

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр
(ФГУП "ТИНРО-центр")

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДНЫХ БИОРЕСУРСОВ

Научная конференция, посвященная
70-летию С.М. Коновалова

25–27 марта 2008 г.



Владивосток
2008

УДК 639.2.053.3

Современное состояние водных биоресурсов : материалы научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. — 976 с.

ISBN 5-89131-078-3

Сборник докладов научной конференции «Современное состояние водных биоресурсов», посвященной 70-летию С.М. Коновалова, доктора биологических наук, профессора, директора ТИНРО в 1973–1983 гг., содержит материалы по пяти секциям: «Биология и ресурсы морских и пресноводных организмов», «Тихоокеанские лососи в пресноводных, эстуарно-прибрежных и морских экосистемах», «Условия обитания водных организмов», «Искусственное разведение гидробионтов», «Биохимические и биотехнологические аспекты переработки гидробионтов».

ISBN 5-89131-078-3

© Тихоокеанский научно-исследовательский
рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр),
2008

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ФЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЕТЫ ONCORHYNCHUS KETA И ГОРБУШИ O. GORBUSCHA СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

Л.Т. Бачевская, Г.А. Агапова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Россия
gekki54@mail.ru

Возможность анализа генотипов рыб из природных популяций возникла после того, как был внедрен метод электрофоретического разделения белка в крахмальном и полиакриламидном гелях. С применением фенетического подхода расширились возможности популяционных исследований. Изучение тихоокеанских лососей на Северо-Востоке России с использованием методов биохимической генетики и фенетики проводилось на популяциях, которые воспроизводились естественным путем. В дальнейшем многие из них были подвержены влиянию искусственного воспроизводства. В процессе изучения генетической и фенетической структуры кеты и горбуши накоплен большой научный материал, на основании которого можно отметить некоторые особенности организации этих видов тихоокеанских лососей и остановиться на современном состоянии некоторых популяций. В работе использованы материалы, характеризующие кету и горбушу рек континентального побережья Охотского моря и Камчатки.

Кета. Уже на первых этапах исследований было отмечено, что многие популяции североохотоморской и камчатской кеты имеют свои генетические особенности (Викторовский и др., 1986; Бачевская, 1992). На основании показателей генетического сходства, рассчитанных для некоторых популяций кеты рек севера Охотского моря и Чукотки, было показано, что североохотоморская кета представляет собой компактную группу. В дальнейшем удалось выделить локальные группировки кеты, которые имели свои особенности внутривидовой структурированности. Например, в отличие от североохотоморских и камчатских популяций, имеющих высокий уровень внутривидовой генетической дифференциации, нерестовые скопления производителей кеты бассейна реки Анадырь были, практически, однородны (Викторовский и др., 1986).

