УДК 575.21: 597.553.2

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ САМОК И САМЦОВ СЕВЕРООХОТОМОРСКОЙ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) В ПЕРИОД АНАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ

Агапова Г. А., Бачевская Л. Т.

ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: galina.agapova.61@mail.ru; gekki54@mail.ru

Проведен анализ фенетической изменчивости кеты разных сроков анадромной миграции в рр. Ола, Армань, Яна и Тауй. Обнаружена темпоральная неоднородность производителей, проявившаяся по разным фенам. Показано, что самцы кеты были более гетерогенны, чем самки. Установлено, что повышение уровня разнообразия кеты происходило в периоды, совпадающие с пиками ее миграционной активности. Показано, что выборки производителей разного времени нерестовой миграции дифференцированы на две группы, соответствующие срокам хода ранней и поздней форм североохотоморской кеты. В то же время отмечено отсутствие сопряженности между флуктуациями значений показателя фенетического разнообразия у самок и самцов в период нерестового хода.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, самки, самцы, анадромная миграция, темпоральная неоднородность, фенетическое разнообразие, североохотоморское побережье.

DOI: 10.34078/1814-0998-2020-3-83-93

ВВЕДЕНИЕ

Исследованию кеты посвящено большое количество работ. Одним из важнейших направлений в изучении популяционной структуры этого вида является исследование темпоральной дифференциации. Такая информация необходима для организации рационального ведения промысла и искусственного воспроизводства. В связи с этим исследования нерестовых группировок производителей не теряют своей актуальности и ведутся на всем ареале вида (Макоедов и др., 2009; Иванкова, Ефремов, 2009; Кузищин и др., 2010; Кловач, Ельников, 2013; Животовский и др., 2017; Иванков, Иванкова, 2017; и др.). Североохотоморская кета не является исключением. Результаты ихтиологических и генетических исследований показали, что для ряда ее популяций характерна темпоральная гетерогенность (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Медников и др., 1988; Бачевская, 1992; Макоедов, Бачевская, 1992; Черешнев и др., 2002; Волобуев и др., 2005; Бачевская, Агапова, 2009, 2017; Макоедов и др., 2009; Бачевская, Переверзева, 2012; Волобуев, Грушинец, 2019; и др.). Было отмечено, что нерестовые подходы кеты в реки северного побережья Охотского моря состоят из потоков

ранней и поздней форм, которые по срокам миграции перекрываются между собой (Черешнев и др., 2002; Бачевская, Велижанин, 2003; Волобуев, Марченко, 2011).

Для исследования кеты из рек североохотоморского побережья с 90-х гг. прошлого столетия, наряду с ихтиологическими и генетическими методами, применялся популяционно-фенетический подход, основанный на учете дискретных вариантов пятнистости тела рыб (Макоедов, Бачевская, 1992; Макоедов, Коротаева, 1999; Агапова и др., 2002, 2010; Велижанин, Пустовойт, 2002; и др.). Наиболее детально изучались популяции крупных рек Тауйской губы Охотского моря. Результаты фенетических исследований подтвердили наличие темпоральной неоднородности кеты указанного региона (Агапова и др., 2002, 2010; Велижанин, Пустовойт, 2002; Бачевская, Агапова, 2009, 2017). Под темпоральной гетерогенностью подразумевается изменчивость ряда признаков (генетических, фенетических), проявляющаяся у производителей разных сроков нерестовой миграции в пределах одной реки. В одних популяциях гетерогенность, по-видимому, обусловлена наличием сезонных рас (Бачевская, Велижанин, 2003; Бачевская, Переверзева, 2012). В других неоднородность отражает характер объединения рыб при заходе в реку и при этом не связана с динамикой нере-

стовой миграции (Макоедов, Бачевская, 1992). В третьих вызвана изменчивостью совокупности условий, в которых происходит развитие молоди, и наличием экологических группировок (Волобуев, Рогатных, 1997; Черешнев и др., 2002). Наряду с перечисленными причинами и их комплексом неоднородность кеты может быть также связана с изменением соотношения полов в разные периоды нерестового хода при условии, что самки и самцы различаются по исследованным маркерам. У тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* половая изменчивость, наряду с онтогенетической и брачной, является одним из основных источников внутривидового разнообразия (Горшков, Горшкова, 1988). Публикаций, в которых рассматриваются различия самок и самцов по наличию и частоте полиморфных признаков, немного. Тем не менее на примере горбуши было показано, что по ряду морфометрических и экстерьерных признаков самцы по сравнению с самками более вариабельны. Данные, полученные на основе изучения белкового полиморфизма, не столь однозначны (Горшков, Горшкова, 1988; Ефремов, 1999; Москалейчик, 2007; Пустовойт, 2008; Агапова, 2011; и др.). Результаты исследований, включавших анализ фенетических характеристик самок и самцов кеты из некоторых рек североокеанского побережья, показали, что различия между ними не всегда были достоверны и в разные годы проявлялись по разным фенам. Это не позволило выявить маркеры, однозначно определяющие дифференциацию рыб по половому признаку. Отметим, что опубликованные сведения базировались на немногочисленных или единичных выборках (Агапова и др., 2002; Велижанин, Пустовойт, 2002). Для на-

