

## ДИВЕРГЕНЦИЯ СЕЗОННЫХ РАС КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* WALBAUM, 1792 РЕК АМУР И ПОРОНАЙ: ЭКОЛОГИЯ, ГЕНЕТИКА, МОРФОЛОГИЯ\*

© 2017 г. Л. А. Животовский<sup>1,2</sup>, А. Е. Лапшина<sup>3</sup>, П. Б. Михеев<sup>4</sup>, Е. В. Подорожнюк<sup>4</sup>,  
О. И. Пасечник<sup>4</sup>, А. В. Мамаева<sup>5</sup>, Т. А. Ракицкая<sup>1,2</sup>, Г. А. Рубцова<sup>1,2</sup>, К. И. Афанасьев<sup>1,2</sup>,  
М. В. Шитова<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119991;

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва 107140;

<sup>3</sup>Сахалинрыбвод, Южно-Сахалинск 693006;

<sup>4</sup>Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, Хабаровск 680000;

<sup>5</sup>Сахалинрыбвод, Побединский рыбодный завод, с. Рыбоводное, Сахалинская область 694360

e-mail: levazh@gmail.com

Статья принята к печати 21.12.2016 г.

Кета рек Амур (материковая часть Дальнего Востока) и Поронай (зал. Терпения, о-в Сахалин) исторически связана, поскольку бассейны этих рек являются остатками прежде единой речной системы Палеоамур, когда Сахалин был частью континента. Обе группировки кеты имеют раннюю и позднюю экологические формы (сезонные расы), называемые также летней и осенней расами. Данные расы репродуктивно изолированы, так как нерестятся в разное время и используют разный тип нерестилищ. Для того чтобы оценить направление, характер и степень дивергенции рас кеты в этих двух речных фрагментах, оставшихся от Палеоамура, необходимо сравнить их по двум типам признаков: по селективно нейтральным ДНК-маркерам и по морфофизиологическим признакам, в том числе признакам, изменчивость которых может иметь адаптивную природу. Для этого мы исследовали кету обеих рек по микросателлитной ДНК, меристическим и размерно-весовым признакам и плодовитости. Как в р. Амур, так и в р. Поронай осенняя раса превосходит летнюю расу по длине и массе тела, плодовитости, числу пилорических придатков и некоторым другим меристическим признакам, причём внутрибассейновые различия между расами гораздо сильнее выражены у кеты р. Амур. Межрасовые различия по микросателлитным маркерам у амурской кеты также выше, чем у поронайской. Выявлены три уровня иерархической дифференциации кеты по микросателлитам: между бассейнами рек Амур и Поронай; между расами в пределах каждого бассейна и между выборками в пределах каждой расы каждого бассейна. Высказана гипотеза, что ныне существующие расы кеты в бассейнах рек Амур и Поронай возникли после распада Палеоамура, а внутрибассейновая дивергенция рас началась в р. Амур раньше, чем в р. Поронай. Анализ собственных и опубликованных данных позволяет также предположить, что приспособленность сезонных рас кеты к условиям своих нерестилищ определяется комплексом морфофизиологических признаков, среди которых число пилорических придатков – адаптивный и высоконаследуемый признак, ассоциированный с инкубационной температурой воды.

**Ключевые слова:** тихоокеанские лососи, сезонные расы, популяция, Дальний Восток, микросателлитный маркер, морфофизиологические признаки, пилорические придатки, температура инкубации, репродуктивная изоляция, генетическая дифференциация, адаптация.

**Divergence of the seasonal races of chum salmon, *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792, in the Amur and Poronai rivers: ecology, genetics, and morphology.** L. A. Zhivotovskiy<sup>1,2</sup>, A. E. Lapshina<sup>3</sup>, P. B. Mikheev<sup>4</sup>, E. V. Podorozhnyuk<sup>4</sup>, O. I. Pasechnik<sup>4</sup>, A. V. Mamaeva<sup>5</sup>, T. A. Rakitskaya<sup>1,2</sup>, G. A. Rubtsova<sup>1,2</sup>, K. I. Afanasiev<sup>1,2</sup>, M. V. Shitova<sup>1,2</sup> (<sup>1</sup>N.I.Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991; <sup>2</sup>All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow 107140; <sup>3</sup>Sakhalin Basin Agency for Fishery and Conservation of Aquatic Biological Resources (Sakhalinrybvod), Yuzhno-Sakhalinsk 693006; <sup>4</sup>Khabarovsk Branch, Pacific Research Fisheries Center (TINRO Center), Khabarovsk 680000; <sup>5</sup>Pobedinsky Hatchery, Sakhalin Basin Agency for Fishery and Conservation of Aquatic Biological Resources (Sakhalinrybvod), Rybovodnoe Village, Sakhalin Oblast 694360)

Chum salmon of the Amur River (the mainland part of the Far East) and the Poronai River (Terpenia Bay, Sakhalin Island) are historically related with one another, as the drainage basins of these rivers are the remnants of the formerly single river system, the Paleoamur, which existed when Sakhalin Island was a part of the continent. Both river populations of chum salmon consist of the early-run and late-run ecological forms (seasonal races), also referred to as the summer and autumn races. They are reproductively isolated from each other by spawning at different times and in different types of spawning grounds. To assess the direction, pattern, and degree of divergence between these chum salmon races in the both river fragments occurred since the Paleoamur, it is necessary to compare them with two types of traits: selectively neutral DNA markers,

\*Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 15-04-02511 и 15-29-02421.

and morphological and physiological traits, variations in which may have an adaptive value. For this, we have studied chum salmon from both rivers in terms of microsatellite DNA markers, body counts and measurements, body weight, and fecundity. In both the Amur River and the Poronai River, the autumn race of chum salmon prevails over the summer one in body length and weight, fecundity, number of pyloric caeca, and some other meristic traits. The intra-basin differences between the races are much more pronounced in the Amur chum salmon. The inter-race differences in microsatellites are also greater in the Amur chum salmon compared to the Poronai chum. Using microsatellites, three levels of differentiation have been revealed: (1) between the basins of the Amur and Poronai rivers, (2) between the races within each of the river basins, (3) and between population samples within each race of each basin. A hypothesis is proposed that the currently existing races of chum salmon in the Amur and Poronai rivers have evolved since the breakup of the Paleoamur, and the intra-basin divergence of the races started in the Amur River earlier than in the Poronai River. An analysis of our own and the published data suggests that adaptation of the seasonal races of chum salmon to the conditions of their spawning grounds is determined by a complex of morphological and physiological traits, including the number of pyloric caeca, which is an adaptive and highly heritable trait associated with the incubation temperature of water. (Biologiya Morya, 2017, vol. 43, no. 4, pp. 284–292).