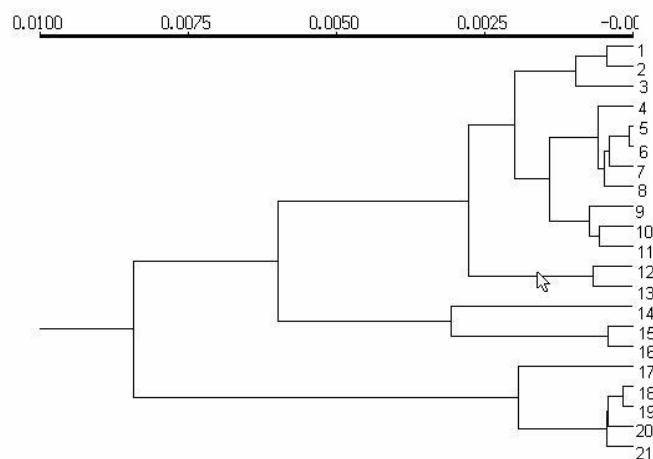
Исследование гетерозиготности в популяциях кеты на обширной территории позволило проследить за динамикой показателей их генетического разнообразия, наблюдаемого в течение ряда лет. Был сделан вывод о том, что уровень гетерозиготности не зависит от гетерогенности популяций. Генетическая гетерогенность характерна для ряда популяций кеты рек материкового побережья Охотского моря, Камчатки и Приморья. Достаточно часто наблюдалась дифференциация производителей кеты, заходящей для нереста в одни и те же реки, но в разные годы. В исследованных популяциях межгодовые флуктуации значений аллельных частот не всегда были синхронны (Бачевская, Пустовойт, 1996; Макоедов, 1999). У североохотоморской кеты также наблюдались межгодовые различия по фенетическим признакам, которые зачастую были на уровне популяционных (Агапова и др., 2002). Внутривидовые исследования кеты данного региона в дальнейшем были расширены (реки Яма, Тауй, Яна и Армань). Более детальное изучение кеты из этих популяций позволило определить высокую степень их генетической, а по ямской кете и фенетической неоднородности. Было показано, что наблюдаемая генетическая неоднородность в разных популяциях имеет не одинаковые причины. Например, у ямской и янской кеты разного времени нерестовой миграции генетическая дифференциация носит случайный характер, а не определяется обособленностью сезонных группировок. Напротив, генетическая неоднородность тауйской кеты вызвана наличием сезонных рас. По-видимому, выраженная дифференциация речного бассейна (в нашем случае – р. Тауй, образованная слиянием рек Кава и Челомджа) способствовала формированию устойчивых экологических группировок. В данном случае сезонные расы имеют не только временную, но и пространственную обособленность и их можно считать структурными элементами тауйской популяции (Бачевская, 2003; Бачевская, Велижанин, 2003; Бачевская и др., 2007).

Исследована связь уровня генетической изменчивости и биологической структуры анадырской кеты. Определен уровень гетерозиготности в разных возрастных группах самцов и самок. Отмечено, что по частотам аллелей локуса эстераза-D показатели генетического разнообразия заметно выше у самцов младшей возрастной группы (+2). У самок таких отличий не обнаружено, хотя и наблюдалась аналогичная тенденция (Викторовский и др., 1986). С помощью фенетическо-

го метода также проводилась сравнительная характеристика самцов и самок кеты некоторых североохотоморских популяций. Гетерогенность, обнаруженная по частоте какого-либо фена у самок, не всегда проявлялась по частоте этого же фена у самцов, т.е. выделенные фены не маркировали межполовые различия. Это позволило сделать вывод о том, что популяционно-фенетические исследования, с использованием описанных фенов, можно проводить без учета пола производителей (Агапова и др., 2002).

Генетические характеристики популяций кеты рек континентального побережья Охотского моря, Камчатки, Чукотки и Сахалина были использованы для построения дендрограмм генетического сходства, которые продемонстрировали в основном региональный характер кластеризации (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1992; Алтухов и др., 1997). Дальнейшее накопление генетического и фенетического материала позволило внести некоторые изменения в сложившиеся представления о дифференциации исследованных популяций кеты (Агапова и др., 2002; Бачевская, 2003). В результате анализа данных, построена дендрограмма, отражающая уровень генетического сходства популяций кеты рек Камчатки, континентального побережья Охотского моря, Чукотки (см. рисунок). Кета указанных регионов образует три кластера. Рассматривая состав первого и второго кластеров дендрограммы, было бы уместно вспомнить, что чаще всего генетическое сходство определяется принадлежностью популяций к одному географическому району, но бывают и исключения. В данном случае видно, что некоторые группы объединяют популяции кеты из разных географических районов (восточной, западной Камчатки или кету рек континентального побережья Охотского моря и Камчатки). В то же время другие представлены исключительно географически близкими популяциями. Следует отметить, что североохотоморские и камчатские популяции кеты имеют более высокий уровень сходства по сравнению с популяциями Анадырского бассейна и р. Пенжина, которые объединяются в третий кластер. С помощью различных методов было обнаружено сходство между кетой рек Анадырь и Пенжина (Клюков, 1976; Викторовский и др., 1986; Черешнев и др., 1992). Причины этого авторы оценивают неоднозначно. Высказывается предположение, что генетическая близость может либо носить случайный характер, либо отражать результат адаптации по исследованным генам (Алтухов и др., 1997). По нашему мнению, нельзя также полностью исключить возможности поиска причин сходства в четвертичной палеогеографии и истории развития гидросети и рельефа Северо-Востока Азии.

