МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE) ИЗ РЕК АМУР И ТУМНИН

Н.С. Романов

Институт биологии моря ДВО РАН, ул. Пальчевского, 17, Владивосток, 690041, Россия. E-mail: n_romanov@inbox.ru

Приведено описание морфологической изменчивости кеты *Oncorhynchus keta* из рек Амур и Тумнин. Основной упор сделан на исследование флуктуирующей асимметрии (ФА) как показателя стабильности развития; с этой целью использованы четыре признака и различные показатели ФА. Отмечаются достоверные различия в уровне ФА, а значит и стабильности развития кеты исследованных популяций, что связано, на наш взгляд, с различиями в условиях эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. Высокий уровень ФА у летней амурской кеты можно объяснить тем, что она нерестится на подрусловом потоке, где температурный и газовый режим нестабилен. Показано, что каждая из популяций отличается своей картиной соотношения дисперсий ФА по исследованным признакам. По средним значениям признаков также отмечаются значительные различия между этими популяциями кеты.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE) FROM AMUR AND TUMNIN RIVERS

N.S. Romanov

Institute of Marine Biology, Russian Academy of Sciences, Far East Branch, Palchevsky st., 17, Vladivostok, 690041, Russia. E-mail: n_romanov@inbox.ru

Description of morphological variability of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Amur and Tumnin rivers is presented. The main object of investigation is fluctuating asymmetry (FA) as an indicator of development stability; four features and different meanings of FA have been used for this purpose. The reliable differences are found in the level of FA and, therefore, in development stability of chum salmon in investigated populations, to our mind, this fact is caused by the differences in conditions of embryonic and early postembryonic development. High level of FA in summer chum salmon from the Amur River is obliged to that it spawns at intragravel flow, where temperature and gas conditions are not stable. It is shown that each of populations has its own picture of correlation of FA dispersions with respect to the analyzed features. The significant differences of Chum Salmon of these populations are also found with respect to the average meanings of features.

Как известно в бассейне р. Амур обитают две расы кеты – летняя и осенняя (Берг, 1948, 1953; Абакумов, 1961; Леванидов, 1969; Куликова, 1972; Смирнов, 1975; и др.). Л.С. Берг в свое время, выделил осеннюю амурскую кету в подвид *Oncorhynchus keta* infraspecies *autumnalis*. Различаются они не только сроками хода и нереста, но и, что особенно важно, местами откладки икры: летняя кета нерестится на подрусловом потоке, а осенняя – в местах выхода грунтовых вод (Кузнецов, 1937; Смирнов, 1947; Леванидов, 1969). Таким

образом, между этими расами кеты в Амуре имеется, как темпоральная, так и биотопическая изоляция. Наряду с этим наблюдается и географическая изоляция, которая обусловлена тем, что разные расы часто нерестятся в разных притоках Амура, а при нересте в одном притоке нерестилища осенней кеты всегда располагаются значительно выше по течению, чем таковые летней (Абакумов, 1961; Световидова, 1961). Кроме этого имеются различия в размерах, весе, плодовитости и некоторых других признаках (Кузнецов, 1928; 1937; Ловецкая, 1948; Бирман, 1952, 1956; и др.). Отличаются они морфологически, а также строением хромосом и структурой митохондриальной ДНК (Куликова, 1971, 1972; Полякова и др., 2006). В р. Тумнин нерестится только осенняя раса кеты, которая откладывает икру на выходе грунтовых вод.

Флуктуирующая асимметрия проявляется в незначительных ненаправленных различиях между сторонами тела, которые, видимо, не имеют самостоятельного адаптивного значения и не оказывают ощутимого влияния на жизнеспособность индивидуумов. Она является выражением внутрииндивидуального разнообразия как проявления стохастической изменчивости развития. В связи с этим анализ флуктуирующей асимметрии возможен лишь на уровне групп индивидуумов (Захаров, 1987). Некоторые авторы отмечали, что флуктуирующая асимметрия, являясь отражением стабильности развития, может колебаться в значительных пределах в зависимости от условий развития (Tebb, Thoday, 1954a, b; Beardmore, 1960; Valentine, Soule, 1973; Захаров, 1981). Это заключение нашло подтверждение в наших работах по флуктуирующей асимметрии кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, нерки *O. nerka* Walbaum и серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Romanov, 1995, 1997; Романов, 2001; Романов, Ковалев, 2004, 2005).

