

**ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ГЕНЕТИЧЕСКОГО И
ФЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS
KETA* (WALBAUM) СЕВЕРООХОТОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ**

Л.Т. Бачевская, Г.А. Агапова

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, Магадан,
685000, Россия. E-mail: gekki54@mail.ru*

Изучено генетическое и фенетическое разнообразие популяции кеты р. Ола в периоды ее высокой и низкой численности. Не выявлено связи между динамикой указанных параметров и изменением численности данной популяции. Проведенные исследования позволяют предположить, что исторически сформировавшаяся внутривидовая структура исследованной кеты относительно устойчива.

**DYNAMICS OF INDICES OF GENETIC AND PHENETIC
DIVERSITY OF CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA*
(WALBAUM) FROM THE SEACOAST OF THE NORTHERN
PART OF THE SEA OF OKHOTSK**

L.T. Bachevskaya, G.A. Agarova

*Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Portovaya st., 18, Magadan,
685000, Russia. E-mail: gekki54@mail.ru*

Genetic and phenetic diversity of the chum salmon population from the Ola River during periods of its high and low number is studied. Connection between dynamics of the mentioned parameters and change of the given population number was not revealed. The carried out investigation let us suppose that historically formed intrapopulation structure of the studied chum salmon was relatively stable.

Материковое побережье Охотского моря является одним из основных районов воспроизводства тихоокеанских лососей, среди которых важное место занимает ценный промысловый вид – кета. Для этого вида характерна динамика численности. В настоящий момент популяции кеты выходят из депрессивного состояния (Марченко, 2009). Для поддержания и пополнения запасов этого ценного объекта были введены в действие рыболовные заводы. Ежегодное количество выпускаемой в р. Ола молоди кеты искусственного происхождения в несколько раз превышало численность мигрирующих в море «диких» рыб (Рогатных, 2001). В то же время, коэффициент возврата производителей искусственного происхождения оказался ниже, чем для природной популяции (Акиничева, 2001). К настоящему

времени ольская кета представляет собой смешанное стадо, состоящее из особей искусственного и естественного воспроизводства. Кроме того, в р. Ола выпускается молодь от производителей донорской популяции кеты р. Яма (Ямская губа Охотского моря). В последнее время проблема утраты разнообразия в подобных популяциях становится все более актуальной. В связи с этим исследования популяционной структуры ольской кеты не теряют своей значимости и в настоящий момент. Они позволяют оценить разнообразие этой популяции в периоды высокой и низкой численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

Для популяционно-генетических и фенетических исследований кеты р. Ола использованы материалы 2003–2008 гг. Исследовано 10 локусов: *sMDH-B1,2**, *sAAT-1,2**, *PGDH**, *LDH-A1**, *mMEP-2**, *ESTD**, *SOD**, *mIDHP-1**. Расчет внутрипопуляционного аллельного генетического разнообразия проводили с использованием шести полиморфных локусов. Фенетические исследования кеты проводили на основе методики, предложенной А.Н. Макоедовым и К.А. Овчинниковым (1992). На семи участках тела рыбы: предглазничной (ПГ), межглазничной (МГ) и заглазничной (ЗГ) зонах головы, спинном (СП) и жировом (ЖП) плавниках, верхней (ВЛ) и нижней (НЛ) лопастях хвостового плавника определяли наличие (фен «пятна есть») или отсутствие (фен «пятен нет»). Основным считали фен «пятна есть». Внутрипопуляционное генетическое и фенетическое разнообразие оценивалось с применением μ -критерия Л.А. Животовского. Достоверность различий показателей разнообразия определяли с помощью *t*-критерия Стьюдента (Животовский, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическое разнообразие. Показатели генетического разнообразия рассчитаны для шести полиморфных локусов (табл. 1). Практически по всем исследованным маркерам наблюдалась внутригодовая динамика этого показателя. В 2003 и 2008 гг. производители кеты достоверно отличались по локусу *mIDHP-1**. Различия проявились между выборками от 22.07.03 и 22.08.03 ($t = 2,044$, $p < 0,05$); 22.07.08 и 22.08.08 ($t = 2,24$, $p < 0,05$); 4.07.08 и 22.07.08 ($t = 4,0$, $p < 0,001$); 4.07.08 и 7.08.08 ($t = 2,85$, $p < 0,05$). Кроме того, в 2008 г. выборки от 22.07.08 и 22.08.08 отличались по *ESTD** ($t = 2,15$, $p < 0,05$).