**Keywords:** Pacific salmon, seasonal races, population, Far East, microsatellite marker, morphological and physiological traits, pyloric caeca, incubation temperature, reproductive isolation, genetic differentiation, adaptation.

На Дальнем Востоке выделены две основные сезонные формы кеты: летняя и осенняя, различающиеся сроками анадромных миграций. По отношению к ним Берг (1934) употребил термин "сезонная раса" и описал летнюю кету р. Амур как *Oncorhynchus keta* (Walbaum), а осеннюю – как *Oncorhynchus keta autumnalis*. Летняя кета р. Амур нерестится в основном в середине лета, осенняя – гораздо позже (в конце августа – сентябре она только начинает заходить в р. Амур; нерест начинается в зависимости от удаленности нерестовых притоков в конце сентября и продолжается до конца ноября), что обуславливает значительную репродуктивную изоляцию этих рас. Другое важное различие между сезонными расами, усиливающее их репродуктивную изоляцию, – это выбор разных нерестилищ. Так, летняя кета откладывает икру преимущественно в подрусловом потоке реки, температура воды в котором может быть довольно высокой летом–осенью и опускается зимой ниже 1°C, в то время как осенняя кета нерестится на выходе грунтовых вод, где температура воды зимой не опускается ниже 4°C. По этой причине летняя и осенняя расы кеты в естественных условиях различаются темпами эмбрионально-личиночного развития: в начальный период эмбриогенеза у летней кеты скорость развития значительно выше, что связано с прогревом воды до 10–15°C, но по мере понижения температуры воды она замедляется; осенняя кета характеризуется более равномерным темпом развития (Смирнов, 1975; Гриценко, 2002). На о-ве Сахалин кета также представлена летней и осенней расами (Двинин, 1959; Гриценко, 2002); нерест рыб происходит на подобных нерестилищах и примерно в те же сроки. Летняя кета занимает такие же нерестилища, что и горбуша, поэтому при искусственном разведении летней кеты можно использовать горбушевые рыбодоводные заводы с соответствующим температурным режимом воды (Лапшина и др., 2014).

В бассейне р. Амур до 1915 г. численность летней кеты была выше, чем осенней, однако в конце 1940-х гг. численность летней кеты здесь была уже на порядок ниже, чем осенней (Бирман, 1954). В настоящее время количество амурской летней и осенней кеты сопоставимо

(Пасечник, Шмигирилов, 2008). Из 118 крупных притоков р. Амур общей протяженностью 13 273 км летняя кета описана примерно в 60 из них (Рослый, 2002). На о-ве Сахалин в р. Поронай (зал. Терпения) ещё в середине XX века летняя кета преобладала в уловах над осенней (Двинин, 1959), сейчас она встречается лишь как прилов в горбушевую путину и нерестится в верховьях р. Поронай и её притоках (Воловик, Ландышевская, 1968; Гриценко, 2002). Тем не менее, в отдельные годы в зал. Терпения она бывает обильна, например, в 2009 г. (Каев, Игнатъев, 2009).

Биологические характеристики производителей летней и осенней кеты различаются: летняя кета характеризуется меньшими размерно-весовыми показателями и плодовитостью по сравнению с таковыми у осенней кеты (Берг, 1934; Григо, 1953; Двинин, 1959; Куликова, 1970; Гриценко, 2002). Генетические исследования рас амурской кеты неоднозначны. По данным об аллозимном полиморфизме Салменкова с соавторами (1992) и Иванкова (1997) заключили, что различия между расами амурской кеты малы, а позже Иванкова и Ефремов (2009) оценили эти различия как статистически незначимые; различия по митохондриальной ДНК были определены как незначительные (Полякова и др., 2006). Такие выводы были сделаны, очевидно, из-за того, что генетически исследовали однократные единичные выборки, нерепрезентативно представлявшие популяции кеты р. Амур. Действительно, при более обширном исследовании (Салменкова и др., 1994) были выявлены заметные различия между расами кеты р. Амур. Не исключено также, что возможный естественный отбор по аллозимным вариантам мог сместить оценки генетических различий между расами. Генетическое исследование летней кеты р. Поронай не проводилось, за исключением описания одной выборки (Лапшина и др., 2015).

Амурская и поронайская кета исторически связаны: реки северного Сахалина, р. Амур и соседние к нему реки материка – это остатки древней единой речной системы Палеоамур, когда о-в Сахалин был частью континента (Линдберг, 1972). Каково происхождение современных сезонных рас кеты? Остались они как наследие кеты

Палеоамура или создались заново в образовавшихся бассейнах рек Амур, Пороной и других? Что послужило ключевым фактором их дивергенции? Для ответа на эти вопросы требуется исследовать как селективно нейтральные ДНК-маркёры, которые могут отражать временную последовательность дивергенции популяций, так и признаки, имеющие явно выраженную адаптивную природу. При этом важно исследовать не однократные выборки, результаты изучения которых могут показать их случайное различие или сходство (см.: Животовский, 2013), а провести многолетние повторные исследования летней и осенней рас кеты двух больших речных бассейнов, оставшихся от Палеоамура, – континентального (р. Амур) и сахалинского (р. Пороной).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

