

**Г.А.Агапова, Е.С.Велижанин, С.П.Пустовойт
(ИБПС ДВО РАН, г. Магадан)**

**ПОПУЛЯЦИОННО-ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КЕТЫ
ONCORHYNCHUS KETA (WALBAUM),
РАЗМНОЖАЮЩЕЙСЯ В РЕКАХ
СЕВЕРООХОТОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ**

Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) – важнейший промысловый вид рода тихоокеанских лососей. Её запасы (наряду с горбушей) составляют основу лососевого промысла на материковом побережье Охотского моря (Волобуев и др., 1990; Волобуев, Тюрнин, 1995; Волобуев, Волобуев, 2000). В настоящее время запасы кеты постепенно увеличиваются после депрессивного периода конца 60-х – начала 70-х гг. 20-го века. Определенный вклад в рост численности кеты вносит интенсивно развивающееся искусственное воспроизводство (Рогатных и др., 1994). На северном побережье Охотского моря ихтиологами выделено два района воспроизводства и промысла кеты: юго-западный (охотский) и северо-восточный, границей между ними служит п-ов Лисянского (Волобуев, Тюрнин, 1995). В юго-западном районе более мелких подрайонов не выделено, тогда как в северо-восточном их три. Они приурочены к рекам, впадающим в Тауйскую, Ямскую и Гижигинскую губы. Указанные подрайоны различаются разной численностью кеты, нерестующей в их пределах, а также некоторыми морфо-биологическими особенностями (Клоков, 1975).

Популяционно-генетические исследования кеты данного региона сосредоточены в основном на реках, впадающих в Тауйскую и Ямскую губы, выборки из других районов единичны (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1992). Многолетними исследованиями выявлены частоты генов и значения средней гетерозиготности, определены межпопуляционные генетические связи. Однако в связи с недостаточным количеством данных из некоторых популяций генетическая структура вида исследована неполно. В 90-е гг. были исследованы популяции кеты рек Тауйской губы. Особый интерес к ним обусловлен необходимостью оценки влияния на генетическую структуру этого вида интенсивного искусственного воспроизводства, осуществляемого на всех реках данного участка побережья (Бачевская, Пустовойт, 1996; Бачевская и др., 2001).

Фенетические исследования кеты были начаты в конце 80-х гг. в связи с разработкой новых методов популяционных исследований некоторых видов тихоокеанских лососей (Макоедов, Агапова, 1991). Первое фенетическое исследование кеты проведено на примере популяции р.Яма (Макоедов, Бачевская, 1992). Были показаны особенности гене-

тической и фенетической дифференциации кеты р.Яма разных периодов нерестового хода. Кроме того, популяционно-фенетический подход применялся при исследовании кеты некоторых рек охотоморского побережья Камчатки (Макоедов, Овчинников, 1992), материкового побережья Охотского моря, Анадырского лимана. Результаты этих исследований были недавно обобщены А.Н.Макоедовым (1999). С 1994 г. фенетические исследования проводятся параллельно с генетическими с целью оценки популяционного разнообразия кеты, нерестящейся в тех реках Тауйской губы, где искусственное воспроизводство осуществляется наиболее интенсивно. Лососевые рыболовные заводы расположены на всех реках Тауйской губы (Тауй, Яна, Армань и Ола). Однако период их эксплуатации неодинаков. Наша предыдущая статья (Велижанин, Пустовойт, наст. сб.) посвящена анализу фенетической структуры популяции кеты р.Ола, где наиболее длительное время работает лососевый рыболовный завод. Цель данной работы – рассмотреть фенетическую структуру популяций кеты, размножающейся в реках Тауйской и Ямской губы материкового побережья северной части Охотского моря.

Выборки кеты собраны во время её захода на нерест в реки Тауй, Яна, Армань, Ола и Яма (рис. 1). Для популяции р.Ола частоты фенотипов приведены ранее (Велижанин, Пустовойт, наст. сб.), для других – в табл. 1. Помеченные звездочкой выборки получены с нерестилищ, остальные – в устьевых участках рек. Для фенетического исследования кеты использовали методику, предложенную А.Н.Макоедовым (Макоедов, Овчинников, 1992). Кратко суть её следующая. 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 «пятна нет») четко различимых черных пятен. Основным считали фен «пятна есть» (Макоедов, Овчинников, 1992; Велижанин, Пустовойт, наст. сб.).