стоящего исследования были использованы материалы, наиболее полно характеризующие производителей разных сроков нерестового хода. Целью данной работы было изучение изменчивости фенетических признаков самок и самцов кеты в период анадромной миграции в рр. Ола, Армань, Яна и Тауй.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили выборки самок и самцов североокеанской кеты разных периодов нерестовой миграции, взятые в предустьевых участках рек (рис. 1), где особи, практически, не имеют брачного наряда. Дата, объем выборок кеты и частоты распределения фенов представлены в табл. 1. В качестве фенетических маркеров использовались дискретные варианты пятнистости тела рыб. На выделенных участках: рыло (ПГ), межглазничный отдел головы (МГ), заглазничный отдел головы (ЗГ), спинной (СП), жировой (ЖП) и хвостовой (ХП) плавники определяли наличие (фен «пятна есть») или отсутствие (фен «пятна нет») четко различимых черных пигментных пятен. Основным считали фен «пятна есть» (Макоедов, Овчинников, 1992). Гетерогенность кеты в период анадромной миграции оценивали с помощью критерия χ^2 Пирсона посредством программы Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 1984–2001). Внутривидовое разнообразие (μ) выборок кеты и достоверность различий по этому показателю определяли при помощи двустороннего t-критерия Стьюдента (Животовский, 1991). Оценку тесноты связи между распределением значений показателя разнообразия в выборках самок и самцов разного времени нерестового хода проводили, используя коэффициент ранговой корреляции Спирмена, в программе Statistica v. 6.0 (StatSoft Inc., 1984–2001). Дендрограммы строили методом ближайшего соседа (Neighbour-Joining) (Saitou, Nei, 1987) с помощью пакета программ MEGA 5.05 (Tamura et al., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ частот фенов в выборках кеты из рр. Ола, Армань, Яна и Тауй в период анадромной миграции позволил отметить ряд особенностей в их распределении. В исследованных популяциях соотношение частот фенов различалось и изменялось в течение нерестовой миграции (см. табл. 1). У самок и самцов из ольской, арманской и тауйской популяций фен «пятна есть» с наибольшей частотой встречался на спинном и жировом плавни-

Рис. 1. Карта-схема с указанием речных систем и точек сбора материала

Fig. 1. Schematic map with the river systems and collection points

Таблица 1. Частоты фенотипов (p), статистические ошибки (s) в выборках самок и самцов североохотоморской кеты

Table 1. Frequencies of phenes (p), statistical errors (s) in samples of females and males of the North Okhotsk chum salmon

Дата	Пол	N	ПГ		МГ		ЗГ		СП		ЖП		ХП	
			p	s	p	s	p	s	p	s	p	s	p	s
р. Ола														
15.07.2009	Самки	25	0.320	0.093	0.200	0.080	0.400	0.098	0.720	0.090	0.600	0.098	0.360	0.096
	Самцы	25	0.280	0.090	0.400	0.098	0.560	0.099	0.880	0.065	0.880	0.065	0.560	0.099
20.07.2009	Самки	29	0.241	0.079	0.207	0.075	0.483	0.093	0.828	0.070	0.690	0.086	0.621	0.090
	Самцы	21	0.190	0.086	0.190	0.086	0.429	0.108	0.905	0.064	0.810	0.087	0.619	0.106
24.07.2009	Самки	46	0.217	0.061	0.326	0.069	0.457	0.073	0.870	0.050	0.674	0.069	0.543	0.073
	Самцы	54	0.204	0.055	0.296	0.062	0.407	0.067	0.759	0.058	0.704	0.062	0.574	0.067
05.08.2009	Самки	22	0.091	0.061	0.273	0.095	0.227	0.089	0.545	0.106	0.727	0.095	0.409	0.105
	Самцы	28	0.036	0.035	0.250	0.082	0.250	0.082	0.536	0.094	0.571	0.094	0.679	0.088
15.08.2009	Самки	43	0.140	0.053	0.209	0.062	0.209	0.062	0.395	0.075	0.558	0.076	0.651	0.073
	Самцы	57	0.158	0.056	0.211	0.054	0.316	0.062	0.491	0.066	0.544	0.066	0.579	0.065
р. Армань														
29.07.1993	Самки	49	0.184	0.055	0.347	0.068	0.449	0.071	0.633	0.069	0.796	0.058	0.551	0.071
	Самцы	51	0.216	0.058	0.451	0.070	0.529	0.070	0.686	0.065	0.765	0.059	0.667	0.066
05.08.1993	Самки	45	0.044	0.031	0.111	0.047	0.222	0.062	0.600	0.073	0.622	0.072	0.667	0.070
	Самцы	55	0.073	0.035	0.127	0.045	0.291	0.061	0.636	0.065	0.600	0.066	0.691	0.062
15.08.1993	Самки	32	0.281	0.079	0.281	0.079	0.438	0.088	0.750	0.077	0.750	0.077	0.625	0.086
	Самцы	37	0.216	0.068	0.243	0.071	0.486	0.082	0.676	0.077	0.649	0.078	0.541	0.082
26.08.1993	Самки	31	0.097	0.053	0.194	0.071	0.419	0.089	0.677	0.084	0.613	0.087	0.548	0.089
	Самцы	34	0.029	0.029	0.118	0.055	0.412	0.084	0.441	0.128	0.529	0.086	0.529	0.086
р. Яна														
07.07.2005	Самки	23	0.217	0.086	0.174	0.079	0.435	0.103	0.348	0.099	0.609	0.102	0.261	0.092
	Самцы	27	0.000	0.000	0.074	0.050	0.444	0.096	0.259	0.084	0.593	0.095	0.259	0.084
13.07.2005	Самки	45	0.111	0.047	0.133	0.051	0.489	0.075	0.267	0.066	0.467	0.074	0.244	0.064
	Самцы	55	0.073	0.035	0.218	0.056	0.455	0.067	0.255	0.059	0.636	0.065	0.164	0.050
18.07.2005	Самки	48	0.188	0.056	0.313	0.067	0.500	0.072	0.354	0.069	0.604	0.071	0.313	0.067
	Самцы	52	0.079	0.037	0.173	0.052	0.500	0.069	0.386	0.068	0.558	0.069	0.442	0.069
29.07.2005	Самки	52	0.154	0.050	0.269	0.061	0.404	0.068	0.385	0.067	0.538	0.069	0.135	0.047
	Самцы	48	0.083	0.040	0.146	0.051	0.417	0.071	0.313	0.067	0.542	0.072	0.146	0.051
03.08.2005	Самки	54	0.093	0.040	0.185	0.053	0.630	0.066	0.630	0.066	0.648	0.065	0.111	0.043
	Самцы	46	0.043	0.030	0.239	0.063	0.565	0.073	0.630	0.071	0.630	0.071	0.109	0.046
08.08.2005	Самки	34	0.088	0.049	0.118	0.055	0.412	0.084	0.324	0.080	0.500	0.086	0.088	0.049
	Самцы	31	0.065	0.044	0.161	0.066	0.355	0.086	0.387	0.087	0.581	0.089	0.000	0.000
15.08.2005	Самки	42	0.190	0.061	0.333	0.073	0.476	0.077	0.548	0.077	0.690	0.071	0.095	0.045
	Самцы	55	0.073	0.035	0.218	0.056	0.455	0.067	0.400	0.066	0.564	0.067	0.127	0.045
р. Тауй														
05.07.2000	Самки	55	0.109	0.042	0.091	0.039	0.382	0.066	0.436	0.067	0.600	0.066	0.145	0.047
	Самцы	45	0.133	0.051	0.111	0.047	0.378	0.072	0.533	0.074	0.622	0.072	0.156	0.054
10.07.2000	Самки	61	0.164	0.047	0.115	0.041	0.377	0.062	0.574	0.063	0.525	0.064	0.180	0.049
	Самцы	39	0.154	0.058	0.154	0.058	0.359	0.077	0.692	0.074	0.590	0.079	0.103	0.049
05.08.2000	Самки	52	0.115	0.044	0.115	0.044	0.365	0.067	0.673	0.065	0.615	0.067	0.096	0.041
	Самцы	48	0.125	0.048	0.229	0.061	0.313	0.067	0.521	0.072	0.625	0.070	0.063	0.035
10.08.2000	Самки	50	0.160	0.052	0.200	0.057	0.340	0.067	0.840	0.052	0.700	0.065	0.500	0.071
	Самцы	50	0.240	0.061	0.160	0.052	0.400	0.069	0.920	0.038	0.840	0.052	0.520	0.071

