать и в случае повышенной приспособленности их к конкретной среде обитания. Нельзя исключать возможности влияния увеличения доли ранней кеты, имеющей свои характерные генетические особенности, в общей численности таймырской популяции. Несомненно также, что на структуру данной популяции могли оказать существенное воздействие процессы искусственного воспроизводства. На протяжении более полутора десятков лет таймырские производители кеты используются как доноры половых продуктов для инкубации на нескольких заводах области. Для забора икры в течение длительного периода используется одно из самых крупных нерестилищ поздней кеты.

Перечисленные факторы, как каждый в отдельности, так и все вместе, могли оказать влияние на изменение генетической структуры кеты р. Таймы. Несмотря на то что причины повышения уровня гетерозиготности в таймырской популяции не совсем ясны и требуют дополнительных исследований, следует напомнить, что убыль гетерозиготности, как и ее чрезмерное нарастание, неблагоприятны для нормального функционирования популяции (Алтухов и др., 1997).

Заключение

Наши материалы показывают, что кета Североохотоморского побережья представляет, как и прежде, компактную группу популяций, имеющих высокий уровень генетического сходства, за исключением пенжинской кеты, которая обнаруживает генетическую близость с анадырской кетой. Вероятно, это связано с общностью происхождения и историческими процессами расселения вида. Несмотря на некоторые изменения, протекающие в отдельных популяциях, генетическая структура кеты Североохотоморского побережья достаточно стабильна. Для полной уверенности в оценке стабильности состояния популяций требуется генетический мониторинг, опирающийся на полные данные. Для этого необходимо проводить исследования всех ранее изученных популяций. Сбор материала должен осуществляться равномерно от производителей разных сроков нерестовой миграции, что особенно важно для популяций с ярко выраженной темпоральной гетерогенностью.

Литература

- Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 245 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Бачевская Л.Т. Генетические различия локальных стад кеты некоторых рек Охотоморского побережья // Биол. проблемы Севера. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 143–144.
- Бачевская Л.Т. Межпопуляционные различия и внутривидовая дифференциация кеты севера Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВО АН СССР, 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., Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций кеты *Oncorhynchus keta* из рек северного побережья Охотского моря и его изменение в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Вопр. ихтиол. 1996. Т. 36, № 5. С. 660–666.
- Бачевская Л.Т., Велижанин Е.С., Пустовойт С.П., Хованский И.Е. Генетическая изменчивость популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек северного побережья Охотского моря в условиях искусственного воспроизводства // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2, № 5. С. 125–139.
- 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. 51–59.
- Волобуев В.В. О внутривидовой дифференциации кеты реки Тауй (Североохотоморское побережье) // Биол. проблемы Севера. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 155–156.
- Волобуев В.В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экология ее молоди в бассейне реки Тауй (Североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиол. 1984. Т. 24, вып. 6. С. 953–963.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. 1984. Т. 30, вып. 2. С. 221–228.
- Волобуев В.В., Голованов И.С. Запасы тихоокеанских лососей Магаданской области // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2001. Вып. 1. С. 123–133.
- Клоков В.К. Пространственная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на северном побережье Охотского моря // Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1976. С. 44–48.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 236 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., Бачевская Л.Т., Рогатных А.Ю. Искусственное воспроизводство и состояние популяций кеты рек северного побережья Охотского моря // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 3. С. 64–73.
- Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. М.: УМК «Психология», 1999. 290 с.
- Максимов В.А., Медников Б.М., Царев Ю.И., Горшков В.А., Гордон Н.Ю. и др. Молекулярная гибридизация ДНК как один из методов дифференциации промысловых стад тихоокеанских лососей // 111 Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам: Тез. докл. Тольятти, 1988. С. 186–187.
- Рудминайтис Э.А., Бачевская Л.Т., Штундюк Ю.В. Изоферменты эстеразы Д у кеты // Биология моря. 1984. № 6. С. 49–51.
- Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 42, № 4. С. 529–549.
- Черешнев И.А., Штундюк Ю.В., Скопец М.Б. О некоторых особенностях биологии и родственных связях кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) бассейна р. Пенжина // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток, 1992. С. 81–93.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 490.
- Bachevskaya L. T., Velizhanin E.S., Pustovoi S. P., Khovansky I. E. Genetic diversity of populations and the problem of its conservation under artificial reproduction // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk: IC&G, 2000. V. 3, Pt 2. P. 125–127.