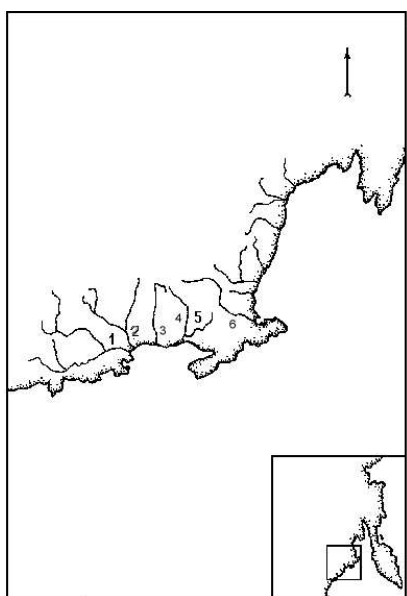


Рис. 1. Места сбора материала на реках: 1 – Тауй, 2 – Яна, 3 – Армань, 4 – Ола, 5 – Ланковой (приток Ола), 6 – Яма

Fig. 1. The point of collection of samples: 1 – Taui, 2 – Yana, 3 – Arman, 4 – Ola, 5 – Lankovaya (tributary of Ola), 6 – Yama

Подробное изложение методов статистической обработки данных приведено ранее (Велижанин, Пустовойт, наст. сб.), здесь укажем только основные подходы. Достоверность различий в частотах фенотипов между

Таблица 1

Частоты фенев (p), статистическая ошибка (s) и объём выборки (n: f – самки, m – самцы, f&m – оба пола вместе) в популяциях кеты рек, впадающих в Тауйскую и Ямскую губы (северная часть Охотского моря)

Table 1

Frequencies of phenes (p), statistical error (s), female (f), male (m) and female&male in samples of chum salmon from rivers of Taui and Yama Lips (north part of Okhotsk Sea)