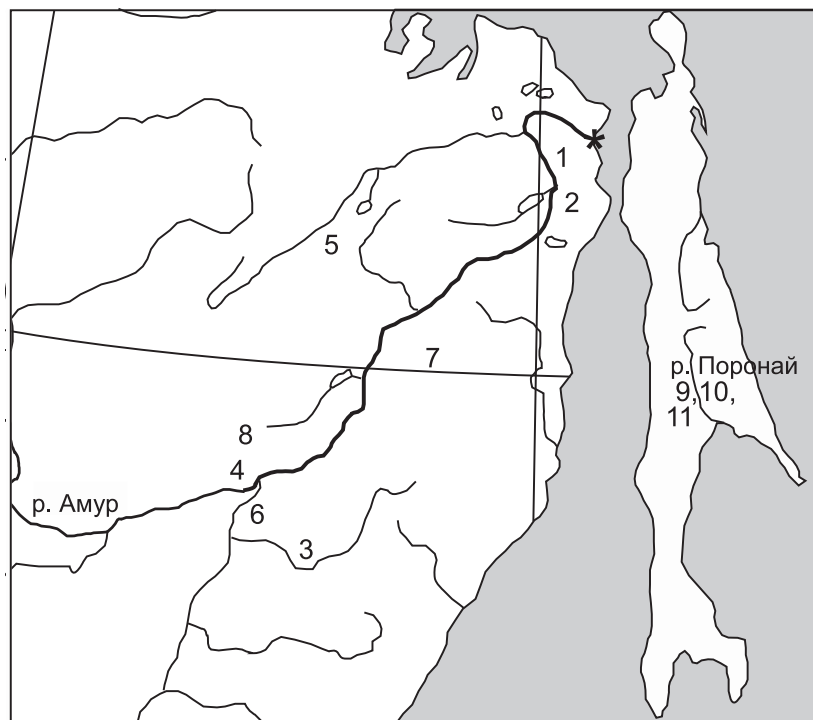
На основе собственных и литературных данных сопоставлены летняя и осенняя расы кеты рек Амур и Пороной по микросателлитным ДНК-маркёрам (рис. 1; табл. 1), шести меристическим признакам (табл. 2), а также по длине тела АС (от кончика носа до развилки хвостового плавника), массе тела (Q) и абсолютной индивидуальной плодовитости самок (АИП, число икринок в ястыках). Биологические образцы генотипировали по 10 микросателлитам (*Ssa197*, *Ssa20-19*, *Ogo2*, *Oke3*, *Oke11*, *One103*, *One109*, *Ots3*, *Oki1-1*, *Oki1-2*) согласно методике Афанасьева с соавторами (2011). Количество пилорических придатков у кеты р. Пороной подсчитывали по методике Лапиной (2014) (даты сбора материала: у летней кеты – 20.07.13, 28.07.13, 03.08.13, 18.07.14 и 25.07.14; у осенней – 02.10.13, 23.10.13, 10.09.14 и 18.09.14). Остальные признаки исследовали согласно методике Правдина (1966).

Для оценки популяционных статистик – аллельного разнообразия (измеряемого как гетерозиготность  $H_e$ ), генетических различий между популяциями  $\theta_p$  (оценки  $F_{ST}$ -статистики как меры дифференциации популяций) и других использовали программу GDA (Lewis, Zaykin, 2001) в соответствии с руководством Вейра (1995). Для анализа данных по морфологическим признакам применяли стандартные методы популяционной биометрии (Животовский, 1991). Другие статистические тесты указаны в тексте.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Изменчивость изученных признаков*

Число разных аллелей в изученных микросателлитных локусах варьировало от четырех (*Oki1-2* и *Ssa20-19*) до 36 (*One103*). Отклонения от соотношений Харди–Вайнберга были незначимыми с учётом поправки Бонферрони на число локус-тестов, за исключением локуса *One103* в выборке осенней кеты на лососевом рыбозаводе (ЛРЗ) "Побединский" в 2010 г. По уровню генетического разнообразия  $H_e$  выборки кеты незначимо варьировали в пределах каждого бассейна. При этом поронайская кета генетически была несколько более разнообразна: значения  $H_e$  (усредненные по локусам и выборкам) у летней и осенней кеты р. Пороной составляли 0.685 и 0.683 и значимо, хоть и ненамного, превышали значения  $H_e$  у кеты р. Амур – 0.609 и 0.634 соответственно. По меристическим признакам выборки кеты из р. Пороной в пределах расы значимо не различались (как в пределах года, так и между годами) и поэтому были объединены для дальнейших статистических расчётов (табл. 2). Размер,



**Рис. 1.** Места отбора кеты для генетического анализа в бассейне рек Амур (1 – р. Хилка; 2 – р. Гера; 3 – р. Хор; 4 – протока Пемзенская; 5 – р. Дуки; 6 – протока Амурская, Усури; 7 – р. Анной; 8 – р. Тунгуска, \* – устье) и Пороной (9 – р. Пороной, место взятия летней кеты; 10 – Побединский лососевый рыбозаводный завод; 11 – Буюкловский лососевый рыбозаводный завод).

**Таблица 1.** Выборки для генетического анализа летней и осенней рас кеты из рек Пороной и Амур

Место отбора проб	Раса	Месяц, год	Число генотипированных особей
ЛРЗ "Буюкловский"*	Осенняя	Сентябрь, 2005	50
ЛРЗ "Побединский"*	Осенняя	Сентябрь, 2005	50
ЛРЗ "Побединский"	Осенняя	Сентябрь, 2010	92
Р. Поронай	Летняя	Июль, 2010	96
ЛРЗ "Побединский"	Осенняя	Сентябрь, 2012	48
Р. Поронай	Летняя	Июль, 2012	48
ЛРЗ "Побединский"	Осенняя	Сентябрь, 2013	48
ЛРЗ "Побединский"	Осенняя	Сентябрь, 2013	48
Р. Поронай	Летняя	Июль, 2013	48
Р. Амур (устье)*	Летняя	Июль, 2003	51
Р. Хилка (Амур)	Летняя	Июль, 2012	17
Р. Гера (Амур)	Летняя	Июль, 2012	20
Р. Хор (Уссури)	Осенняя	Октябрь, 2012	12
Протока Пемзенская (Амур)	Осенняя	Октябрь, 2012	24
Р. Дуки (Амгунь)	Осенняя (м)	Июнь, 2012	48
Протока Амурская (Уссури)	Осенняя	Октябрь, 2012	72
Р. Анюй (Амур)*	Осенняя	Октябрь, 2002	46
Р. Тунгуска (Амур)*	Осенняя	Октябрь, 2003	27
Протока Амурская (Уссури)	Осенняя (м)	Июнь, 2012	48
Р. Анюй (Амур)	Осенняя	Октябрь, 2012	19

\* Генотипы взяты из: Афанасьев и др., 2011.

Пр и м е ч а н и е. ЛРЗ – лососевый рыборазводный завод; м – молодь.

