

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА**

---

**Биологический факультет**

На правах рукописи



**СЕМЕНОВА  
Анна Викторовна**

**Генетическая изменчивость малопозвоноковых сельдей  
рода *Clupea* северо-восточной Атлантики**

03.00.10 - иктиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

МОСКВА-2004

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Биологического факультета Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова

**Научный руководитель:** доктор биологических наук  
профессор Новиков Георгий Геннадиевич

**Научный консультант:** кандидат биологических наук  
доцент Карпов Андрей Кириллович

**Официальные оппоненты:**  
доктор биологических наук  
Васильев Виктор Павлович  
  
кандидат биологических наук  
Афанасьев Константин Иванович

***Ведущая организация:** Северное отделение Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии - СевПИИРО, г.Архангельск*

Защита состоится 21 мая 2004г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 в Московском Государственном Университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992 ГСП-2 Москва, Ленинские Горы, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, ауд.557.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан 20 апреля 2004г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Куга Т.И.

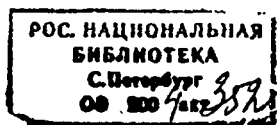
## ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность проблемы

Способность к освоению новых территорий и образованию внутривидовых группировок неотъемлемая часть живых организмов. Наблюдаемое экологическое многообразие является следствием адаптации к условиям обитания вида. Освоение новых акваторий сопровождается изменением морфо-биологических параметров, таких, как темп роста, особенности жизненного цикла, размерно-возрастная структура и т.д. В связи с этим, трудно оценивать таксономический статус существующих экологических форм, их репродуктивные взаимоотношения.

Сложная внутривидовая структура свойственна в особенности бореальным и арктическим видам в связи с непостоянством условий их существования, в том числе и сельдевым как представителям аркто - бореальной группировки. Среди сельдей рода *Clupea*, обитающих в районах северной и северо-восточной Атлантики, выделяются две группы с разным числом позвонков: малопозвонковые (в среднем 53.2 позвонка) и многопозвонковые (в среднем 57.3 позвонка) сельди. Как малопозвонковые, так и многопозвонковые сельди характеризуются чрезвычайной экологической пластичностью - на ареале они существуют в виде многочисленных группировок, различающихся районами обитания, особенностями миграционных циклов, возрастной структурой, темпом роста, возрастом наступления половой зрелости и временем нереста и т.д. Однако, при явной биологической дифференциации, как среди малопозвонковых тихоокеанских, так и среди многопозвонковых атлантических сельдей, обнаружен крайне низкий уровень генетической дивергенции, что предполагает высокую степень репродуктивного обмена. (Grant, Utter, 1981, 1984; Grant, 1984; Ryman et al., 1984).

Весьма интересным объектом для понимания популяционного устройства сельдей и процессов формообразования у морских рыб являются малопозвонковые сельди, населяющие Белое и юго-восточную часть Баренцева морей (Чешско-Печорский район). На сравнительно небольшом ареале беломорские сельди образовали весьма разнообразное по биологическим чертам сообщество. Существующее многообразие сельдей в Белом море исследователи считали следствием разных причин, вплоть до их различного филогенетического происхождения и отнесения отдельных группировок к разным видам. Другая гипотеза связана с внутривидовой генетической дифференциацией, возникшей в результате географической изоляции отдельных популяций сельдей (Аверинцев, 1934; Марта, 1952; Тамбовцев, 1962; Мухомедияров, 1963). Некоторые исследователи (Лапин, 1978; Лапин, Похилок, 1993) считают сельдей единой генетически однородной группой, биологическая дифференциация внутри которой происходит за счет подбора особей со сходными



физиологическими параметрами. Остается неясным, сопровождается ли такое морфо-экологическое разнообразие генетической дивергенцией локальных группировок. Также, вызывает интерес возможность репродуктивного взаимодействия и генетического влияния огромной по численности популяции атлантических многопозвонковых сельдей, находящейся в тесном географическом соседстве с малопозвонковыми сельдями. Без анализа генетической изменчивости эти вопросы решить невозможно. Кроме того, сельдь в Белом море - основная промысловая рыба и, помимо чисто научного интереса, проблема популяционной структуры малопозвонковых сельдей, имеет также и рыбохозяйственное значение.

### **Цель и задачи исследования**

Целью данной работы было изучение экологической и генетической изменчивости малопозвонковых сельдей Белого и юго-восточной части Баренцева морей и репродуктивных взаимоотношений локальных группировок. В связи с этим мы ставили перед собой следующие задачи:

- Изучить генетическую изменчивость сельдей из различных участков ареала.
- Изучить биологические и морфологические особенности рыб этих районов.
- Исследовать стабильность генетических характеристик нерестовых скоплений сельдей во времени.
- Изучить взаимосвязь между генетической дифференциацией, определяемой изменчивостью по аллозимам и дифференциацией по морфоэкологическим признакам.