Река, дата	Пол	ПГ		МГ		ЗГ		СП		ЖП		ВЛ		НЛ					
		п	р	п	р	п	р	п	р	п	р	п	р	п	р				
23.08.94. Тауй,	f	62	0,177	0,049	62	0,194	0,051	62	0,435	0,063	62	0,645	0,061	62	0,581	0,063	62	0,081	0,035
	m	40	0,150	0,057	40	0,130	0,053	40	0,380	0,077	40	0,500	0,080	40	0,550	0,080	40	0,150	0,057
	f&m	102	0,167	0,037	102	0,167	0,037	102	0,412	0,049	102	0,588	0,049	102	0,569	0,049	102	0,108	0,031
25.07.95.	f	60	0,250	0,056	60	0,250	0,057	60	0,500	0,065	60	0,430	0,065	60	0,470	0,065	60	0,120	0,042
	m	40	0,077	0,043	40	0,205	0,066	40	0,359	0,078	40	0,513	0,081	40	0,615	0,079	40	0,205	0,066
	f&m	100	0,180	0,039	100	0,240	0,043	100	0,440	0,050	100	0,460	0,050	100	0,520	0,050	100	0,150	0,036
09.08.95. 840	f	35	0,257	0,075	35	0,257	0,075	35	0,600	0,084	35	0,571	0,085	35	0,743	0,075	35	0,029	0,029
	m	52	0,132	0,047	52	0,245	0,060	52	0,415	0,068	53	0,547	0,069	53	0,811	0,054	53	0,038	0,026
	f&m	87	0,184	0,042	87	0,253	0,047	87	0,494	0,054	88	0,557	0,053	88	0,784	0,044	88	0,034	0,019
24.08.95.	f	56	0,232	0,057	56	0,304	0,062	56	0,500	0,067	56	0,571	0,067	55	0,691	0,63	56	0,036	0,025
	m	44	0,091	0,044	44	0,136	0,052	44	0,295	0,070	44	0,477	0,076	44	0,614	0,074	44	0,023	0,023
	f&m	100	0,170	0,038	100	0,230	0,042	100	0,410	0,049	100	0,530	0,050	99	0,657	0,048	100	0,030	0,017
10.07.96.	f	51	0,294	0,064	51	0,275	0,063	52	0,481	0,070	52	0,577	0,069	52	0,577	0,069	52	0,115	0,044
	m	47	0,149	0,052	47	0,191	0,058	47	0,362	0,071	48	0,563	0,072	47	0,404	0,072	48	0,104	0,044
	f&m	98	0,224	0,042	98	0,235	0,043	99	0,424	0,050	100	0,570	0,050	99	0,495	0,051	100	0,110	0,031
26.07.96.	f	42	0,095	0,046	42	0,119	0,051	42	0,214	0,064	42	0,476	0,078	41	0,683	0,074	42	0,095	0,046
	m	58	0,121	0,043	58	0,155	0,048	58	0,276	0,059	58	0,586	0,065	58	0,724	0,071	58	0,069	0,034
	f&m	100	0,110	0,031	100	0,140	0,035	100	0,250	0,044	100	0,540	0,050	99	0,707	0,051	100	0,080	0,027
25.07.97.	f	64	0,234	0,053	64	0,390	0,061	65	0,625	0,061	65	0,785	0,051	65	0,846	0,045	64	0,422	0,062
	m	31	0,419	0,090	31	0,613	0,089	31	0,710	0,83	31	0,806	0,072	61	0,903	0,613	31	0,613	0,089
	f&m	95	0,292	0,047	95	0,458	0,051	96	0,646	0,049	96	0,792	0,042	96	0,865	0,035	95	0,479	0,051
10.08.94. Яна,	f	25	0,24	0,1	25	0,2	0,1	25	0,36	0,1	25	0,4	0,1	25	0,72	0,1	25	0,08	0,1
	m	40	0,18	0,061	40	0,25	0,069	40	0,3	0,073	40	0,5	0,08	40	0,7	0,073	40	0,15	0,057
	f&m	65	0,2	0,05	65	0,231	0,053	65	0,323	0,058	65	0,462	0,062	65	0,708	0,057	65	0,123	0,041