**Таблица 2.** Меристические признаки у летней и осенней рас кеты рек Амур и Пороной

Признак	Амур			Поронай		
	летняя	осенняя	<i>P</i>	летняя	осенняя	<i>P</i>
Число: чешуй в боковой линии	133.60 ± 0.29 <sup>1</sup>	134.20 ± 0.32 <sup>1</sup>	0.167	134.980 ± 0.216 (258)	134.810 ± 0.331 (126)	0.667
жаберных лучей	13.60 ± 0.09 <sup>1</sup> 13.46 ± 0.08 <sup>2</sup>	13.30 ± 0.20 <sup>1</sup> 13.68 ± 0.08 <sup>2</sup>	0.173 0.055	13.700 ± 0.057 (163)	13.430 ± 0.069 (114)	0.003
жаберных тычинок	22.90 ± 0.12 <sup>1</sup> 23.20 ± 0.17 <sup>2</sup>	23.20 ± 0.19 <sup>1</sup> 22.52 ± 0.17 <sup>2</sup>	0.186 0.006	23.080 ± 0.107 (170)	22.910 ± 0.089 (122)	0.223
ветвистых лучей в спинном плавнике	10.50 ± 0.13 <sup>2</sup>	9.92 ± 0.07 <sup>2</sup>	< 10 <sup>-3</sup>	9.720 ± 0.043 (210)	9.650 ± 0.057 (121)	0.328
ветвистых лучей в анальном плавнике	13.50 ± 0.07 <sup>2</sup>	13.26 ± 0.06 <sup>2</sup>	0.011	13.150 ± 0.037 (298)	13.190 ± 0.059 (126)	0.569
пилорических придатков	168.80 ± 2.66 <sup>1</sup> 159.70 ± 2.29 <sup>2</sup>	187.80 ± 2.63 <sup>1</sup> 219.45 ± 1.98 <sup>2</sup>	< 10 <sup>-3</sup> < 10 <sup>-3</sup>	154.980 ± 1.748 (210)	174.720 ± 1.732 (194)	< 10 <sup>-3</sup>

<sup>1</sup>По: Григо, 1953 (объём выборки 60 экз.); <sup>2</sup>по: Куликова, 1970 (объём выборки, 50 экз.). По кете из р. Поронай приведены данные авторов за 2013–2014 гг.

Пр и м е ч а н и е. Приведена средняя ± стандартная ошибка; в скобках – суммарный объём выборок из р. Поронай; *P* – уровень значимости различий между сезонными расами.

масса тела и плодовитость варьировали по годам в пределах каждой расы и каждого возраста (табл. 3); при этом осенняя раса превосходила летнюю по всем этим показателям в каждом из исследованных речных бассейнов.

*Генетическая дифференциация кеты  
из рек Амур и Поронай и гипотеза происхождения  
их сезонных рас*

Генетические различия между исследованными группировками кеты имеют несколько интересных осо-

бенностей. Во-первых, величины генетической дифференциации  $\theta_p$  практически одинаковы для всех четырёх межбассейновых сравнений: между летней кетой р. Амур и р. Поронай, между летней кетой р. Амур и осенней кетой р. Поронай и т.д.; их среднее значение равно 4.56% (табл. 4). Во-вторых, имеются значительные внутрибассейновые генетические различия между летней и осенней расами, причём эти различия сильнее выражены у амурской кеты ( $\theta_p = 3.20\%$ ), чем у кеты р. Поронай ( $\theta_p = 1.07\%$ ); генетическая дифференциация между выборками в пре-

**Таблица 3.** Годовая и возрастная изменчивость сезонных рас кеты рек Поронай и Амур по длине тела (АС), массе тела (Q) и абсолютной индивидуальной плодовитости самок (АИП)