У кеты р. Ола в нескольких случаях наблюдались межгодовые отличия значений μ -критерия по локусу *LDH-A1**. Они выявлены между выборками 28.08.03–18.07.06 ($t = 2,49$, $p < 0,05$) и 18.07.06–22.08.08 ($t = 2,63$, $p < 0,05$). Кета, выловленная 4.07.08, отличалась от целого ряда выборок по локусу *mIDHP-1**. Например, различия отмечены между следующими парами: 4.07.08 и 18.07.06 ($t = 1,91$, $p < 0,05$); 4.07.08 и 19.07.04 ($t = 2,715$, $p < 0,05$), 4.07.08 и 28.08.03 ($t = 4,14$, $p < 0,001$). Анализ средних значений генетического разнообразия ольской кеты разных лет позволил отметить, что у производителей ранних сроков нерестового хода (4.07.08) был самый низкий уровень этого показателя. Выборка от 28.08.03, относящаяся к концу нерестовой миграции, характеризовалась максимальным (за весь период исследований) значением μ -критерия (см. табл. 1). Такая же особенность обнаружена

Таблица 1
Показатели генетического разнообразия (μ) кеты р. Ола

Дата	LDH-A1*		mMER-2*		PGDH-1*		ESTD*		sAAT-1.2*		mIDGH-1*		Среднее	
	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ
22.07.03	1,725	0,077	1,725	0,077	1,377	0,104	1,661	0,084	1,655	0,085	1,460	0,099	1,601	0,036
22.08.03	1,607	0,104	1,653	0,099	1,362	0,122	1,587	0,106	1,621	0,103	1,670	0,097	1,583	0,043
28.08.03	1,738	0,094	1,722	0,096	1,500	0,120	1,616	0,109	1,712	0,097	1,738	0,094	1,671	0,042
19.07.04	1,626	0,110	1,650	0,107	1,392	0,130	1,543	0,119	1,475	0,124	1,543	0,119	1,538	0,048
18.07.06	1,406	0,094	1,523	0,088	1,251	0,100	1,669	0,077	1,654	0,078	1,325	0,098	1,471	0,037
04.07.08	1,640	0,117	1,545	0,128	1,300	0,145	1,545	0,128	1,444	0,137	1,000	0,152	1,412	0,055
16.07.08	1,630	0,111	1,513	0,123	1,578	0,117	1,605	0,114	1,618	0,112	1,478	0,125	1,571	0,048
22.07.08	1,673	0,074	1,493	0,087	1,475	0,088	1,543	0,084	1,577	0,082	1,673	0,074	1,572	0,033
02.08.08	1,694	0,102	1,572	0,116	1,436	0,127	1,785	0,088	1,661	0,106	1,436	0,127	1,597	0,046
07.08.08	1,611	0,079	1,597	0,080	1,436	0,090	1,623	0,078	1,611	0,079	1,569	0,082	1,575	0,033
12.08.08	1,549	0,113	1,521	0,115	1,414	0,123	1,704	0,096	1,636	0,104	1,372	0,125	1,533	0,046
22.08.08	1,783	0,085	1,383	0,127	1,383	0,127	1,797	0,083	1,699	0,098	1,341	0,129	1,564	0,045

при сравнении показателей μ , рассчитанных для выборок, собранных в рамках одного года. Обнаружены отличия по средним значениям генетического разнообразия кеты разных лет. Производители, выловленные 4.07.08, отличались от всех остальных, за исключением выборок от 19.07.04 и 18.07.06. Во всех случаях значения t-критерия варьировали в пределах от 2,17 до 2,6 ($p < 0,05$).

Фенетическое разнообразие. У кеты р. Ола в 2003–2008 гг. наиболее высокие значения μ -критерия были по фенам пятнистости, локализованным на ЗГ и ЖП, а самые низкие – на ПГ и НЛ (табл. 2). В 2008 г. выборки разного срока анадромной миграции различались значениями показателя разнообразия, рассчитанными для фена «пятна есть» на СП и ВЛ ($0,05 > p > 0,01$). Одна пара выборок (22.07.08–2.08.08) достоверно отличалась по фену, локализованному на НЛ ($t = 2, p < 0,05$). Различия также проявились по средним (для всех зон) значениям μ . Например, производители из выборки от 7.08.08 отличались от кеты, выловленной 4.07.08 ($t = 2,179, p < 0,05$).