В связи с тем, что флуктуирующая асимметрия является показателем стабильности развития, некоторые специалисты предложили использовать ее для контроля состояния окружающей среды через оценку состояния природных популяций (Valentine et al., 1973; Ames et al., 1979; Zakharov, Ruban, 1985; Jagoe, Haines, 1985; Захаров, 1987; Захаров, Кларк, 1993; Захаров, Крысанов, 1996; Захаров и др., 2000а, б; Захаров и др., 2001; Чубинишвили, 1998; Гилева, Нохрин, 2001; и др.). Целесообразность такого подхода не вызывает сомнений, так как нормальное функционирование экосистем и сохранение отдельных видов зависит от состояния конкретных популяций.

Исследование флуктуирующей асимметрии представляет значительный интерес, так как она является показателем стабильности развития и отражает условия эмбрионального и раннего постэмбрионального развития (Захаров, 1987). В связи с этим она может быть использована для целей мониторинга за популяциями животных, а также как популяционный показатель.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили следующие выборки кеты: летняя из нижнего течения р. Амур, осенняя из р. Анюй (правый приток р. Амур) и осенняя из р. Тумнин. Объем собранного материала отображен в табл. 1. Были проанализированы легко оцениваемые билатеральные признаки: число ветвистых лучей в грудных (P) и брюшных (V) плавниках, число заглазничных костей (porb) и число каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости (porb-I). Подробно методика обработки материала описана нами ранее (Романов, Ковалев, 2004).

При исследовании флуктуирующей асимметрии были использованы следующие признаки: число ветвистых лучей в грудных (P) и брюшных (V) плавниках, число заглазничных

костей (porb), число каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости (porb-1). ФА оценивалась по следующим показателям: 1) доля асимметричных рыб в выборке, 2) доля асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке, 3) доля асимметричных особей по каждому из признаков от общего числа случаев асимметрии в выборке, 4) дисперсия флуктуирующей асимметрии. Поскольку отдельные особи могут быть асимметричными не только по одному, но и по нескольким признакам, первый показатель, на наш взгляд, оценивает уровень ФА не очень объективно, как правило, занижая его. Поэтому для интегрирующей оценки ФА по нескольким признакам был применен и такой показатель, как 5) средняя частота асимметричного проявления на признак (Захаров и др., 2001):

$$ЧА=(\Sigma X_i)/n,$$

где X_i – число асимметричных признаков у каждой особи, поделенное на число используемых признаков, n – число особей в выборке. Достоверность различий ДФА определялась по величине F – критерия Фишера, а ЧА и средних значений признаков по величине t_{st} – критерия Стьюдента (Плохинский, 1970).

Результаты и обсуждение

Доля асимметричных рыб в выборке амурской летней кеты была больше, чем у амурской осенней кеты и кеты из р. Тумнин (82 %, 53 % и 69,8 % соответственно). Доля рыб, асимметричных по одному признаку, составляла у летней амурской кеты 50 %, а у осенней амурской и тумнинской кеты этот показатель заметно больше (67,9 % и 59,7 % соответственно), а доля асимметричных по двум признакам примерно одинакова во всех исследованных популяциях (31,7 %, 28,3 % и 35,8 % соответственно). Доля особей асимметричных по трем признакам максимальна в выборке летней амурской кеты (17,1 %), а у амурской осенней и тумнинской кеты почти в четыре раза меньше (3,8 % и 4,5 % соответственно). У летней амурской кеты встречались рыбы асимметричные по четырем признакам (1,2 %) (табл. 1).