Окончание табл. 1
Table 1 finished

Река, дата	Пол	ПГ			МГ			ЗГ			СП			ЖП			ВЛ			НЛ		
		n	p	s	n	p	s	n	p	s	n	p	s	n	p	s	n	p	s	n	p	s
10.08.95.	f	56	0,107	0,042	56	0,125	0,045	56	0,321	0,063	0,063	56	0,321	0,063	0,804	0,054	56	0	0	56	0	0
	m	44	0,136	0,052	44	0,182	0,059	44	0,273	0,068	0,076	44	0,273	0,068	0,523	0,076	44	0	0	44	0	0
	f&m	100	0,12	0,033	100	0,15	0,036	100	0,3	0,046	0,047	100	0,3	0,046	0,68	0,047	100	0	0	100	0	0
23.08.95.	f	47	0,17	0,055	47	0,234	0,062	47	0,489	0,074	0,073	47	0,489	0,074	0,723	0,066	47	0,021	0,021	47	0	0
	m	53	0,151	0,049	53	0,17	0,052	53	0,415	0,068	0,068	53	0,415	0,068	0,623	0,067	53	0,019	0,019	53	0	0
	f&m	100	0,16	0,04	100	0,02	0,04	100	0,45	0,05	0,05	100	0,45	0,05	0,67	0,05	100	0,02	0,01	100	0	0
26.08.95*	f	36	0,306	0,078	36	0,306	0,078	36	1	0	0,081	36	1	0	0,972	0,028	36	0,028	0,028	36	0	0
	m	64	0,297	0,058	64	0,344	0,06	64	0,734	0,063	0,063	64	0,734	0,056	0,86	0,044	64	0,047	0,027	64	0,047	0,027
	f&m	100	0,3	0,046	100	0,33	0,047	100	0,83	0,038	0,038	100	0,83	0,038	0,9	0,03	100	0,04	0,02	100	0,03	0,017
26.08.96.	f	41	0,365	0,076	42	0,381	0,076	42	0,878	0,077	0,077	41	0,878	0,052	0,889	0,062	37	0,081	0,045	38	0,105	0,05
	m	15	0,333	0,126	15	0,4	0,131	15	0,8	0,131	0,14	15	0,8	0,107	0,615	0,14	14	0,143	0,097	14	0,071	0,071
	f&m	56	0,357	0,065	57	0,386	0,065	57	0,857	0,067	0,067	56	0,857	0,047	0,8	0,064	51	0,098	0,042	52	0,096	0,041
Арманы, 08.07.96.	f	49	0,143	0,051	49	0,102	0,044	49	0,857	0,066	0,066	49	0,857	0,051	0,490	0,072	49	0,326	0,068	49	0,245	0,062
	m	31	0,16	0,067	31	0,097	0,054	31	0,677	0,083	0,083	31	0,677	0,085	0,548	0,091	31	0,161	0,067	31	0,258	0,080
	f&m	80	0,150	0,040	80	0,100	0,034	80	0,300	0,052	0,052	80	0,300	0,046	0,513	0,056	80	0,263	0,050	80	0,250	0,049
24.07.96.	f	29	0,138	0,065	29	0,138	0,065	29	0,448	0,048	0,048	29	0,448	0,094	0,586	0,093	29	0,207	0,077	29	0	0
	m	22	0,045	0,045	22	0,091	0,063	22	0,318	0,075	0,075	22	0,318	0,101	0,591	0,107	22	0,182	0,084	22	0	0
	f&m	51	0,098	0,042	51	0,118	0,046	51	0,392	0,069	0,069	51	0,392	0,069	0,588	0,070	51	0,196	0,056	51	0	0
Яма, 05.09.95*	f	64	0,203	0,051	64	0,125	0,042	64	0,391	0,053	0,053	64	0,391	0,061	0,688	0,058	64	0	0	64	0	0
	m	36	0,111	0,053	36	0,168	0,063	36	0,139	0,076	0,076	36	0,139	0,058	0,361	0,081	36	0	0	36	0	0
	f&m	100	0,170	0,038	100	0,140	0,035	100	0,300	0,044	0,044	100	0,300	0,046	0,570	0,050	100	0	0	100	0	0

* Выборки получены с нерестилищ.

самками и самцами определяли при помощи одностороннего u -критерия для двух выборок, имеющих биномиальное распределение признака (Гловтов и др., 1982). Для выявления статистически значимой гетерогенности выборок использовали χ^2 -тест на гомогенность частот одного фена (Животовский, 1991). Уровни значимости отрицания нулевой гипотезы обозначены: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$. Дендрограмму фенетических различий выборок кеты строили по методу кластеризации UPGMA с использованием расстояний Эвклида. Факторный анализ коррелятивной зависимости распределения частот фенов в исследованных популяциях проведен методом главных компонент, вращение осей координат факторного пространства – способом «нормализованный варимакс». Две последние статистические процедуры вычисляли с использованием статистической программы «Statistica» (Компьютерная биометрика, 1990; Боровиков, Боровиков, 1997).

Межполовые различия по частотам фенов. Во всех популяциях отмечены фены, по частотам которых статистически достоверно различаются самки и самцы (табл. 2). Исключением являются выборки тауйской (1994 г.) и ольской (1997 г.) кеты. Анализ статистически значимых фенетических различий между самками и самцами позволяет отметить следующее. Наиболее часто достоверные межполовые различия выявляются по частотам фенов ПГ, СП и ЖП. Частоты фенов ПГ, МГ, ЗГ, СП и ЖП выше у самок (исключение – популяция р.Яна, 1994 г.), а частоты фенов ВЛ и НЛ выше у самцов. В тех случаях, когда межполовые различия не достигают достоверного уровня, для самок также характерно наличие пятен на голове, спинном и жировом плавниках, а для самцов – на хвостовом плавнике. Несмотря на отмеченную любопытную закономерность, следует подчеркнуть, что в отдельные годы самки и самцы статистически достоверно различаются по разным фенам, и нельзя однозначно указать на фен, по частоте которого всегда проявляются различия между полами. Гетерогенность, обнаруженная по частотам какого-либо фена у самок, не всегда проявляется по частотам этого же фена у самцов (табл. 3). Таким образом, использованным нами фенам не свойствен половой диморфизм. Следовательно, в дальнейшем можно проводить сопоставление выборок без учета пола производителей.