Сезонная раса, возраст	Год	Длина тела АС, см		Масса тела Q, г		АИП, число икринок
		самцы	самки	самцы	самки	
Р. Поронай						
Летняя, 3+	2010	65.7±0.80 (12)	61.2±0.52 (33)	3591.7±147.4 (12)	2995.5±82.4 (33)	–
	2012	62.8±0.36 (86)	58.2±0.35 (87)	3044.0±62.1 (86)	2475.6±54.3 (87)	2354.9±72.4 (87)
	2013	64.1±0.51 (29)	58.1±0.51 (37)	3273.8±79.2 (29)	2514.3±75.7 (37)	2551.5±80.1 (37)
	2014	64.8±1.74 (5)	57.9±0.67 (7)	3390.0±291.8 (5)	2538.6±117.5 (7)	2684.6±234.0 (7)
	2015	67.0±0.79 (12)	62.5±0.73 (19)	3385.8±156.9 (12)	2972.1±131.7 (19)	2596.8±172.4 (19)
Летняя, 4+	2010	69.1±0.93 (13)	60.5±0.97 (12)	4276.9±207.2 (13)	2860.0±144.5 (12)	–
	2012	62.3±0.64 (31)	60.0±0.43 (41)	3061.6±111.2 (31)	2707.8±60.9 (41)	2410.7±126.6 (41)
	2013	66.5±0.57 (31)	61.3±0.56 (34)	3395.2±89.5 (31)	2953.2±97.9 (34)	2723.0±97.6 (34)
	2014	65.2±0.79 (6)	63.3±1.33 (3)	3606.7±217.5 (6)	3086.7±462.9 (3)	2742.2±237.1 (3)
	2015	67.8±0.56 (33)	63.0±0.60 (18)	3502.4±98.8 (33)	3055.6±107.9 (18)	2427.9±140.2 (18)
Осенняя, 3+	2010	68.0±0.32 (149)	62.1±0.28 (144)	3928.1±57.7 (149)	3034.2±44.5 (144)	3176.9±126.6 (13)
	2012	64.8±0.27 (213)	59.6±0.23 (216)	3270.8±39.7 (213)	2614.9±30.5 (216)	2724.4±33.0 (216)
	2013	66.0±0.40 (100)	61.5±0.28 (134)	3480.0±66.9 (100)	2815.8±40.8 (134)	2676.5±49.9 (114)
	2014	67.6±0.49 (68)	62.2±0.44 (70)	3822.6±94.7 (68)	2921.1±69.1 (70)	2571.5±74.2 (70)
	2015	67.5±0.41 (88)	62.9±0.38 (82)	3776.8±81.5 (88)	3005.1±56.5 (82)	2684.6±63.1 (56)
Осенняя, 4+	2010	69.3±0.33 (146)	63.2±0.25 (148)	4265.0±71.6 (146)	3200.7±41.5 (144)	3085.0±88.7 (33)
	2012	68.3±0.86 (19)	62.4±1.33 (12)	3782.1±150.0 (19)	3050.8±162.2 (12)	2960.6±229.1 (12)
	2013	68.5±0.35 (126)	63.0±0.23 (144)	3948.7±63.8 (126)	3022.5±37.9 (144)	2732.6±57.5 (120)
	2014	68.0±0.51 (60)	62.3±0.60 (40)	3843.2±97.7 (60)	2904.0±101.1 (40)	2610.2±89.6 (40)
	2015	69.8±0.35 (100)	64.7±0.33 (108)	4187.4±73.2 (100)	3296.5±55.2 (108)	2608.9±64.8 (78)
Р. Амур						
Летняя, 3+	2007	58.7±0.2 (333)	56.2±0.2 (280)	2258.2±26.3 (333)	1924.1±18.5 (280)	1824.4±23.1 (279)
	2008	58.8±0.2 (238)	57.1±0.2 (199)	2366.2±29.5 (238)	2107.0±24.4 (199)	1938.5±31.9 (189)
	2009	59.0±0.2 (214)	55.9±0.2 (197)	2315.7±26.0 (214)	1957.5±20.1 (197)	1928.3±26.5 (195)
	2010	60.0±0.3 (210)	57.4±0.2 (295)	2440.2±32.7 (210)	2141.4±18.9 (295)	2534.5±44.5 (277)
	2011	56.6±0.2 (343)	54.3±0.2 (288)	2134.0±23.9 (343)	1882.2±19.6 (288)	1942.4±40.6 (181)
	Летняя, 4+	2007	61.6±0.7 (30)	59.1±0.5 (20)	2600.0±106.2 (29)	2236.3±74.0 (20)
2008		61.6±0.3 (97)	58.6±0.3 (92)	2749.3±56.0 (97)	2272.4±34.4 (92)	2004.8±48.3 (88)
2009		61.2±0.6 (42)	58.4±0.5 (30)	2599.3±84.7 (97)	2321.2±57.7 (30)	2241.7±66.7 (30)
2010		63.3±0.7 (24)	59.5±0.4 (24)	2940.0±108.4 (24)	2405.2±72.2 (24)	2688.5±165.1 (24)
2011		59.4±0.6 (17)	55.7±0.7 (13)	2366.9±85.1 (17)	2033.1±75.4 (13)	2121.3±215.6 (7)
Осенняя, 3+	2007	66.2±0.4 (125)	64.3±0.3 (150)	3677.9±71.6 (125)	3343.7±44.6 (151)	3245.0±57.2 (147)
	2008	68.6±0.3 (178)	65.1±0.3 (159)	3712.9±59.0 (177)	3198.3±43.6 (159)	3035.2±61.3 (137)
	2009	66.1±0.3 (205)	64.0±0.3 (148)	3411.7±49.1 (205)	3099.6±38.2 (148)	2906.8±56.4 (145)
	2010	68.1±0.2 (138)	65.2±0.3 (158)	3632.0±60.2 (138)	3155.0±40.0 (158)	3308.0±52.4 (156)
	2011	67.3±0.3 (129)	64.0±0.2 (127)	3853.0±58.2 (129)	3260.0±37.9 (127)	3069.0±50.1 (125)
Осенняя, 4+	2007	69.3±0.3 (57)	65.0±0.3 (44)	4375.0±54.0 (57)	3582.0±59.0 (44)	3445.0±51.2 (44)
	2008	70.5±0.2 (62)	67.4±0.2 (45)	4144.0±61.0 (62)	3544.0±64.1 (45)	3207.0±45.8 (42)
	2009	69.1±0.2 (62)	66.3±0.3 (60)	3959.0±55.2 (62)	3397.0±65.0 (60)	3102.0±57.6 (58)
	2010	71.8±0.3 (42)	66.6±0.2 (25)	4497.0±57.0 (42)	3344.0±57.0 (25)	3608.0±53.0 (25)
	2011	73.3±0.2 (23)	68.8±0.2 (25)	4861.0±61.0 (23)	4015.0±56.3 (25)	4029.0±61.2 (25)

Примечание. Приведена средняя ± стандартная ошибка; в скобках – число исследованных особей. Биологические анализы производителей кеты р. Поронай проводили на ЛРЗ "Побединский". Производителей амурской кеты отбирали в основном в устье и лимане р. Амур (данные Хабаровского филиала ТИНРО). Рыбы возраста 3+ и 4+ были взяты как наиболее многочисленны.

**Таблица 4.** Попарные генетические различия между сезонными расами кеты рек Амур и Поронай (в единицах  $\theta_p$ , %)

Расы р. Амур	Расы р. Поронай	
	летняя	осенняя
Летняя	4.59 ± 0.36	4.23 ± 0.27
Осенняя	4.80 ± 0.14	4.63 ± 0.15

Примечание. Среднее значение и стандартная ошибка получены усреднением оценок  $\theta_p$  по всем возможным парам сравниваемых выборок. Полученные оценки незначимо различаются; их среднее невзвешенное значение равно 4.56 ± 0.12.

делах каждой расы также выше у кеты р. Амур (табл. 5). В связи с этим нами выдвинута гипотеза, что современные сезонные расы кеты рек Амур и Поронай возникли после распада Палеоамура, причём процесс дивергенции сезонных рас кеты в р. Амур начался раньше и поэтому привёл к их большим различиям, чем у кеты р. Поронай. Не исключено, что в бассейне Палеоамура сезонные расы кеты существовали ещё до его распада (гипотетические генетические различия между расами кеты Палеоамура обозначим  $\theta_{p0}$ ). Предположим, что летняя раса кеты Палеоамура стала родоначальницей современных летних рас кеты рек Амур и Поронай, а его осенняя раса дала начало современным осенним расам кеты этих рек. Тогда между разделившимися одноимёнными расами кеты рек Амур и Поронай возникли бы генетические различия по микросателлитным маркерам вследствие репродуктивной изоляции и длительного случайного дрейфа. Данные различия, в момент деления равные нулю, к настоящему моменту достигли бы некой величины, которую обозначим  $\theta_{p1}$ . При этом различия между разноимёнными расами кеты рек Амур и Поронай (которые, согласно предположению, равнялись  $\theta_{p0}$  перед разделением данных рек) также стали бы увеличиваться с той же скоростью из-за генетического дрейфа и достигли бы величины порядка  $\theta_{p0} + \theta_{p1}$ , т.е. в настоящее время они были бы больше по величине, чем ныне наблюдаемые различия между одноимёнными расами кеты рек Амур и Поронай (т.е.  $\theta_{p1}$ ). Однако по фактическим данным этого не наблюдается: как указано выше, величины генетической дифференциации  $\theta_p$  практически одинаковы для всех четырех межбассейновых сравнений (табл. 4). Это означает, что  $\theta_{p0} = 0$ , т.е. сезонные расы палеоамурской кеты (если они являлись родоначальниками современных сезонных рас рек Амур

и Поронай) генетически не различались и представляли собой единую популяцию.