Таблица 1

Доля асимметричных (Асим, %) и симметричных (Сим, %) особей у кеты из рек Амур и Тумнин

Форма, водоем	N	Асим	Сим	Доля асимметричных рыб по разному числу признаков, %			
				1	2	3	4
Летняя, Амур	100	82,0	18,0	50,0	31,7	17,1	1,2
Осенняя, Амур	100	53,0	47,0	67,9	28,3	3,8	-
Осенняя, Тумнин	96	69,8	30,2	59,7	35,8	4,5	-

Амурская осенняя кета выделяется самой низкой долей асимметричных рыб по числу ветвистых лучей в грудных плавниках (19,4 %); у тумнинской кеты этот показатель в два с лишним раза больше (45,4 %), а амурская летняя кета занимает промежуточное положение (32,4 %). Для амурской осенней и тумнинской кеты характерна максимальная доля асимметричных случаев по числу ветвистых лучей в брюшных плавниках (13,9 % и 14,4 % соответственно), а у амурской летней кеты величина этого показателя заметно

меньше (11,5 %). Доля особей, асимметричных по числу заглазничных костей, максимальна у осенней амурской кеты (31,9 %), а у летней амурской и особенно у тумнинской кеты эта доля намного меньше (23,7 % и 8,2 % соответственно) и по числу каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости, а у осенней амурской кеты – как по числу каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости, так и по числу заглазничных костей. Среди асимметричных случаев доля таковых по числу ветвистых лучей в грудных плавниках, наиболее велика у кеты из р. Тумнин (45,4 %), а у амурской летней и, особенно, у амурской осенней кеты – значительно меньше (32,4 % и 19,4 % соответственно). Доля асимметричных случаев по числу каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости примерно одинакова у амурской летней (32,4 %) и тумнинской (32,0 %) кеты, а у амурской осенней величина этого показателя несколько больше (34,7 %) (табл. 2).

Таблица 2

Доля асимметричных по отдельным признакам особей от числа случаев асимметрии и средняя частота асимметричного проявления на признак (ЧА) у кеты из рек Амур и Тумнин

Форма, водоем	Доля асимметричных рыб по признакам от числа случаев асимметрии, %				ЧА
	P	V	porb	porb-1	
Летняя, Амур	32,4	11,5	23,7	32,4	0,350±0,02
Осенняя, Амур	19,4	13,9	31,9	34,7	0,175±0,02
Осенняя, Тумнин	45,4	14,4	8,2	32,0	0,250±0,02

Минимальное значение дисперсии флуктуирующей асимметрии по числу ветвистых лучей в грудных плавниках отмечается для осенней амурской кеты (0,141), а у летней амурской и тумнинской кеты ее значение в три с лишним раза больше (0,460 и 0,463 соответственно). По числу ветвистых лучей в брюшных плавниках наименьшим значением дисперсии флуктуирующей асимметрии также характеризуется осенняя амурская кета (0,101), которая достоверно отличается по этому показателю как от летней амурской (0,162), так и от тумнинской (0,147) кеты ($p<0,01$ и $p<0,05$ соответственно). Минимальное значение дисперсии флуктуирующей асимметрии по числу заглазничных костей отмечается для кеты из р. Тумнин (0,084); у осенней (0,293) и, особенно, у летней (0,394) амурской кеты этот показатель значительно выше ($p<0,001$). Осенняя амурская кета отличается минимальной дисперсией флуктуирующей асимметрии по числу каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости (0,252); у летней амурской кеты (0,454) этот показатель существенно выше ($p<0,01$), а тумнинская кета (0,326) занимает промежуточное положение (табл. 3).

По средней частоте асимметричного проявления на признак наименьшим значением характеризуется осенняя амурская кета (0,175), у кеты из р. Тумнин этот показатель несколько больше (0,250), а максимальное значение отмечается у летней амурской кеты (0,350), которым она достоверно отличается от осенней амурской кеты ($p<0,05$) (табл. 3). Так как флуктуирующая асимметрия является показателем стабильности развития, то можно говорить, что эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие осенней кеты

рек Амур и Тумнин было более стабильно, а значит проходило в лучших условиях, чем у летней амурской кеты. Особенно хорошо это демонстрирует такой показатель, как средняя частота асимметричного проявления на признак. Причиной пониженной стабильности развития летней амурской кеты может быть то, что нерестится она на подрусловом потоке, где температурный и газовый режимы не такие стабильные, как в гнездах осенней кеты, нерест которой проходит на выходе грунтовых вод.