Таблица 2

Статистически достоверные межполовые различия в частотах фенов
в популяциях кеты

Table 2

Reliability of intersex differences of frequencies of phenes
in chum salmon populations

Год	Популяция	ПГ	МГ	ЗГ	СП	ЖП	ВЛ	НЛ
1994	Яна				5,733***			
	Ола	2,729**	2,292**		3,360**		3,135**	2,167*
1995	Тауй	3,118***		2,752**				3,673***
	Яна					2,561***		
	Ола	2,088*						
	Яма				2,587**	3,123***		
1996	Тауй	1,866*						
	Яна					1,937*		
	Армань				2,019*			
	Ола				2,054*	1,981*		
1997	Тауй	1,912*	1,997*				1,696*	1,847*

Таблица 3

χ^2 -тест на внутривидовую гомогенность выборок кеты
североохотоморских популяций

Table 3

χ^2 -test on intrapopulation homogeneity of samples of chum salmon

Река	Год	Пол	ПГ	МГ	ЗГ	СП	ЖП	ВЛ	НЛ	
Тауй	1995	f					12,380**			
		m						9,771**	27,751***	
		f&m						17,964***	13,403**	22,078***
	1996	f	5,647*			7,083**				
		m						10,780**		
		f&m	4,349*			6,481*		9,279**		4,08*
1994–1997	f	7,196	12,195	20,714**	19,909**	23,963***	53,341***	89,223***		
	m	21,172**	33,812***	18,718**		30,715***	69,885***	112,562***		
	f&m		33,415***	33,557***	24,925***	45,639**	110,526***	173,563**		
Яна	1995	f			8,951*	41,877***	8,912*			
		m		6,184*	7,834*	24,614***	15,376***			
		f&m	11,720**	9,582**	16,355***	59,448***	18,026***			
	1994–1996	f	11,431*		13,005**	61,734***	10,625*		419,218***	
		m			11,289*	30,059***	16,069**	12,726*		
		f&m	18,275**	15,704**	22,751***	85,694***	19,697***	19,327***	36,424***	
Ар-мань	1996	f			27,723***	14,617***			8,376**	
		m				4,395*			6,673**	
		f&m			7,498**	20,924***			14,915*	

Внутривидовая гетерогенность. Статистически значимая неоднородность частот фенотипов выявлена во всех популяциях кеты по данным как за отдельные годы, так и за весь период исследований (табл. 3). Так, для популяции кеты р.Тауй в 1995 г. она проявилась по частотам фенотипов ЖП, ВЛ и НЛ, в 1996 – на голове (ПГ и ЗГ), ЖП и НЛ. В целом за весь период исследований все тауйские выборки были статистически значимо неоднородны по частотам 7 фенотипов. Для популяций кеты других рек картина была несколько иной (табл. 3). Чаще всего выборки были гетерогенны по частотам фенотипов СП, ЖП и ЗГ.

Представляет интерес сравнение выборок кеты с нерестилища и приустьевых участка р.Яна, принадлежащих к одному периоду нерестового хода в 1995 г. В выборке с нерестилища были существенно выше частоты всех фенотипов. Так, частота фенотипа ЖП достигала 0,9, тогда как в выборках из приустьевых участка не превышала 0,68. В последних практически отсутствовали особи с пятнами на хвосте, а частота фенотипа СП составляла 0,3 (10.08.95) и 0,45 (23.08.95) против 0,83 в выборке с нерестилища. Следует отметить, что частоты фенотипов в устьевой выборке янской кеты были сходны с таковыми у производителей с нерестилища р.Яма (см. табл. 1). Ввиду недостаточного количества материала пока не представляется возможным дать объяснение данному факту.