### **Научная новизна исследования**

При изучении изменчивости сельди Белого моря был обнаружен генетически детерминированный полиморфизм по ряду белковых систем. Анализ морфо-биологической изменчивости и данные по частотам аллелей позволили предложить новую схему внутривидовой структуры малопозвонковых сельдей на ареале. Показана временная стабильность генетических параметров малопозвонковых сельдей Белого и Баренцева морей в течение до 8 лет. Анализ географической изменчивости генетических характеристик нерестовых скоплений позволил выявить клинальное уменьшение частот аллелей локусов LDH-2\* и MDH-4\* в направлении с северо-востока на юго-запад вдоль побережья. В результате анализа генетической изменчивости были выявлены различия между сельдями юго-восточной части Баренцева моря, весенненерестующими и летненерестующими сельдями внутренних заливов Белого моря. Каждой генетически обособленной группировке свойственен свой тип роста.

### Научно - практическая ценность

Данные по дифференциации беломорской сельди могут быть положены в основу разработки стратегии рациональной эксплуатации этой группы рыб. Методы и результаты работы могут быть применены при изучении структурированности и изменчивости других популяций сельдей.

### Апробация работы

Результаты исследований были доложены на: Международном симпозиуме «Herring: Expectations for a New Millenium» (Anchorage, Alaska, 2000); Международной конференции «Биоразнообразие Европейского Севера» (Петрозаводск, 2001); VHI Региональной научно-практической конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Архангельск, 2001); на заседании кафедры ихтиологии МГУ (2004).

### Публикация результатов исследования

Основные результаты исследований опубликованы в 3 работах, 1 статья находится в печати.

### Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы; содержит 132 страницы, 28 рисунков, 13 таблиц. Библиография включает 150 работ, из них 51 на иностранном языке.

## Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Материал для исследований был собран с 1995 по 2002 гг. на основных нерестилищах Белого и юго-восточной части Баренцева морей, в основном во время нереста сельдей или сразу после него. Несколько выборок представлено нагульными или предзимовальными скоплениями сельдей, что учитывалось при анализе результатов (рис. 1). Всего были проанализированы 72 выборки сельдей из 25 районов Белого и Баренцева морей. Общее количество исследованных особей составило 6942 экз. Методом электрофореза в полиакриламидном и крахмальном гелях было исследовано около 30 структурных ферментных белковых систем, из которых четыре, **LDH-1\***, **LDH-2\***, **MDH-4\***, **GPI-1\***, оказались полиморфными и на их основании проводили анализ генетической дифференциации сельдей. Все особи подвергались общему биологическому анализу: определялись длина тела по Смитту (AC), пол, стадия зрелости гонад (по шестибальной шкале), возраст (по чешуйным препаратам или отолитам), просчитывалось число позвонков (без уростилия). Особенности роста изучались по наблюдаемым и расчетным данным на основании регистрирующих структур (по чешуе). Статистическую обработку данных проводили с помощью критерия  $\chi^2$ ,

F- критерия Фишера Анализ генного разнообразия (Nei, 1973) с учетом поправки на размер выборок (Nei, Chesser, 1983) проведен с помощью программы GENESTAT-PC (Lewis, Whitkus, 1989).

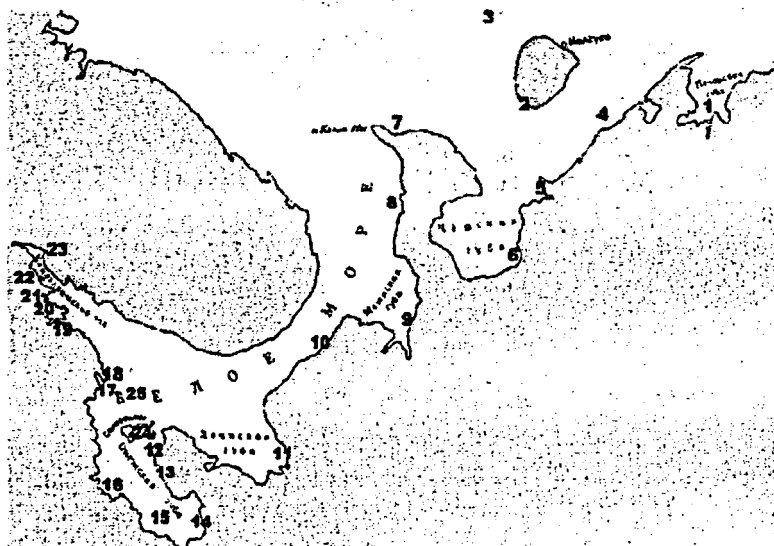


Рис. 1. Районы сбора выборок сельдей: 1 - Печорский залив, 2 - о. Колгуев, 3 - Гусиная банка, 4 - о. Сенгейский, 5 - гб. Индигская, 6 - гб. Чешская, 7 - Канинский берег, 8 - Воронка Белого моря, 9 - Мезенский залив, 10 - Горло Белого моря, 11- гб. Яндовая, 12 - м. Чесменский, 13 - м. Лопатка, 14 - о. Кий, 15 - гб. Нюхча, 16 - гб. Сорокская, 17 - гб. Калгалакша, 18 - гб. Гридино, 19 - гб. Чупа, 20 - гб. Ругозерская, 21 - гб. Палкина, 22 - гб. Жемчужная, 23 - гб. Колвица, 24 - Соловецкие острова, 25 - Соностров.