ках, а в янской – на заглазничной области головы и жировом плавнике. Величина флуктуаций частот отдельных фенотипов была весьма значительна. Например, встречаемость фена СП варьировала в широких пределах (0.255–0.92), но с высокой частотой (0.8–0.92) он отмечался только у производителей из рр. Ола и Тауй. Вариабельность частот другого, наиболее распространенного фена («пятна есть» на ЖП), не столь велика, но, как и в предыдущем примере, чаще всего он встречался у ольской и тауйской кеты (см. табл. 1). Изменения частот отдельных фенотипов отмечены у производителей в период анадромной миграции во все реки, кроме р. Армань, представленной выборками только поздней формы кеты. При сравнении июльских и августовских выборок флуктуации частот особенно заметны. Так, в ольской популяции количество самок и самцов с пятнами на ЗГ в августе снизилось на 51 и 39%, а на СП – на 59%. У производителей, заходящих на нерест в р. Яна, в августе фен ХП встречался на 69% реже, чем в июле. В тауйской популяции, напротив, в конце I декады августа произошло увеличение частот фенотипов СП, ЖП и ХП (см. табл. 1). Вероятно, отмеченные факты связаны с подходами кеты разных сезонных форм (Черешнев и др., 2002; Волобуев и др., 2005).

С помощью критерия χ^2 Пирсона были проведены тесты на гомогенность выборок самок и самцов кеты разного времени нерестового хода. В большинстве случаев половые различия были недостоверны. Исключение составили выборки из ольской (15.07.09) и янской (07.07.05) популяций. В выборке из р. Ола различия между самками и самцами были достоверны по фену «пятна есть» на жировом плавнике ($\chi^2 = 5.094$, $p < 0.05$), а из р. Яна – по фену ПГ ($\chi^2 = 6.522$, $p < 0.05$). Од-

нако мы не можем утверждать, что полученный результат является характерной особенностью кеты из этих локальностей. Ранее было показано, что в одних и тех же популяциях, исследованных в разные годы, половые различия могут проявляться по разным фенам или вообще отсутствовать (Агапова и др., 2002; Велижанин, Пустовойт, 2002). При этом, как и в нашем случае, отмечалось, что определить фены, однозначно дифференцирующие самок и самцов, невозможно. Аналогичные данные были представлены при изучении половой изменчивости производителей кеты из некоторых рек западной Камчатки и Чукотки (Макоедов, Коротаева, 1999). Учитывая изложенные факты и полученные нами данные, можно предположить, что обнаруженные различия между самками и самцами носят случайный характер, а исследованные фенетические маркеры не сцеплены с полом. Тем не менее самцы оказались более гетерогенны по сравнению с самками. У некоторых других видов рода *Oncorhynchus* уже отмечалось подобное явление. Так, было показано, что у горбуши на долю внутригодовой изменчивости самцов пришлось 63.06% (Агапова, 2011). Полученные нами результаты и отмеченные факты вполне согласуются с эволюционной теорией пола, основным положением которой является большая фенотипическая дисперсия мужского пола (Геодакян, 2012).

Во всех популяциях обнаружена темпоральная неоднородность производителей кеты (табл. 2). Наибольший вклад в темпоральную дифференциацию вносил фен СП. По этому фену были гетерогенны самки и самцы, заходящие на нерест в рр. Ола, Яна и Тауй. Выборки кеты из р. Армань были гетерогенны по фенам ПГ и МГ. Неоднородность производителей во время не-

Таблица 2. Значения критерия χ^2 Пирсона, рассчитанные для выборок северо-охотоморской кеты

Table 2. Values of the Pearson χ^2 criterion calculated for the samples of the North Okhotsk chum salmon