Межпопуляционная гетерогенность. В 1994 и 1995 гг. гетерогенность выборок из всех популяций выявлена по частотам пяти фенотипов, а в 1996 г. – по всем семи фенотипам (табл. 4). При этом в 1994 г. межпопуляционная гетерогенность определялась частотами всех фенотипов, расположенных на голове (ПГ, МГ, ЗГ), тогда как в 1995 г. – только ЗГ. Высокая межпопуляционная гетерогенность, очевидно, связана с фенетическими особенностями каждой популяции, хотя в отдельные годы она проявляется по частотам разных фенотипов.

Наглядное представление о фенетических связях между выборками кеты дает дендрограмма (рис. 2), на которой видно, что выборка ямс-

кой кеты наиболее сходна со второй выборкой из р.Ланковой за 1995 г. и первой из р.Яна за этот же год. В один кластер с ними объединяются третья выборка из р.Ланковой за 1995 г. и первая выборка из р.Армань за 1996 г. 14 выборок разных лет из рек Тауй, Яна и Ола составляют самый большой второй кластер. Третий кластер состоит из двух выборок из р.Ланковой за 1994 г., двух выборок из р.Яна за 1995 и 1996 гг. и выборки из р.Тауй за 1997 г.

Таблица 4

χ^2 -тест на межпопуляционную гомогенность выборок кеты североохотоморских популяций

Table 4

χ^2 -test on interpopulation homogeneity of samples of chum salmon

Река	Год	Пол	ПГ	МГ	ЗГ	СП	ЖП	ВЛ	НЛ
Тауй,	1994	f	14,054***	32,830***	9,558**	25,820***			6,522*
Яна,		m		10,641**					14,548***
Ола		f&m	16,301***	41,786***	15,480***	28,818***			17,234***
Тауй,	1995	f			21,885***	13,537***	15,870**	15,677**	
Яна,		m			11,845**	24,398***	17,676***	8,530*	19,570***
Ола,		f&m			29,355***	32,044***	17,169***	25,360***	19,916***
Яма									
Тауй,	1996	f	8,027*	13,283**	16,956***	17,053***	42,364***	27,673***	14,391**
Яна,		m		7,832*					23,210***
Ар- мань, Ола		f&m	13,743**	21,117***	18,945***	14,885**	37,278***	30,808***	35,182***

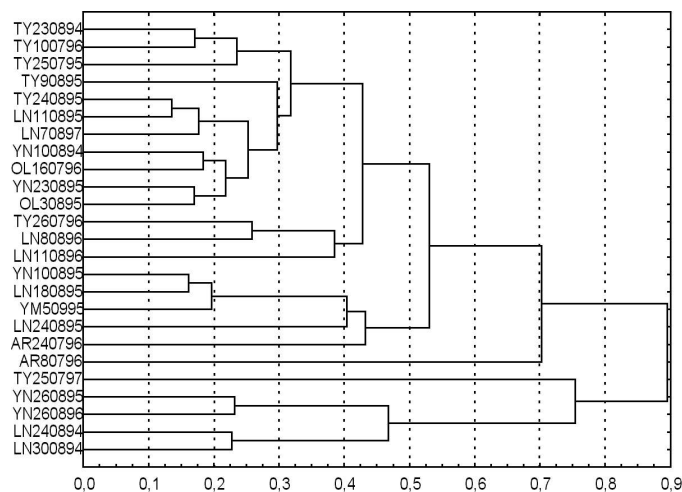


Рис. 2. Дендрограмма фенетических дистанций выборок кеты на реках: ТУ – Тауй, YN – Яна, AR – Армань, OL – Ола (выборки из устья реки), LN – Ланковая, YM – Яма; цифры означают даты взятия выборок