Кета р. Ола разных лет отличалась значениями показателя разнообразия, рассчитанного для фена «пятна есть» на всех зонах,

Таблица 2

Показатели фенетического разнообразия (μ) кеты р. Ола

Дата	IIIГ		MG		ЗГ		СП		ЖП		ВЛ		НЛ		Среднее	
	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ	μ	S μ
24.07.03	1,572	0,093	1,572	0,093	1,788	0,070	1,992	0,014	1,997	0,009	1,616	0,089	1,440	0,102	1,711	0,029
19.07.04	1,543	0,119	1,768	0,091	1,650	0,107	1,999	0,006	1,987	0,023	1,650	0,107	1,543	0,119	1,734	0,035
18.07.06	1,839	0,057	1,839	0,057	1,937	0,036	1,673	0,077	1,994	0,011	1,853	0,054	1,696	0,075	1,833	0,021
04.07.08	1,655	0,118	1,655	0,118	1,931	0,057	1,520	0,133	1,985	0,027	1,963	0,042	1,859	0,080	1,795	0,034
16.07.08	1,806	0,085	1,806	0,085	1,904	0,061	1,479	0,125	1,999	0,006	1,990	0,020	1,952	0,044	1,848	0,027
22.07.08	1,733	0,068	1,714	0,070	1,933	0,036	1,650	0,076	1,960	0,028	1,768	0,064	1,866	0,050	1,803	0,022
02.08.08	1,800	0,085	1,800	0,085	1,947	0,045	1,650	0,107	1,999	0,006	1,980	0,028	1,980	0,028	1,879	0,025
07.08.08	1,800	0,085	1,800	0,085	1,917	0,056	1,877	0,068	1,993	0,017	1,947	0,045	1,828	0,079	1,880	0,018

кроме ЖП. Самая низкая средняя величина этого параметра была отмечена у кеты в 2003 г., а максимальная – в 2008 г. (см. табл. 2). Не выявлено различий между генерациями 2000–2003, 2000–2004 и 2003–2004 гг., остальные – достоверно отличались друг от друга ($0,05 > p > 0,01$). Обнаружены различия между выборками кеты разных лет, относящихся к одному периоду нерестового хода. Например, выборки от 19.07.04 и 18.07.06 отличались по фену пятнистости, локализованному на ПГ ($t = 2,242, p < 0,05$), ЗГ ($t = 2,54, p < 0,05$) и СП ($t = 4,234, p < 0,001$).

Межгоддовая динамика генетического и фенетического разнообразия. Проведен анализ динамики показателей генетического и фенетического разнообразия кеты р. Ола за период с 1983 по 2008 гг. С этой целью были использованы ранее опубликованные данные (Бачевская, 1992; Бачевская, Пустовойт, 1996; Велижанин, Пустовойт, 2002; Бачевская, 2003). Поскольку при изучении кеты применяли не всегда одинаковый набор генетических маркеров, то нами были вычислены средние значения μ -критерия для пяти общих полиморфных локусов (рис. 1). Кроме того, по литературным данным проведен анализ динамики численности подходов кеты в реки Тауйской губы (в том числе в р. Ола) в период проводимых исследований. Заметный подъем численности североохотоморской кеты начался с 80-х годов прошлого века. После урожайного 1995 г. прогнозировалось увеличение ее подходов в северо-восточной части побережья Охотского моря к 2000 г. (Волобуев, Тюрнин, 1995). Однако, наметившаяся тенденция к росту ее запасов в период 1996–2000 гг. была сведена до минимума и, лишь, в 2001 г. наблюдался «всплеск» численности (Волобуев, Голованов, 2001). В дальнейшем запасы кеты севе-

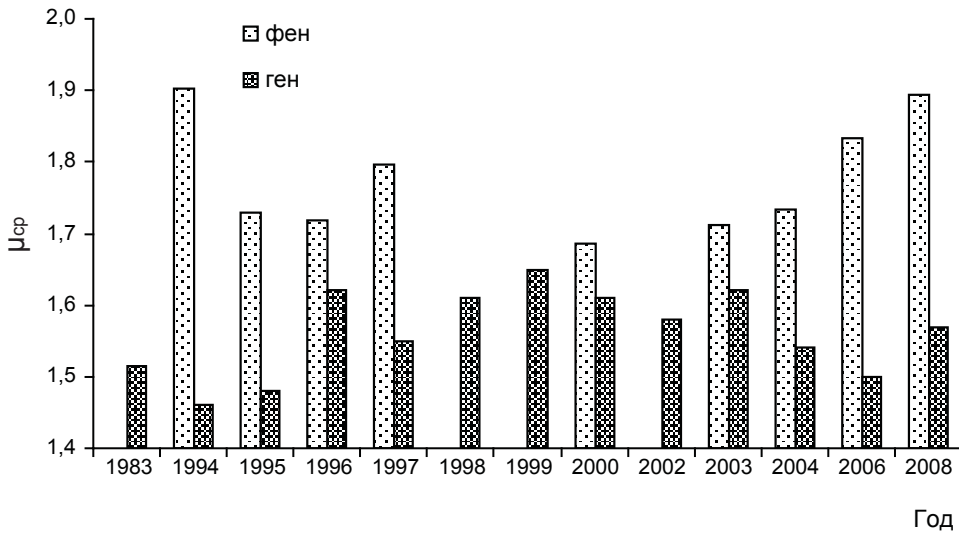


Рис. 1. Межгодовая динамика средних значений показателей генетического и фенетического разнообразия кеты р. Ола.