Река	Пол	Название фена					
		ПГ	МГ	ЗГ	СП	ЖП	ХП
Ола	Самки	5.266	2.490	9.876*	28.153***	2.695	7.678
	Самцы	6.181	4.112	6.836	22.866***	12.450*	1.148
	Оба пола	11.166*	3.964	13.811**	46.846***	8.687	3.686
Армань	Самки	9.550*	7.918*	6.413	2.060	4.950	1.748
	Самцы	9.968*	18.905***	6.923	6.123	5.657	3.825
	Оба пола	18.035***	24.773***	12.760**	3.897	10.301*	3.726
Яна	Самки	4.921	10.774	4.027	15.302*	6.963	14.734*
	Самцы	4.329	4.559	4.161	18.641**	1.632	34.546***
	Оба пола	4.799	7.532	7.918	30.627***	3.413	44.798***
Тауй	Самки	1.160	3.161	0.236	19.383***	3.569	29.350***
	Самцы	2.964	2.429	0.871	22.865***	8.627*	37.413***
	Оба пола	3.451	3.307	0.388	37.166***	11.370**	65.595***

Примечание. Уровни значимости отрицания нулевой гипотезы: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

рестового хода по фену ХП обнаружена только в тауйской и янской популяциях. Темпоральная гетерогенность кеты в каждой из популяций проявлялась по разным группам фенов (см. табл. 2). Отметим, что по изученным маркерам были установлены различия между выборками производителей, относящимися как к одному, так и к разным периодам анадромной миграции. Например, янские самцы из выборки от 18.07.05 по фену ХП отличались от других июльских (13.07.05, 29.07.05) выборок ($\chi^2 = 9.902, 10.447$; $p < 0.01$ соответственно) и от взятых на анализ в августе ($\chi^2 = 13.148-18.968$; $p < 0.001$). Выборка самок от 18.07.05 отличалась лишь от всех последующих ($\chi^2 = 4.603-6.349$; $p < 0.05$). Сходные данные получены ранее при исследовании североохотоморской кеты методами биохимической генетики (Макоедов, Бачевская, 1992; Волобуев и др., 2005; Бачевская, Агапова, 2009). Несмотря на то что гетерогенность выявлена не по всем фенетическим маркерам, полученные результаты показывают, что она является общим свойством изученных популяций и указывает на их сложную внутривидовую организацию.

Разнообразие представляет собой важный компонент характеристики популяции. Для оценки темпоральной изменчивости производителей кеты из рр. Ола, Армань, Яна и Тауй по частотам фенов были рассчитаны значения показателя разнообразия. Их анализ показал, что в каждой из популяций в период нерестового хода увеличение или снижение разнообразия по отдельным феном имело свои особенности (табл. 3).

Например, у самок и самцов ольской кеты в июльских выборках наиболее высокие значения μ -критерия отмечены для фенов ЗГ и ХП, а

в выборках I и II декад августа – для фенов СП и ЖП. Производители из р. Яна на протяжении анадромной миграции характеризовались высоким уровнем разнообразия по фену «пятна есть» на ЗГ и ЖП. Исключение составили выборки от 03.08.05 и 15.08.05 (см. табл. 3).

Рассмотрим динамику средних (по совокупности анализируемых фенов) значений показателя фенетического разнообразия у кеты в период нерестового хода. В динамике этого показателя у ольских, янских и тауйских самок и самцов наблюдалась асинхронность (рис. 2). Однако половые различия внутри единой выборки достигли значимого уровня лишь у кеты р. Яна 07.07.05 и 08.08.05 ($t = 2.065, p < 0.05$; $t = 4.759, p < 0.001$ соответственно). Для оценки тесноты связи между значениями показателя разнообразия, рассчитанными для самок и самцов, был проведен корреляционный анализ. Согласно полученным результатам у ольских производителей она может быть оценена как слабая ($R = 0.3, p = 0.6238$), у янских и тауйских – умеренная ($R = 0.5, p = 0.2532$; $R = 0.5, p = 0.2532$ соответственно). В арманской популяции флуктуации значений μ -критерия у самок и самцов происходили синхронно (см. рис. 2) и теснота связи была высокой ($R = 0.9487, p = 0.0513$). Выборки самцов разного времени нерестового хода из этой локальности значимо различались в четырех случаях: 05.08–29.07.93, 05.08–15.08.93, 29.07–26.08.93 и 15.08–26.08.93 ($t = 2.262-2.684, 0.01 < p < 0.05$), а самок – только в двух парах выборок: 05.08–29.07.93 и 05.08–15.08.93 ($t = 2.857; t = 2.676, p < 0.01$ соответственно). Также обнаружены достоверные сезонные различия между выборками производителей из р. Яна. Так, самцы, взятые на анализ 08.08.05,

Таблица 3. Значения показателя фенетического разнообразия (μ) и его статистические ошибки ($S\mu$) у самок и самцов североохотоморской кеты

Table 3. Values of the phenetic diversity index (μ) and its statistical errors ($S\mu$) in females and males of the North Okhotsk chum salmon

Дата	Пол	ПГ		МГ		ЗГ		СП		ЖП		ХП	
		μ	$S\mu$	μ	$S\mu$	μ	$S\mu$	μ	$S\mu$	μ	$S\mu$	μ	$S\mu$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
р. Ола													
15.07.2009	Самки	1.934	0.071	1.799	0.120	1.979	0.039	1.899	0.088	1.981	0.039	1.960	0.056
	Самцы	1.898	0.088	1.979	0.041	1.992	0.025	1.650	0.152	1.650	0.152	1.992	0.025
20.07.2009	Самки	1.856	0.096	1.810	0.109	1.999	0.008	1.755	0.122	1.926	0.070	1.970	0.045
	Самцы	1.785	0.135	1.785	0.135	1.990	0.031	1.586	0.176	1.785	0.135	1.972	0.051
24.07.2009	Самки	1.825	0.083	1.938	0.051	1.996	0.013	1.673	0.109	1.938	0.051	1.997	0.011
	Самцы	1.807	0.080	1.913	0.056	1.983	0.025	1.855	0.071	1.913	0.056	1.990	0.019
05.08.2009	Самки	1.576	0.174	1.890	0.097	1.837	0.117	1.995	0.021	1.892	0.096	1.985	0.037
	Самцы	1.373	0.175	1.866	0.094	1.866	0.094	1.997	0.015	1.991	0.025	1.934	0.068
15.08.2009	Самки	1.694	0.110	1.813	0.089	1.813	0.089	1.976	0.033	1.993	0.018	1.954	0.046
	Самцы	1.728	0.091	1.815	0.077	1.929	0.049	1.999	0.006	1.997	0.010	1.988	0.020