Fig. 2. Dendrogram of phenetic differences between samples of chum salmon: TY – Tauy, TN – Yana, AR – Arman, OL – Ola, LN – Lankovaya, YM – Yama

Причина значительного сходства ямской кеты с некоторыми выборками из рек Яна, Армань и Ола (Ланковая) становится ясна, если учесть интенсивное искусственное воспроизводство этого вида. Как уже отмечалось ранее (Бачевская и др., 2001), ямская популяция кеты является донорской для ежегодного сбора оплодотворенной икры. Впоследствии эта икра, вместе с взятой на собственных реках, инкубируется на Арманском и Ольском рыбоводных заводах. Выросшая из нее молодь выпускается в реки, на которых расположены ЛРЗ. Интенсивность перевозок икры в разные годы очень неравномерна. Наибольшее количество икры ямской кеты заготовлено в 1991 г., наименьшее в 1992 г. (Грачева, Хованская, 1994). Поскольку массовый возврат на нерест у кеты происходит в возрасте 3+, то в 1995 г. среди производителей в указанных реках должна была быть значительная доля ямской кеты заводской ин-

кубации. Возможно, именно выборки ямской кеты, зашедшей на нерест в реки Яна, Армань и Ола, составляют первый кластер. Наличие во втором кластере выборок рыб разных лет можно объяснить межгодовой внутрипопуляционной гетерогенностью. Размах колебаний частот фенов в выборках из одной популяции зачастую не меньше, чем амплитуда межпопуляционных фенетических различий. Вместе с тем обращает на себя внимание тот факт, что выборки тауйской кеты кластеризуются более компактно, чем ольские. Вероятно, более длительное влияние искусственного воспроизводства привело к большей межгодовой гетерогенности выборок ольской кеты, чем тауйской. В третьем кластере находятся выборки с нехарактерными для соответствующих популяций частотами фенов. Причина этого пока неясна.

Результат факторного анализа коррелятивной зависимости в распределении частот фенов среди исследованных популяций показан на рис. 3. Основная часть выборок кеты образует тесную группировку, близкую к оси значений фактора 1. Очевидно, что их общность основывается на значительном сходстве частот фенов. Наличие в этой группировке выборки ямской кеты подтверждает предположение о влиянии перевозок оплодотворенной икры на фенетическую структуру популяций других рек. Прежде всего это касается популяций рек Армань и Ола. Нахождение здесь же выборок из популяций кеты рек Тауй и Яна может быть объяснено невысокой фенетической дифференциацией этих популяций из-за того, что указанные реки расположены рядом друг с другом. Кроме того, не исключен заход части заводской ямской кеты не только в те реки, куда выпускалась молодь (Армань и Ола), но и в соседние (Тауй и Яна). К оси значений второго фактора наиболее близки выборки, отличающиеся по фенетическим признакам от остальных. Это тауйская кета 1997 г., кета р.Ола 1994 г. и р.Яна 1996 г.

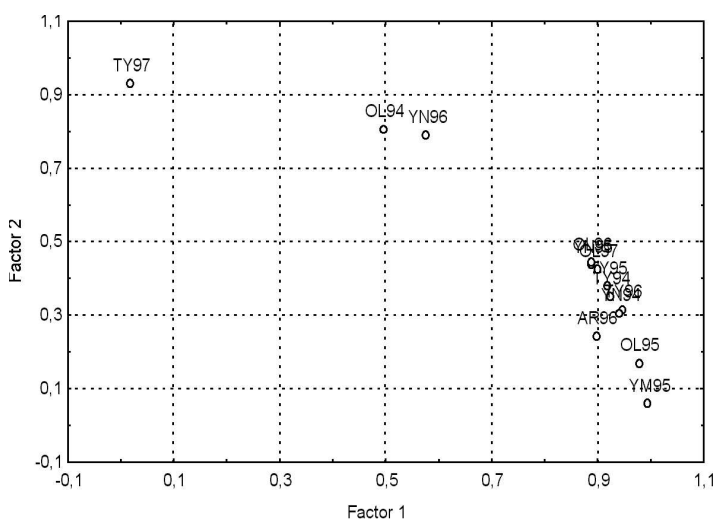


Рис. 3. Факторный анализ распределения частот фенов в выборках кеты на реках: TY97 – Тауй, 1997 г.; OL94 – Ола, 1994 г.; YN96 – Яна, 1996 г.; AR96 – Армань, 1996 г.; OL95 – Ола, 1995 г.; YM95 – Яма, 1995 г.; остальные выборки (см. рис. 2) образуют одну совокупность