Таким образом, предположение о том, что современные сезонные расы кеты рек Амур и Поронай возникли из генетически различных палеоамурских сезонных рас, не соответствует данным по генетическим расстояниям между сезонными расами рыб из этих рек. Причём, судя по значениям  $\theta_p$  (табл. 5), генетическая дивергенция сезонных рас и локальная дифференциация внутри рас начались раньше у кеты р. Амур (чему, вероятно, способствовала гораздо более диверсифицированная биотопическая структура бассейна реки) и поэтому достигли больших величин, чем у кеты р. Поронай.

#### *Дифференциация рас кеты рек Амур и Поронай по морфологическим признакам*

Осенняя и летняя расы кеты из р. Амур значимо различались по числу пилорических придатков, жаберных тычинок и ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, тогда как расы кеты из р. Поронай различались лишь по числу пилорических придатков и жаберных лучей. При этом по последнему признаку значимость выявлена только за счёт объёма выборки, хотя абсолютное различие по данному признаку между расами было практически таким же, как у кеты из р. Амур, объём выборки которой был невелик (табл. 2). Следовательно, по меристическим признакам, как и по ДНК-маркерам, различия между расами амурской кеты также были более значительными, чем у поронайской.

По размеру, массе и плодовитости осенняя кета превосходила летнюю в каждом из исследованных речных бассейнов (табл. 3). Более того, по этим признакам, так же как по генетическим и меристическим, выявля-

**Таблица 5.** Генетическая дифференциация кеты в пределах речного бассейна ( $\theta_p$ , %)

Внутрибассейновые различия	Речной бассейн	
	р. Амур	р. Поронай
Между расами	3.20 ± 0.15	1.07 ± 0.07
Между выборками осенней расы	0.91 ± 0.26 <sup>1</sup>	0.38 ± 0.11 <sup>2</sup>
Между выборками летней расы	1.54 ± 0.49 <sup>1</sup>	-0.14 ± 0.09 <sup>3</sup>

<sup>1</sup>Оценки 0.91 и 1.54 незначимо различаются.

<sup>2</sup>Возможно, уровень дифференциации осенней кеты р. Поронай несколько занижен, так как исследовали выборки только заводской рыбы, хотя доля осенней кеты естественного происхождения в этой реке невелика из-за сильного антропогенного давления.

<sup>3</sup>Отрицательная величина допускается методикой оценки  $\theta_p$  и означает заведомое отсутствие различий. Летняя кета р. Поронай имеет естественное происхождение и не была объектом массового заводского разведения. Однако не исключено, что в течение длительного времени она подвергается перелову, так как идёт на нерест во время горбушевой путины, вследствие чего может быть обеднена генетически из-за потери субпопуляции.

Примечание. Среднее значение и стандартную ошибку оценивали, как в табл. 4.

на подобная тенденция: бóльшие межрасовые различия у амурской кеты по сравнению с таковыми у поронайской кеты. Например, усреднённая по полу, годам и возрасту разница между расами по указанным признакам составила у амурской кеты 8.7 см, 1401 г и 1179 икринок, у поронайской – 2.0 см, 274 г и 222 икринки.

Наибольшие различия между расами кеты в каждом из речных бассейнов отмечены по числу пилорических придатков (табл. 2, 3). Этот признак имеет высокую генетическую детерминацию. Так, Циммерман с соавторами (Zimmerman et al., 2005) нашли у микижи *Oncorhynchus mykiss* три группы локусов с высоким суммарным вкладом в вариацию числа пилорических придатков (51.3%), а Чевассос с соавторами (Chevassus et al., 1979) показали, что наследуемость этого признака у микижи предельно высока ( $h^2 = 0.53$ ), при этом корреляция между средним числом пилорических придатков у родителей и потомков достигает 0.92. Кроме того, число пилорических придатков является адаптивно важным признаком, связанным с инкубационной температурой воды. Действительно, пилорические придатки у рыб, в том числе у лососевых, играют важную роль в пищеварении (Buddington, Diamond, 1986; Falk et al., 2013), в них экспрессируются мРНК инсулинподобного гормона роста (Shablott et al., 1995; Palamarchuk et al., 1997) и активируется трипсин. Через регуляцию трипсина температура воды на нерестилищах влияет на темпы роста молоди и размер взрослой особи (Jonsson, Jonsson, 2014). На *Salmo salar* показано, что при разной инкубационной температуре в пилорических придатках активируются генетически разные формы трипсина с разными кинетическими свойствами и с разным влиянием на усвояемость корма и темпы роста (Rungruangsak-Torrissen et al., 1998; Toyota et al., 2007). В работах по радужной форели выявлена корреляция

числа пилорических придатков и темпов роста (Bergot et al., 1981a, b), а также отмечено, что понижение инкубационной температуры воды способствует увеличению числа пилорических придатков (Chevassus et al., 1979). Эти результаты позволяют отчасти объяснить, почему число пилорических придатков у осенней кеты больше, чем у летней (см. табл. 2): оплодотворенная икра осенней кеты на нерестилищах с выходом грунтовых вод начинает инкубироваться при более низкой температуре, чем икра летней кеты на нерестилищах с подрусловым потоком.