Окончание табл. 3

Дата	Пол	ПГ		МГ		ЗГ		СП		ЖП		ХП	
		μ	Sμ	μ	Sμ	μ	Sμ	μ	Sμ	μ	Sμ	μ	Sμ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
р. Армань													
29.07.1993	Самки	1.775	0.090	1.952	0.044	1.995	0.014	1.965	0.037	1.805	0.085	1.994	0.016
	Самцы	1.824	0.079	1.996	0.013	1.997	0.011	1.928	0.052	1.849	0.074	1.943	0.047
05.08.1993	Самки	1.411	0.136	1.628	0.116	1.831	0.083	1.981	0.029	1.971	0.036	1.943	0.050
	Самцы	1.520	0.115	1.665	0.101	1.907	0.057	1.961	0.037	1.981	0.026	1.923	0.052
15.08.1993	Самки	1.899	0.077	1.899	0.077	1.993	0.021	1.866	0.088	1.866	0.088	1.969	0.044
	Самцы	1.824	0.093	1.858	0.084	1.999	0.007	1.935	0.058	1.956	0.048	1.998	0.010
26.08.1993	Самки	1.591	0.145	1.790	0.110	1.986	0.030	1.936	0.063	1.974	0.041	1.995	0.018
	Самцы	1.335	0.162	1.646	0.131	1.985	0.030	1.993	0.020	1.997	0.013	1.997	0.013
р. Яна													
07.07.2005	Самки	1.825	0.118	1.758	0.136	1.993	0.025	1.953	0.063	1.975	0.046	1.879	0.099
	Самцы	0.000	0.000	1.523	0.164	1.993	0.023	1.876	0.093	1.982	0.036	1.876	0.093
13.07.2005	Самки	1.628	0.116	1.679	0.109	1.999	0.007	1.884	0.070	1.998	0.009	1.858	0.076
	Самцы	1.521	0.115	1.825	0.076	1.995	0.013	1.871	0.066	1.961	0.037	1.741	0.091
18.07.2005	Самки	1.781	0.090	1.928	0.054	1.999	0.006	1.954	0.043	1.977	0.031	1.926	0.054
	Самцы	1.639	0.107	1.755	0.091	1.999	0.006	1.973	0.032	1.994	0.015	1.994	0.015
29.07.2005	Самки	1.722	0.096	1.887	0.064	1.981	0.027	1.973	0.032	1.998	0.009	1.682	0.101
	Самцы	1.553	0.120	1.706	0.102	1.987	0.023	1.928	0.054	1.997	0.011	1.706	0.102
03.08.2005	Самки	1.580	0.111	1.777	0.086	1.990	0.019	1.990	0.019	1.954	0.041	1.628	0.106
	Самцы	1.405	0.135	1.852	0.077	1.993	0.017	1.965	0.039	1.965	0.039	1.623	0.115
08.08.2005	Самки	1.567	0.141	1.645	0.131	1.985	0.030	1.935	0.061	1.999	0.008	1.568	0.141
	Самцы	1.493	0.156	1.735	0.122	1.957	0.052	1.974	0.041	1.997	0.014	0.000	0.000
15.08.2005	Самки	1.785	0.096	1.943	0.051	1.999	0.007	1.995	0.015	1.926	0.058	1.586	0.125
	Самцы	1.521	0.115	1.825	0.076	1.995	0.013	1.981	0.026	1.991	0.018	1.665	0.101
р. Тай													
05.07.2000	Самки	1.623	0.105	1.576	0.110	1.972	0.032	1.991	0.018	1.981	0.026	1.705	0.096
	Самцы	1.680	0.109	1.628	0.116	1.970	0.036	1.998	0.009	1.971	0.036	1.726	0.103
10.07.2000	Самки	1.741	0.086	1.638	0.099	1.969	0.032	1.990	0.018	1.999	0.006	1.768	0.082
	Самцы	1.721	0.111	1.721	0.111	1.959	0.045	1.924	0.061	1.983	0.029	1.608	0.127
05.08.2000	Самки	1.638	0.107	1.638	0.107	1.962	0.038	1.937	0.048	1.973	0.032	1.590	0.112
	Самцы	1.663	0.108	1.842	0.078	1.926	0.054	1.999	0.006	1.969	0.036	1.486	0.126
10.08.2000	Самки	1.733	0.096	1.799	0.085	1.947	0.045	1.734	0.096	1.917	0.056	1.999	0.006
	Самцы	1.854	0.074	1.733	0.096	1.979	0.029	1.542	0.119	1.734	0.096	1.999	0.006

отличались от всех остальных ($t = 4.241-8.714$, $p < 0.001$), а самки – лишь от особей, пойманных 18.07.05 ($t = 3.085$, $p < 0.01$). У кеты из исследованных локальностей отмечено повышение значений μ -критерия во II декаде июля и середине августа, по срокам совпадающее с пиками ее миграционной активности (Черешнев и др., 2002). Можно было бы предположить, что это связано с динамикой численности идущих на нерест производителей. Однако проведенные ранее генетические и фенетические исследования кеты (Бачевская, Агапова, 2017) не выявили зависимости между флуктуациями показателей ее разнообразия и численности. Исследования темпораль-

ной дифференциации кеты показали, что каждый из подходов представлен одной или несколькими субпопуляциями, образующими в бассейне реки относительно изолированные группировки, приуроченные к отдельным нерестовым участкам (Волобуев и др., 2005; Макоедов и др., 2009). Возможно, такие субпопуляции характеризуются разным уровнем разнообразия и влияют на его динамику в период анадромной миграции.