Fig. 3. Factor analysis of distribution of phenetic frequencies in samples of chum salmon: TY97 – Tauy, 1997; OL94 – Ola, 1994; YN96 – Yana, 1996; AR96 – Arman, 1996; OL95 – Ola, 1995; YM95 – Yama, 1995; the rest of samples (see fig. 2) is one group

Анализ популяционно-фенетической структуры кеты, размножающейся в реках североохотоморского побережья, показал следующее.

Гетерогенность, обнаруженная по частоте какого-либо фена у самок кеты, не всегда проявляется по частоте этого же фена у самцов, но наблю-

дается в объединенных (самки и самцы) выборках. Поэтому популяционно-фенетические исследования можно проводить не учитывая пол производителей.

Статистически значимая неоднородность по частотам фенов выявлена во всех популяциях кеты как по данным за отдельные годы, так и за весь период исследований. Чаще всего выборки гетерогенны по частотам фенов СП, ЖП и ЗГ.

Высокая межпопуляционная гетерогенность связана с фенетическими особенностями каждой популяции кеты, хотя в отдельные годы она проявляется по разным фенам. Основной вклад в межпопуляционные различия вносили фены, расположенные на голове (ПГ, МГ, ЗГ) и хвостовом плавнике (ВЛ, НЛ). Определенное влияние на формирование фенетической структуры кеты рек Тауйской губы оказывает интенсивное искусственное воспроизводство.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (95-04-11083). Авторы выражают благодарность сотрудникам МагаданНИРО и управления «Охотскрыбвод» за помощь во время проведения полевых работ.

Литература

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

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. рыб-ва. – 2001. – Т. 2, № 1(5). – С. 125–139.

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.

Боровиков В.П., Боровиков И.П. STATISTICA – Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. – М.: Филин, 1997. – 608 с.

Велижанин Е.С., Пустовойт С.П. Фенофондологическое исследование популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р.Ола (северное побережье Охотского моря // Наст. сб.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биол. моря. – 1986. – № 2. – С. 51–59.

Волобуев В.В., Волобуев М.В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. – 2000. – Т. 40, № 4. – С. 516–529.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. – 1990. – Т. 30, № 2. – С. 221–228.

Волобуев В.В., Тюрнин В.Б. Современное состояние запасов кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. – 1995. – Т. 35, № 5. – С. 608–612.

Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов, Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. – Л.: ЛГУ, 1982. – 264 с.

Грачева М.Л., Хованская Л.Л. Опыт искусственного воспроизводства лососей на Ольской ЭПАБ // Сб. тр. ГОСНИОРХ. – 1994. – Вып. 308. – С. 62–74.

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

Клоков В.К. О плодовитости популяций кеты северного побережья Охотского моря // Лососевые Дальнего Востока. – М.: Пищ. пром-сть. 1975. – С. 85–96.

Компьютерная биометрика. – М.: МГУ, 1990. – 232 с.

Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект. – М.: Психология, 1999. – 291 с.

Макоедов А.Н., Агапова Г.А. Методика популяционно-фенетического исследования горбуши по вариантам рисунка на хвостовом плавнике // Биол. моря. – 1991. – № 5. – С. 92–94.

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

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 РАН, 1992. – С. 53–71.

Рогатных А.Ю., Яковлев К.А., Бойко И.А. и др. Проблемы и перспективы рационального сочетания искусственного и естественного воспроизводства тихоокеанских лососей в Магаданской области // Сб. тр. ГОСНИОРХ. – 1994. – Вып. 308. – С. 257–264.

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

Поступила в редакцию 26.11.01 г.