Дендрограмма генетического сходства нерестовых популяций кеты из рек материкового побережья Охотского моря и Камчатки. Обозначения: 1 – Охота, 2 – Жупанова, 3 – Воровская, 4 – Тауй, 5 – Яна, 6 – Армань, 7 – Яма, 8 – Ола, 9 – Хайрюзова, 10 – Воямполка, 11 – Палана, 12 – Гарманда, 13 – Камчатка, 14 – Ича, 15 – Большая, 16 – Авача, 17 – Пенжина, 18 – Анадырь, 19 – Белая, 20 – Еропол, 21 – Майн



Горбуша. Популяционно-генетическая структура горбуши исследуется уже более тридцати лет. Объективной причиной такого внимания являются неоднозначные взгляды на ее популяционную структуру. Основная часть отечественных генетических исследований выполнена на популяциях Сахалино-Курильского региона, в меньшей степени – п-ова Камчатка. До последнего времени наиболее слабо была изучена популяционно-генетическая структура горбуши североохотоморского побережья. С конца 80-х гг. прошлого столетия для исследования популяционной организации горбуши наряду с генетическим методом применялся фенетический подход. В качестве фенетических признаков у горбуши использовали рисунок на лучах и межлучевых перепонках хвостового плавника. (Макоедов, Агапова, 1991).

Геногеографический и фенетический анализ данных, собранных в период с 1982 по 2006 г. в 16 популяциях горбуши Северо-Востока России, показал следующее. Наиболее рельефно разли-

чия проявились между генерациями чётных и нечётных лет. Генетическое сходство популяций внутри каждой генерации не всегда определялось их географической близостью. Фенетические исследования показали, что в генерациях нечетных лет горбуша из рек материкового побережья Охотского моря была близка к горбуше западного побережья Камчатки, а в четные годы обнаруживала сходство с производителями из рек восточного побережья и некоторыми выборками западного (Агапова и др., 1992). Это объясняется низкой межпопуляционной генетической и фенетической дифференциацией горбуши, которая оказалась значительно меньше их межгодовых различий (Макоедов и др., 1993). Величина показателя генетической изменчивости некоторых популяций североохотоморской и камчатской горбуши была выше в нечетные годы (Пустовойт, 1999). Напротив, средние значения показателя фенетического разнообразия более высокими были в линии поколений четных лет. Исключение составила популяция горбуши р. Ола (Тауйская губа, Охотское море). Возможно, это связано с тем, что у горбуши ольской группы рек в 1984 и 2001 гг. происходила смена доминирующих по численности поколений (Голованов, Марченко, 2001; Агапова, 2006).

В некоторых популяциях была обнаружена генетическая гетерогенность выборок рыб разного времени нерестового хода. Она носила случайный характер (Макоедов и др., 1993). Фенетические исследования позволили выявить темпоральную дифференциацию практически во всех североохотоморских и камчатских популяциях (Агапова, 2002). Следует отметить, что популяции горбуши могут характеризоваться несовпадающей динамикой показателей генетического и фенетического разнообразия (Агапова, Пустовойт, 1999). В процессе дальнейших генетических исследований североохотоморской горбуши были отмечены различия в частотах генов и в уровнях генетического разнообразия у рыб раннего и позднего нерестовых подходов (Пустовойт, 1999). По фенетическим параметрам между горбушей раннего и позднего сроков анадромной миграции также обнаружена дифференциация (Агапова, 2006). Вопрос о самостоятельности североохотоморской горбуши раннего и позднего подходов, соответствующих «сезонным расам», их репродуктивной изоляции не может считаться окончательно решенным и требует дополнительных исследований.