На примере популяции кеты р. Яна, представленной наибольшим количеством материала, показана темпоральная дифференциация выборок производителей (рис. 3). Степень сходства выборок производителей во время анадромной миг-

Рис. 2. Динамика средних значений показателя фенетического разнообразия (μ) в выборках североохотоморской кеты в период анадромной миграции

Fig. 2. Dynamics of the average values of the phenetic diversity index (μ) in the samples of the North Okhotsk chum salmon during the anadromous migration

рации определяли величиной дистанций (D) Ней (Nei, 1987), рассчитанных по частотам 6 полиморфных фенотипов. Для самок, самцов и смешанных выборок на основе матриц сходства были построены дендрограммы с применением алгоритма NJ (см. рис. 3). Каждая дендрограмма состоит из двух структурированных кластеров. Во всех представленных случаях первый кластер включает выборки производителей, взятые на анализ в июле, а второй – в августе, что, вероятно, соответствует ранней и поздней формам кеты. Эти результаты согласуются с данными, полученными при исследовании экстерьерных признаков кеты из ряда североохотоморских популяций (Волобуев и др., 2005). Темпоральная дифференциация выборок в обоих случаях имела сходный характер.

Рис. 3. NJ-дендрограммы выборок самок (А), самцов (Б) и самки + самцы (В) кеты р. Яна разных сроков анадромной миграции

Fig. 3. NJ dendrograms of samples of females (А), males (Б) and females + males (В) of the Yana River chum salmon of different terms of anadromous migration

ВЫВОДЫ

1. Неоднородность производителей кеты из рр. Ола, Армань, Яна и Тауй в период нерестового хода проявлялась по разным группам фенотипов. Обнаружены различия между выборками производителей, относящимися как к одному, так и к разным периодам анадромной миграции. Наибольший вклад в темпоральную дифференциацию вносил фен «пятна есть» на спинном плавнике рыб. Самцы были более неоднородны по сравнению с самками, но по исследованным фенетическим маркерам половые различия были выявлены лишь в единичных случаях и, по-видимому, носили случайный характер.

2. По значениям показателя фенетического разнообразия самки и самцы значимо различались лишь в редких случаях, что не позволило выделить фены, однозначно дифференцирующие рыб по половому признаку.

3. У кеты из всех локальностей в период анадромной миграции отмечена динамика значений показателя фенетического разнообразия. В исследованных популяциях (за исключением арманской) не выявлено сопряженности между флуктуациями его значений у самок и самцов. Повышение уровня разнообразия наблюдалось во II декаде июля и середине августа и совпадало с пиками миграционной активности кеты.

4. Дендрограммы, построенные на основании матриц сходства, показали, что выборки производителей разных периодов анадромной миграции образовали две группы. В одну объединились выборки, взятые на анализ в июле, а в другую – в августе, что соответствует ранней и поздней формам кеты.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Г. А. Внутрипопуляционное фенетическое разнообразие самок и самцов североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток : Дальнаука, 2011. Вып. 5. С. 11–16.
- Агапова Г. А., Бачевская Л. Т., Евсеева И. А. Внутрипопуляционное фенетическое разнообразие кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Армань (Тауйская губа Охотского моря) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 3. С. 44–50.
- Агапова Г. А., Велижанин Е. С., Пустовойт С. П. Внутрипопуляционная изменчивость и межпопуляционная дифференциация североохотоморских популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Экология. 2002. № 4. С. 278–285.
- 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., Агапова Г. А. Генетическое и фенетическое разнообразие и внутрипопуляционная гетерогенность кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Яна (материковое побережье Охотского моря) // Известия ТИНРО. 2009. Т. 157. С. 80–93.
- Бачевская Л. Т., Агапова Г. А. Внутрипопуляционное разнообразие североохотоморской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) с естественным и искусственным типом воспроизводства // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2017. № 2. С. 65–73.
- 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., Переверзева В. В. Генетическая структура кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) р. Тауй (северное побережье Охотского моря) по данным об изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 3. С. 85–89.
- Велижанин Е. С., Пустовойт С. П. Фенофондологическое исследование популяции кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Известия ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 829–837.
- Викторовский Р. М., Бачевская Л. Т., Ермоленко Л. Н., Рудминайтис Э. А., Рябова Г. Д., Макоедов А. Н., Шевченко Н. Г., Гутин Л. И. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биология моря. 1986. № 2. С. 51–60.
- Волобуев В. В., Грушинец В. А. Биологическая структура кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2019. № 2. С. 104–116. DOI: 10.34078/1814-0998-2019-2-104-116
- Волобуев В. В., Марченко С. Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. 303 с.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 5. С. 612–618.
- Волобуев В. В., Бачевская Л. Т., Волобуев М. В., Марченко С. Л. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Там же. 2005. Т. 45, № 4. С. 489–501.
- Геодакян С. В. Два пола. Зачем и почему? Эволюционная теория пола. Москва, 2012. Первое электрон. издание: Ноябрь 2012. 234 с.
- Горшков С. А., Горшкова Г. В. Некоторые особенности внутривидовой структуры у горбуши – *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae). 1. Основные источники морфобиологического разнообразия // Зоологический журнал. 1988. Т. 62. Вып. 3. С. 384–395.
- Ефремов В. В. Связь гетерозиготности с длиной тела и весом у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. 1999. Т. 35, № 6. С. 800–806.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. Москва : Наука, 1991. 271 с.
- Животовский Л. А., Лапина А. Е., Михеев П. Б., Подорожнюк Е. В., Пасечник О. И., Мамаева А. В., Ракицкая Т. А., Рубцова Г. А., Афанасьев К. И., Шитова

М. В. Дивергенция сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792 рек Амур и Поронай: экология, генетика, морфология // Биология моря. 2017. Т. 43, № 4. С. 284–292.

Иванков В. Н., Иванкова Е. В. Экологические подвиды и локально-темпоральные популяции анадромных рыб // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57, № 1. С. 59–65. DOI: 10.7868/S0042875217010088

Иванкова Е. В., Ефремов В. В. Географическая изменчивость и темпоральная дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* некоторых районов Дальнего Востока России // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С. 813–824.