роохотоморского побережья находились в напряженном состоянии. В настоящий момент наблюдается рост ее численности. Обсуждаемый в публикации период, следует рассматривать как динамичный: 2000–2003 гг. можно отнести к периоду малой численности ольской популяции, а 1995–1996 гг. и 2004–2008 гг. – к периоду ее выхода на среднесреднегодичный уровень (Марченко, 2009).

В 1996, 1998–2000, 2003 гг. у ольской кеты был отмечен относительно высокий уровень генетического разнообразия, а в 1994–1995 гг. – наиболее низкий (см. рис. 1). В эти периоды значения μ -критерия достоверно отличались от среднесреднегодичного показателя ($t = 2,0-2,73$, $p < 0,05$). Во все остальные годы разнообразие производителей находилось в его пределах. В нативной популяции ольской кеты (1983 г.) значение показателя μ было не самым высоким, по сравнению с более поздними годами, когда ее уже можно было считать смешанной популяцией и было сопоставимо со среднесреднегодичным. Пройдя в 1999 г. через максимум значений, в 2006 г. кета р. Ола характеризовалась самым низким уровнем генетического разнообразия за последние десять лет, а к 2008 г. его значения вновь достигли среднесреднегодичного уровня.

За период исследований ольской кеты наибольшие значения фенетического разнообразия зафиксированы в 1994 и 2008 гг., а самое низкое – в 2000 г. Отметим, что в 1997 и 2004 гг. средние значения μ -критерия были на уровне среднесреднегодичного показателя (см. рис. 1), в 1994 ($t = 8,615$, $p < 0,001$), 2006 ($t = 2,619$, $p < 0,05$) и 2008 ($t = 7,923$, $p < 0,001$) гг. – выше, а в 1995 ($t = 4$, $p < 0,001$), 1996 ($t = 3,789$, $p < 0,01$), 2000 ($t = 3,444$, $p < 0,01$) и 2003 ($t = 2,607$, $p < 0,05$) гг. – ниже этого параметра.

Таким образом, проведенный анализ многолетних данных (1983–2008 гг.) показал, что амплитуды колебаний средних значений фенетического и генетического разнообразия ольской кеты достаточно велики. При этом только в единичных случаях обнаруживается синхронное снижение или увеличение показателей фенетического и генетического разнообразия. Не выявлено также связи между динамикой указанных параметров и изменением численности ольской популяции.

Несмотря на динамику численности, а также длительный период воздействия искусственного воспроизводства на популяцию кеты р. Ола, уровень ее генетического разнообразия на данном этапе находится в пределах среднемноголетних значений. Это позволяет предположить, что исторически сформировавшаяся внутривидовая генетическая структура исследованной кеты относительно устойчива, чему, возможно, способствует невысокая эффективность рыболовной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Акиничева Е.Г. 2001.** Использование маркирования отолитов лососевых рыб для определения эффективности рыболовных заводов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. Магаданск. отд. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан: МагаданНИРО. Вып. 1. С. 288–296.
- Бачевская Л.Т. 1992.** Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 42–52.
- Бачевская Л.Т. 2003.** Генетическое разнообразие кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек североохотоморского побережья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 2. С. 500–506.
- Бачевская Л.Т., Пустовойт С.П. 1996.** Генетическое разнообразие популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и его изменение в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Вопр. ихтиологии. Т. 36, № 5. С. 600–606.
- Велижанин Е.С., Пустовойт С.П. 2002. Фенофондологическое исследование популяции кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 829–837.
- Волобуев В.В., Голованов И.С. 2001.** Запасы тихоокеанских лососей Магаданской области // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. Магаданск. отд. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан: МагаданНИРО. Вып.1. С. 123–133.
- Волобуев В.В., Тюрнин В.Б. 1995.** Современное состояние запасов кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 35, № 5. С. 608–612.
- Животовский Л.А. 1991.** Популяционная биометрия. М.: Наука, 269 с.
- Макоедов А.Н., Овчинников К.А. 1992.** Внутривидовая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р.Хайрюзова (охотоморское побережье Камчатка) // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 53–71.
- Марченко С.Л. 2009.** Материковое побережье Охотского моря // Лососи-2009 (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 67–71.
- Рогатных А.Ю. 2001.** Состояние, проблемы и перспективы разведения тихоокеанских лососей в Магаданской области (по результатам исследований лаборатории искусственного воспроизводства лососей МоТИНРО) // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. Магаданск. отд. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан: МагаданНИРО. Вып.1. С. 282–288.