Геногеографические исследования горбуши рек Камчатки и североохотоморского побережья позволили выделить североохотоморскую и камчатскую группировки, в пределах последней была отмечена дифференциация популяций рек западного и восточного побережий (Гагальчий, 1985; Макоедов и др., 1993). По фенетическим данным получены аналогичные результаты (Агапова, 2002). Одной из относительно изолированных группировок горбуши, выделяемых при районировании североохотоморского побережья, была тауйская (к ней относилась и ольская горбуша). Напротив, наши многолетние фенетические исследования показали стабильные различия между ольской и тауйской популяциями, что соответствует последним данным по определению границ локальных стад североохотоморской горбуши (Марченко, Голованов, 2001; Агапова, 2006).

Таким образом, у кеты и горбуши отмечена дифференциация, имеющая в большей степени региональный характер. Межпопуляционная дифференциация этих видов внутри каждого региона характеризуется наличием особенностей, которые, по-видимому, связаны с историей освоения ими территории. Внутривидовая дифференциация кеты и горбуши вызвана разными причинами: сезонной, темпоральной и пространственной разобщенностью их структурных компонентов. Каждая популяция исследованных видов характеризуется достаточно высоким уровнем стабильности генетического и фенетического разнообразия. У кеты и горбуши основная доля разнообразия сосредоточена в пределах выборок. Адекватная оценка их структуры, а также определение оптимального уровня разнообразия популяций обеспечивают рациональный подход к их эксплуатации.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Г.А. Темпоральная дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из некоторых локальных нерестовых группировок северо-востока Азии по фенетическим признакам // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие): Тез. докл. междунар. сем. – Ростов-на-Дону: Изд. ООО «ЦВВР», 2002. – С. 7–10.

Агапова Г.А. Фенетическое разнообразие горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из рек материкового побережья Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матлы 8-й междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2006. – С. 365–369.

Агапова Г.А., Велижанин Е.С., Пустовойт С.П. Популяционно-фенетическая структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), размножающейся в реках североохотоморского побережья // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 838–847.

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

Агапова Г.А., Пустовойт С.П., Починов А.А., Макоедов А.Н. Изменчивость фенетических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Северо-Востока Азии // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. – С. 94–112.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. – М.: Наука, 1997. – 288 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., Агапова Г.А., Усталкова Н.Н. Генетическая и фенетическая изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Яна (материковое побережье Охотского моря) // Вопросы рыболовства. – 2007. – Т. 8, № 2(30). – С. 313–325.

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 её запасов // Биол. моря. – 1986. – № 2. – С. 51–60.

Гагальчий Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). Сообщение 1. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации нечетного года // Генетика. – 1985. – Т. 21, № 5. – С. 854–860.

Голованов И.С., Марченко С.Л. Современное состояние запасов, биология, динамика численности и проблемы промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. – Магадан: МагаданНИРО, 2001. – Вып. 1. – С. 134–143.

Клоков В.К. Пространственная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на северном побережье Охотского моря // Экология и систематика лососевых рыб. – Л.: ЗИН АН СССР, 1976. – С. 44–48.

Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. – М.: УМК "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., Пустовойт С.П., Ермоленко Л.Н. и др. Популяционно-генетическое исследование горбуши, размножающейся в реках Северо-Востока России // Генетика. – 1993. – Т. 29, № 8. – С. 1366–1374.

Марченко С.Л., Голованов И.С. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохоз. исслед. в бассейне северной части Охотского моря. – Магадан: МагаданНИРО, 2001. – Вып. 1. – С. 144–151.

Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. – 1999. – Т. 39, № 4. – С. 521–526.

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.

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: ДВО АН СССР, 1992. – С. 81–93.