#### Эволюционная дивергенция рас кеты

Высокая генетическая детерминация числа пилорических придатков и разные температурные режимы на разных типах нерестилищ создают основу для дивергентного отбора по этому признаку и эволюционно развившихся различий между сезонными расами. Различия между расами кеты по данному признаку носят количественный характер: хотя частотные распределения у летней и осенней рас кеты перекрываются (рис. 2), средние значения числа пилорических придатков у летней и осенней форм кеты значительно различаются (табл. 2). Такие различия могут сформироваться путём отбора за эволюционно короткое время, как это следует из теории количественной генетики (Фолкнер, 1985). Не исключено, что число пилорических придатков и другие морфофизиологические признаки образуют комплекс скоррелированных признаков, обуславливающих адаптацию рас кеты к условиям своих нерестилищ. Возможно, с эволюционных позиций следует взглянуть и на межвидовые различия по числу пилорических придатков. Так, филогенетически наиболее близкий к кете вид горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* нерестится на том же типе нерестилищ, что и летняя кета. При этом у горбуши среднее число пило-

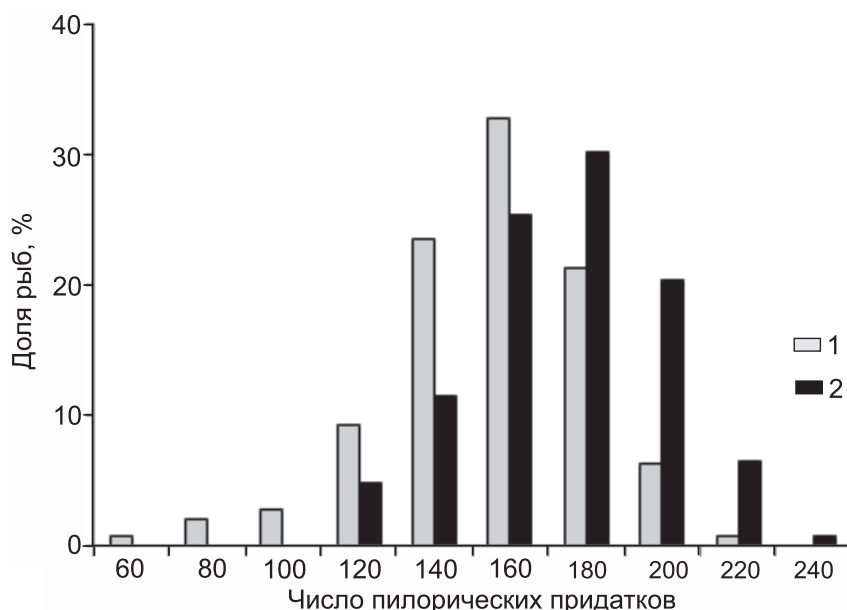


Рис. 2. Распределение числа пилорических придатков у кеты р. Поронай. 1 – летняя раса; 2 – осенняя раса.

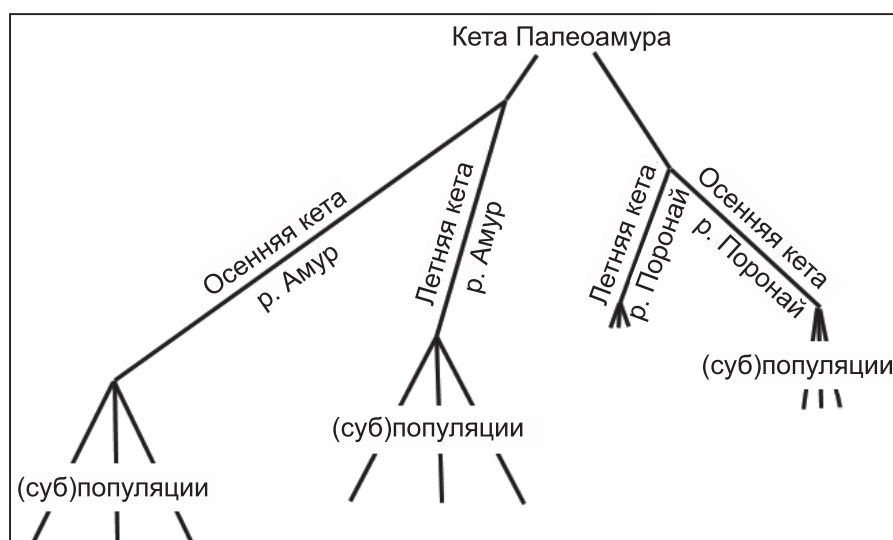


Рис. 3. Схема эволюционной дивергенции кеты Палеоамура на современные группировки кеты бассейнов рек Амур и Поронай, их сезонные расы и локальные популяции.

рических приращков гораздо ближе к таковому у летней кеты, чем у осенней, например, у горбуши из р. Амур их 135 (Берг, 1948) (см. табл. 2).

Отмеченные здесь более значительные морфологические различия между летней и осенней расами кеты из р. Амур по сравнению с таковыми у кеты из р. Поронай, можно объяснить с позиций сформулированной выше гипотезы следующим образом: адаптивная дивергенция сезонных рас кеты биотопически более разнообразной р. Амур началась гораздо раньше и достигла больших различий, чем у кеты р. Поронай. Эволюцию рас кеты в этих бассейнах можно представить в виде диаграммы (рис. 3).

Другим возможным фактором меньшей дивергенции рас кеты р. Поронай могла быть их гибридизация. Однако возможность совместного нереста производителей разных рас невелика, так как расы различаются не только типами используемых нерестилищ, что само по себе обеспечивает их репродуктивную изоляцию, но и временем нереста, которое генетически детерминировано у тихоокеанских лососей (McGregor et al., 1998), а естественный отбор способен нивелировать слабые межрасовые генные потоки.

Таким образом, в разных популяциях проходных лососей инкубация икры может проходить в разных средовых условиях, в частности, при разных температурных режимах. Первичным в популяционной организации вида являются условия среды обитания, которые через вызванный ими естественный отбор, миграционные барьеры и прочие факторы эволюционно формируют генетическое и фенотипическое своеобразие популяционных группировок (Животовский, 2016).

Стада кеты рек Амур и Поронай генетически сильно различаются, в связи с чем рыбы этих речных бассейнов взаимно идентифицируются с большой вероятностью. В каждом из этих стад следует выделить по две основ-

ные популяционные группировки кеты – летнюю и осеннюю расы, так как их эволюционная динамика затронула и ДНК-маркеры, и морфо-физиологические признаки. Каждую из сезонных рас кеты данных речных бассейнов необходимо рассматривать в качестве независимой единицы запаса, т.е. отдельно прогнозировать и оценивать воспроизводство, отдельно разрабатывать для них охранные и восстановительные программы. В частности, при искусственном разведении перевозки между стадами кеты рек Амур и Поронай нерациональны из-за больших генетических различий между стадами. К тому же, в каждом из этих речных бассейнов сезонные расы кеты должны воспроизводиться интактно – без скрещивания друг с другом.