Кловач Н. В., Ельников А. Н. Структура нерестового стада кеты *Oncorhynchus keta* Олюторского залива Берингова моря (северо-восточная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53, № 6. С. 707–717. DOI: 10.7868/S0042875213060040

Кузищин К. В., Груздева М. А., Савваитова К. А., Павлов Д. С., Стэнфорд Д. А. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Там же. 2010. Т. 50, № 2. С. 202–215.

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

Макоедов А. Н., Коротаева О. Б. Популяционная фенетика рыб. Москва : УМК «Психология», 1999. 279 с.

Макоедов А. Н., Овчинников К. А. Внутрипопуляционная дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Хайрюзова (охотоморское побережье Камчатки) // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток : ДВО АН СССР, 1992. С. 53–71.

Макоедов А. Н., Коротаев Ю. А., Антонов Н. П. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. 356 с.

Медников Б. М., Волобуев В. В., Горшков В. А., Максимов В. А., Savoskul S. P., Tsarev Yu. I. Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* бассейна р. Тауй (по данным молекулярной гибридизации) // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 5. С. 724–731.

Москалейчик Ф. Ф. Связь аллозимной и морфометрической изменчивости у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) Южного Сахалина // Генетика. 2007. Т. 43, № 3. С. 343–355.

Пустовойт С. П. Генетическое разнообразие самцов и самок горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Известия ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 120–130.

Салменкова Е. А., Алтухов Ю. П., Викторовский Р. М., Омельченко В. Т., Бачевская Л. Т., Ермоленко Л. Н., Рудминайтис Э. А., Семенов Б. А. Генетическая структура популяций кеты, размножающейся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журнал общей биологии. 1986. Т. 47, № 4. С. 529–549.

Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток : Дальнаука, 2002. 496 с.

Nei M. Molecular evolutionary genetics. New York : Columbia University Press, 1987. 763 p.

Saitou N., Nei M. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. 1987. Vol. 4. P. 406–425.

Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Ibid. 2011. Vol. 28, No. 10. P. 2731–2739. DOI:10.1093/molbev/msr121

Поступила в редакцию 17.12.2019 г.

Поступила после доработки 20.02.2020 г.

PHENETIC DIVERSITY OF THE NORTH OKHOTSK CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) FEMALES AND MALES DURING THEIR ANADROMOUS MIGRATION

G. A. Agapova, L. T. Bachevskaya

Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

The phenetic variability of chum salmon of different periods of anadromous migration in the Ola, Arman, Yana, and Taui rivers has been analyzed. The temporal heterogeneity of spawners, exposed in different phenes, has been revealed. It is shown that chum salmon males were more heterogeneous than females. It has been established that an increase in the level of diversity of chum salmon occurred during periods coinciding with the peaks of its migration activity. It is shown that the samples of spawners of different times of migration are differentiated into two groups, corresponding to the terms of migration run of the early and late forms of the North Okhotsk chum salmon. At the same time, there was a lack of contingency between fluctuations in the values of phenetic diversity in females and males during the spawning period.

Keywords: chum salmon *Oncorhynchus keta*, females, males, anadromous migration, temporal heterogeneity, phenetic diversity, northern coast of the Sea of Okhotsk.