Таблица 3

Дисперсия флуктуирующей асимметрии у кеты из рек Амур и Тумнин

Форма, водоем	P	V	porb	porb-1
Летняя, Амур	0,460	0,162	0,394	0,454
Осенняя, Амур	0,141	0,101	0,293	0,252
Осенняя, Тумнин	0,463	0,147	0,084	0,326

Число ветвистых лучей в грудных плавниках у кеты исследованных выборок колеблется от 13 до 16. Наименьшее среднее число ветвистых лучей в грудных плавниках отмечается у тумнинской кеты (14,17), а у летней (14,32) и, особенно, у осенней (14,42) амурской кеты значение этого показателя намного больше. При этом тумнинская кета достоверно отличается как от летней ($p<0,05$) так и от осенней ($p<0,001$) амурской кеты по среднему числу ветвистых лучей в грудных плавниках (табл. 4).

Таблица 4

Средние - M±m (над чертой) и колебания (под чертой) значений признаков кеты из рек Амур и Тумнин

Форма, водоем	P	V	porb	porb-1
Летняя, Амур	14,32±0,05 13-16	8,97±0,02 8-10	3,76±0,03 2-5	3,12±0,04 2-5
Осенняя, Амур	14,42±0,04 13-16	9,14±0,03 9-10	3,82±0,03 2-4	3,24±0,03 2-5
Осенняя, Тумнин	14,17±0,05 13-16	8,95±0,03 8-10	3,94±0,02 3-4	3,54±0,04 2-5

Число ветвистых лучей в брюшных плавниках у летней амурской и осенней тумнинской кеты варьирует в одинаковых пределах (8–10), а у осенней амурской кеты пределы колебания этого признака немного меньше (9–10). Летняя амурская и осенняя тумнинская кета практически не различаются между собой средним числом ветвистых лучей в брюшных плавниках (8,97 и 8,95 соответственно). У осенней амурской кеты этот показатель заметно выше (9,14) и по его величине она достоверно отличается от летней амурской ($p<0,001$) и тумнинской ($p<0,001$) кеты (табл. 4).

Минимальным колебанием числа заглазничных костей отличается тумнинская кета (3–4), а максимальным – летняя амурская (2-5); осенняя амурская кета – занимает промежуточное положение (2–4). Летняя амурская (3,76) кета практически не отличается от

осенней амурской (3,82) средним значением числа заглазничных костей. Осенняя тумнинская кета (3,94) достоверно отличается по этому показателю как от летней ($p<0,001$), так и от осенней ($p<0,001$) амурской кеты (табл. 4).

Число каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости в исследованных выборках кеты колеблется от 2 до 5. Минимальное среднее число каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости характерно для летней амурской кеты (3,12), у осенней амурской кеты (3,24) оно существенно больше ($p<0,05$). У тумнинской кеты (3,54) отмечается максимальное значение этого показателя, по которому она достоверно отличается и от летней ($p<0,001$), и от осенней ($p<0,001$) амурской кеты (табл. 4).

Таким образом, мы можем констатировать достоверные отличия летней амурской кеты от осенней амурской по двум признакам: среднее число ветвистых лучей в брюшных плавниках и среднее число каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости. Для осенней кеты характерна большая величина средних значений обоих признаков. Тумнинская кета достоверно отличается от обеих рас амурской кеты меньшим средним числом ветвистых лучей в грудных плавниках и большей величиной средних значений числа заглазничных костей и числа каналов второго порядка сейсмосенсорной системы на первой заглазничной кости. Кроме того, тумнинская кета отличается от осенней амурской кеты достоверно меньшим средним значением числа ветвистых лучей в брюшных плавниках. Следовательно, по средним значениям использованных в работе признаков летняя и осенняя амурская кета более схожи между собой, хорошо отличаясь от тумнинской осенней кеты.

Литература

Абакумов В.А. 1961. Сезонные расы проходных рыб // Вопр. ихтиологии. Вып. 17. С. 179–190.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: изд-во АН СССР. 466 с.

Берг Л.С. 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: изд-во АН СССР. С. 242–260.

Бирман И.Б. 1952. Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 37. С. 109–127.