Авторы приносят благодарность директору ЛПЗ "Побединский" В.А. Шагалову и всем его сотрудникам за активное содействие в осуществлении данной работы, а также В.Г. Самарскому (ФГБУ "Сахалинрыбвод") за организацию многолетних работ по изучению летней кеты на о-ве Сахалин.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биол. моря. 2011. Т. 37, № 1. С. 39–47.
- Берг Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. Отд. математ. и естеств. наук. 1934. Т. 5. С. 711–732.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. 4-е изд. Ленинград: АН СССР. 1948. 466 с.
- Бирман И.Б. Динамика численности и современное состояние запасов кеты и горбуши в бассейне Амура // Тр. совещ. по лососевому хозяйству Дальнего Востока. М.: АН СССР. 1954. С. 22–37.
- Вейр Б. Анализ генетических данных. Дискретные генетические признаки. М.: Мир. 1995. 400 с.



- Воловик С.П., Ландышевская А.Е. Некоторые вопросы биологии осенней кеты Сахалина // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 65. С. 108–118.
- Григо Л.Д. О морфологических отличиях летней и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Докл. АН СССР. 1953. Т. 92, № 6. С. 1225–1228.
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел: монография. М.: ВНИРО. 2002. 248 с.
- Двинин П.А. Лососи Сахалина и Курил. М.: Глав. госинспекция по охране рыбных запасов и регулированию рыболовства при Совете Министров СССР. 1959. 37 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука. 1991. 271 с.
- Животовский Л.А. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbusha*) // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53. С. 371–376.
- Животовский Л.А. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биол. моря. 2016. Т. 42, № 5. С. 323–333.
- Иванкова Е.В. Популяционно-генетический анализ сезонных рас и локальных стад кеты *Oncorhynchus keta* некоторых районов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 229–237.
- Иванкова Е.В., Ефремов В.В. Географическая изменчивость и темпоральная дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* некоторых районов Дальнего Востока России // Генетика. 2009. Т. 45. С. 813–824.
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И. Состояние запасов кеты в основных районах её воспроизводства в Сахалинской области в 2009 г. // Бюл. № 4 реализации "Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей". Владивосток: ТИНРО-Центр. 2009. С. 34–38.
- Куликова Н.И. Локальные стада кеты советского Дальнего Востока: Дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск: АоТИНРО. 1970. 282 с.
- Лапина А.Е. К методике подсчета пилорических придатков у рыб // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 177. С. 295–297.
- Лапина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Искусственное воспроизводство летней кеты при низких температурах воды в период выдерживания: перспективы замены горбуши летней кетой на холодноводных лососевых рыбоводных заводах // Вопр. рыболовства. 2014. Т. 15, № 2. С. 238–249.
- Лапина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Летняя кета Сахалина: происхождение, биологические особенности, перспективы использования // Уч. зап. СахГУ. 2015. № 1 (11–12). С. 77–81.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука. 1972. 548 с.
- Пасечник О.И., Шмигирилов А.П. Оценка численности амурской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) по результатам мечения // Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. Владивосток: Дальнаука. 2008. С. 294–303.
- Полякова Н.Е., Семин А.В., Брыков В.А. Изменчивость митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и её связь с палеогеологическими событиями в северо-западной части Пацифики // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1388–1396.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1966. 375 с.
- Рослый Ю.С. Динамика и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во. 2002. 210 с.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Алтухов Ю.П. Геноеографическое исследование популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части видового ареала // Генетика. 1992. Т. 28, № 1. С. 76–91.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. и др. Генетическая дифференциация кеты бассейна Амура // Генетика. 1994. Т. 30, № 4. С. 518–528.
- Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей // М.: Изд-во МГУ. 1975. 335 с.
- Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат. 1985. 486 с.
- Bergot P., Blanc J.M., Escaffre A.M. Relationship between number of pyloric caeca and growth in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) // Aquaculture. 1981a. Vol. 22. P. 81–96.
- Bergot P., Blanc J.M., Escaffre A.M., Poisson H. Effect of selecting sires according to their number of pyloric caeca upon the growth of offspring in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) // Aquaculture. 1981b. Vol. 25. P. 207–215.
- Buddington R.K., Diamond J.M. Aristotle revisited: the function of pyloric caeca in fish // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1986. Vol. 83, no. 20. P. 8012–8014.
- Chevassus B., Blanc J.M., Bergot P. Déterminisme génétique du nombre de caeca pyloriques chez la Truite fario (*Salmo trutta*, Linné) et la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*, Richardson). II. – Effet du génotype du milieu d'élevage et de l'alimentation sur la réalisation du caractère chez la Truite arc-en-ciel // Ann. Génét. Sél. Anim. 1979. Vol. 11. P. 79–92.
- Falk K., Bjerkås I., Koppang E.O. Intestinal morphology of the wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Morphol. 2013. Vol. 274, no. 8. P. 859–876.
- Jonsson B., Jonsson N. Early environment influences later performance in fishes // J. Fish Biol. 2014. Vol. 85, no. 2. P. 151–188.
- Lewis P.O., Zaykin D. Genetic data analysis: Computer program for the analysis of allelic data. 2001. <<http://phylogeny.uconn.edu/software/>>
- McGregor A.J., Lane S., Thomason M.A. et al. Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon // North Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. 1998. Vol. 1. P. 262–273.
- Palamarchuk A.Y., Holthuisen P.E., Müller W.E. et al. Organization and expression of the chum salmon insulin-like growth factor II gene // FEBS Lett. 1997. Vol. 416, no. 3. P. 344–348.
- Rungruangsak-Torrissen K., Pringle G.M., Moss R., Houlihan D.F. Effects of varying rearing temperatures on expression of different trypsin isozymes, feed conversion efficiency and growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Fish Physiol. Biochem. 1998. Vol. 19, no. 3. P. 247–255.
- Shablott M.J., Cheng C.M., Bolt D., Chen T.T. Appearance of insulin-like growth factor mRNA in the liver and pyloric caeca of a teleost in response to exogenous growth hormone // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1995. Vol. 92, no. 15. P. 6943–6946.
- Toyota E., Iyaguchi D., Sekizaki H. et al. Kinetic properties of three isoforms of trypsin isolated from the pyloric caeca of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Biol. Pharm. Bull. 2007. Vol. 30, no. 9. P. 1648–1652.
- Zimmerman A.M., Wheeler P.A., Ristow S.S., Thorgaard G.H. Composite interval mapping reveals three QTL associated with pyloric caeca number in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Aquaculture. 2005. Vol. 247. P. 85–95.