REFERENCES

- Agapova, G. A., 2011. Intrapopulation Phenetic Diversity of Females and Males of the North Okhotsk Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Conference Dedicated to the Memory of Vladimir Yakovlevich Levanidov*. Vladivostok, Dal'nauka. 5, 11–16 [In Russian].
- Agapova, G. A., Bachevskaya, L. T., Evseeva, I. A., 2010. Intrapopulation Phenetic Diversity of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) from the Arman River (Tauy Bay, Sea of Okhotsk), *Vestnik SRC FEB RAS*. 3, 44–50 [In Russian].
- Agapova, G. A., Velizhanin, E. S., Pustovoit, S. P., 2002. Intrapopulation Variability and Interpopulation Differentiation of the North Sea of Okhotsk Populations of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *Ecology*. 4, 278–285 [In Russian].
- Bachevskaya, L. T., 1992. Genetic Differentiation of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) of the Northern Coast of the Sea of Okhotsk and Some Rivers in Kamchatka, *Population Biology of Salmon of the North-East of Asia*. Vladivostok, FEB AS USSR. 42–52 [In Russian].
- Bachevskaya, L. T., Agapova, G. A., 2009. Genetic and Phenetic Diversity and Intrapopulation Heterogeneity of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) of the Yana River (Mainland Coast of the Sea of Okhotsk), *Izvestiya TINRO*. 157, 80–93 [In Russian].
- Bachevskaya, L. T., Agapova, G. A., 2017. Intrapopulation Diversity of the North Okhotsk Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) with the Natural and the Artificial Type of Reproduction, *Vestnik NESR FEB RAS*. 2, 65–73 [In Russian].
- Bachevskaya, L. T., Pereverzeva, V. V., 2012. Genetic Structure of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) in the Tauy River (Northern Coast of the Sea of Okhotsk) by the Data on the Variability of the Nucleotide Sequences of the Cytochrome b Gene of Mitochondrial DNA, *Ibid*. 3, 85–89 [In Russian].
- Bachevskaya, L. T., Velizhanin, E. S., 2003. Dynamics of Population Genetic Structures of the Chum Salmon in the Tauy River (Northern Coast of the Sea of Okhotsk), *Fishery Affairs*. 4, 3 (15), 504–514 [In Russian].
- Chereshnev, I. A., Volobuev, V. V., Shestakov, A. V., Frolov, S. V., 2002. Salmon-Like Fish of Russia's North-East. Vladivostok, Dal'nauka [In Russian].
- Geodakyan, S. V., 2012. Two Genders. Whys and Wherefores? The Evolutionary Theory of Gender. Moscow, The First Electronic Publication, November 2012 [In Russian].
- Gorshkov, S. A., Gorshkova, G. V., 1988. Some Features of the Intraspecific Structure in Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae). 1. The Main Sources of Morphobiological Diversity, *Russian Journal of Zoology*. 67, 3, 384–395 [In Russian].
- Ivankov, V. N., Ivankova, E. V., 2017. Ecological Subspecies and Local-Temporal Populations of Anadromous fish, *Journal of Ichthyology*. 57, 1, 59–65 [In Russian]. DOI: 10.7868 / S0042875217010088
- Ivankova, E. V., Yefremov, V. V., 2009. Geographical Variability and Temporal Differentiation of *Oncorhynchus keta* Chum Salmon Populations in Some Areas of Russia's Far East, *Genetics*. 45, 6, 813–824 [In Russian].
- Klovach, N. V., Yelnikov, A. N., 2013. Structure of the Spawning Herd of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* of the Olyutor Bay of the Bering Sea (Northeast Kamchatka), *Journal of Ichthyology*. 53, 6, 707–717 [In Russian]. DOI: 10.7868 / S0042875213060040
- Kuzishchin, K. V., Gruzdeva, M. A., Savvaitova, K. A., Pavlov, D. S., Stanford, D. A., 2010. Seasonal Races of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* and Their Relationships in the Rivers of Kamchatka, *Journal of Ichthyology*. 50, 2, 202–215 [In Russian].
- Makoyedov, A. N., Bachevskaya, L. T., 1992. Genetic and Phenetic Features of the Chum Salmon in Different Spawning Run Periods, *Marine Biology*. 3–4, 62–68 [In Russian].
- Makoyedov, A. N., Korotayev, Yu. A., Antonov, N. P., 2009. Asian Chum Salmon. Petropavlovsk-Kamchatsky, KamchatNIRO [In Russian].
- Makoyedov, A. N., Korotayeva, O. B., 1999. Population Phenetics of Fish. Moscow, UMK "Psychology" [In Russian].
- Makoyedov, A. N., Ovchinnikov, K. A., 1992. Intrapopulation Differentiation of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) from the Khayryuzova River (Kamchatka Coast of the Sea of Okhotsk), *Population Biology of Salmon of the North-East of Asia*. Vladivostok, FEB AS USSR. 53–71 [In Russian].
- Mednikov, B. M., Volobuev, V. V., Gorshkov, V. A., Maksimov, V. A., Savoskul, S. P., Tsarev, Yu. I., 1988. Structure of the Spawning Population of the Chum Salmon *Oncorhynchus keta* from the Tauy River (According to Molecular Hybridization), *Journal of Ichthyology*. 28, 5, 724–731 [In Russian].
- Moskaleychik, F. F., 2007. Connection Between Allozyme and Morphometric Variability in Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in South Sakhalin, *Genetics*. 43, 3, 343–355 [In Russian].
- Nei, M., 1987. Molecular Evolutionary Genetics. New York, Columbia University Press.
- Pustovoit, S. P., 2008. Genetic Diversity of Males and Females of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Izvestiya TINRO*. 155, 120–130 [In Russian].
- Saitou, N., Nei, M., 1987. The Neighbour-Joining Method: a New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees, *Molecular Biology and Evolution*. 4, 406–425.
- Salmenkova, E. A., Altukhov, Yu. P., Viktorovsky, R. M., Omel'chenko, V. T., Bachevskaya, L. T., Yermolenko, L. N., Rudminaytis, E. A., Semyonov, B. A., 1986. Genetic Structure of the Chum Salmon Population Breeding in the Rivers of the Far East and the North-East of the USSR, *Journal of General Biology*. 47, 4, 529–549 [In Russian].
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S., 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods, *Molecular Biology and Evolution*. 28, 10, 2731–2739. DOI:10.1093/molbev/msr121
- Velizhanin, E. S., Pustovoit, S. P., 2002. Fenophenological Study of Chum Salmon *Oncorhynchus keta*

(Walbaum) from the Ola River (Northern Coast of the Sea of Okhotsk), *Izvestiya TINRO*. 130, 829–837 [In Russian].

Viktorovsky, R. M., Bachevskaya, L. T., Yermolenko, L. N., Rudminaytis, E. A., Ryabova, G. D., Makoyedov, A. N., Shevchenko, N. G., Gutin, L. I., 1986. Genetic Structure of Chum Salmon Populations in the North-East of the USSR and the Problems of Rational Use of Its Reserves, *Marine Biology*. 2, 51–60 [In Russian].

Volobuev, V. V., Bachevskaya, L. T., Volobuev, M. V., Marchenko, S. L., 2005. Population Structure of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* of the Continental Coast of the Sea of Okhotsk, *Ichthyology Affairs*. 45, 4, 489–501 [In Russian].

Volobuev, V. V., Grushinets, V. A., 2019. Biological Structure of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* on the Continental Coast of the Sea of Okhotsk, *Bulletin NECS FEB RAS*. 2, 104–116 [In Russian]. DOI: 10.34078 / 1814-0998-2019-2-104-116

Volobuev, V. V., Marchenko, S. L., 2011. Pacific Salmon from Continental Coast of the Sea of Okhotsk (Biolo-

gy, Population Structure, Population Dynamics, Fishing). Magadan, NESC FEB RAS [In Russian].

Volobuev, V. V., Rogatnykh, A. Yu., 1997. Reproduction Conditions for Salmon of the Genus *Oncorhynchus* of the Continental Coast of the Sea of Okhotsk, *Journal of Ichthyology*. 37, 5, 612–618 [In Russian].

Yefremov, V. V., 1999. Connection of Heterozygosity with Body Length and Weight in Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Genetics*. 35, 6, 800–806 [In Russian].

Zhivotovsky, L. A., 1991. Population Biometry. Moscow, Nauka [In Russian].

Zhivotovsky, L. A., Lapshina, A. E., Mikheev, P. B., Podorozhnyuk, Ye. V., Pasechnik, O. I., Mamayeva, A. V., Rakitskaya, T. A., Rubtsova, G. A., Afanasyev, K. I., Shitova, M. V., 2017. Divergence of Seasonal Races of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792 from the Amur and Poronay Rivers: Ecology, Genetics, Morphology, *Marine Biology*. 43, 4, 284–292 [In Russian].