Бирман И.Б. 1956. Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопр. ихтиологии. Вып. 7. С. 158–173

Гилева Э.А., Нохрин Д.Ю. 2001. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у восточноевропейской полевки из зоны радиационного неблагополучия // Экология. № 1. С. 44–49.

Захаров В.М. 1981. Асимметрия морфологических структур животных как показатель незначительных изменений состояния среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 4. Л.: Гидрометиздат. С. 59–66.

Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. 216 с.

Захаров В.М., Кларк Д.М. 1993. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Моск. отд. Междунар. фонда Биотест. 68 с.

Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. 1996. Последствия чернобыльской катастрофы: здоровье среды. М.: Центр эколог. политики России. 170 с.

Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Баранов А.С. и др. 2000а. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экол. политики России. 68 с.

Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. 2000б. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экол. политики России. 318 с.

Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. 2001. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. Т. 32, № 6. С. 404–421.

Кузнецов И.И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТОНС. Владивосток. Т. 2, вып. 3. С. 1–195.

Кузнецов И.И. 1937. Кета и ее воспроизводство. Хабаровск: Дальгиз. 175 с.

Куликова Н.И. 1971. Внутривидовая изменчивость кариотипов кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. Т. 11, вып. 6. С. 1106–1111.

Куликова Н.И. 1972. Изменчивость и пути формообразования у кеты // Вопр. ихтиологии. Т. 12, вып. 2. С. 211–225.

Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. С. 3–243.

Ловецкая Е.А. 1948. Материалы по биологии амурской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 27. С. 115–137.

Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. Москва: Изд-во МГУ. 367 с.

Полякова Н.Е., Семина А.В., Брыков В.А. 2006. Изменчивость митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и ее связь с палеогеографическими событиями в северо-западной части Пацифики // Генетика. Т. 42, № 10. С. 1388–1396.

Романов Н.С. 2001. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 328–335.

Романов Н.С., Ковалев М.Ю. 2004. Флуктуирующая асимметрия серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. Т. 44, № 1. С. 109–117.

Романов Н.С., Ковалев М.Ю. 2005. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandti* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 481– 491.

Световидова А.А. 1961. Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. Вып. 17. С. 14–23.

Смирнов А.Г. 1947. Состояние запасов Амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. Т. 25. С. 33–51.

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: изд-во МГУ. 335 с.

Чубинишвили А.Т. 1998. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе средней Волги // Экология. № 1. С. 71–74.

Ames L.J. Felley J.D., Smith M.H. 1979. Amounts of asymmetry in centrarchid fish inhabiting heated and nonheated reservoirs // Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 108. P. 489–495.

Beardmore J.A. 1960. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures// Amer. J. Physiol. Anthrop. Vol. 14. P. 411–422.

Jagoe C.H., Haines T.A. 1985. Fluctuating asymmetry in fishes inhabiting acidified and unacidified lakes // Can. J. Zool. Vol. 83, N 1. P. 130–138.

Romanov N.S. 1995. Fluctuating asymmetry in Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Martime Province // J. Ichthyol. Vol. 35, N 9. P. 171–182.

Romanov N.S. 1997. Fluctuating asymmetry and salmon rearing // J. Morphol. Vol. 232, N 3. P. 317.

Tebb G., Thoday J.M. 1954a. Genetic effects of diurnal temperature change in laboratory populations of Drosophila melanogaster // Proc. IX Int. Congr. Genet. Caryol. Vol. 1. P. 789–791.

Tebb G., Thoday J.M. 1954b. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in Drosophila melanogaster // Nature. Vol. 174. P. 1109–1110.

Valentine D.V., Soule M. 1973. Effect of p,p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis* // Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. Vol. 71. P. 921–925.

Valentine D.V., Soule M.E., Samollov P. 1973. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress // Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. Vol. 71. P. 357–370.

Zakharov V.M., Ruban G.I. 1985. The disturbance of developmental stability as an indicator of anthropogenic influence on animal population in the Baltic Sea Basin // Symp. Ecol. invest. Baltic. Sea environ. Riga, USSR, 1983. Helsinki: Valkion Painatukeskus. P. 526–536.