## Глава 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЛЬДЕЙ РОДА *СШРЕА*

В главе на основании литературных данных рассмотрено систематическое положение, ареал распространения малопозвонковых и многопозвонковых сельдей. Анализируются морфо-биологические и генетические особенности этих рыб, вероятные причины возникновения дифференциации между этими группировками.

## Глава 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ГРУППИРОВОК СЕЛЬДЕЙ В БЕЛОМ МОРЕ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

*Морфо-биологические особенности сельдей исследованных районов*

Известно, что в разных районах нерест сельдей происходит в разное время. Наиболее ранний нерест в конце апреля — начале мая отмечен на нерестилищах, расположенных вдоль Карельского берега Кандалакшского залива. У Поморского берега в Онежском заливе

начинают нереститься сельди с начала мая. Несколько позднее - в мае - июне, происходит размножение сельдей в куту Онежского и в Двинском заливах. Нерест сельдей в Мезенском заливе и Чешской губе начинается в конце мая - середине июня. Позже всех - с середины июля до конца августа - размножаются сельди в Печорском заливе. Но при этом температура, при которой происходит нерест сельдей во всех этих районах, примерно одинакова - около 0 С. Кроме того, в Кандалакшском заливе и на Соловецких островах в конце июня при более высоких температурах - от 6° С и выше, размножаются летненерестующие сельди (Марта, 1952; Алтухов, Ерастова, 1975; Тамбовцев, 1975; Лапин, 1978).

Исследования, проведенные в течение нескольких лет в период нереста сельдей на основных нерестилищах в Белом и Баренцевом морях, позволяют оценить размерно-возрастные характеристики стад из различных участков ареала и временную стабильность этих показателей у рыб, нерестящихся на одном и том же участке из года в год.

Анализ показывает, что размерный состав сельдей на различных нерестилищах неодинаков (рис.2). Наиболее мелкие рыбы размножаются весной в Двинском, Онежском и Кандалакшском заливах. Несколько крупнее чешско-печорские сельди. Самые крупные размеры имеют летненерестующие сельди Кандалакшского залива и юго-восточной части Соловецких островов (мыс Березовый).

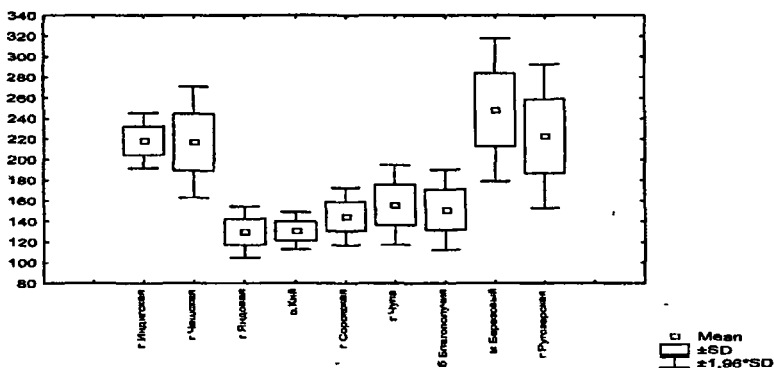


Рис.2 Размерный состав сельдей (средние многолетние данные) на основных нерестилищах Белого и Баренцева морей

Можно предполагать, что различия сельдей на нерестилищах по размерам связаны с различиями в возрастном составе из года в год. Так, возраст сельдей в Чешско-Печорском районе составляет от 5 до 11 лет (рис.3). При этом рыбы из Мезенского залива и Горла Белого моря по возрастному составу сходны с чешско-печорскими сельдями.

На нерестилищах в Двинском и Онежском заливах выловлены рыбы от 1 года до 5 лет (рис.4). При этом самые молодые рыбы размножаются в кутовых частях заливов.

В Кандалакшском заливе возраст весеннерестующих сельдей (так называемых «егорьевских»)- от 2 до 9 лет (рис.5), причем преобладают особи более старших возрастов по сравнению с рыбами Двинского и Онежского заливов, их возраст 5 - 7 лет. Возрастной спектр рыб, размножающихся летом («ивановских») в Кандалакшском заливе, такой же, как и весеннерестующих (рис.6), но в разные годы здесь доминируют особи 3,4,5 - летнего возраста.

Посленерестовые скопления сельдей в районе Соловецких островов представлены рыбами в возрасте от 2 до 8 лет (рис.7). При этом в районе бухты Благополучия (юго-западная часть Соловецких островов) из года в год встречаются рыбы младших возрастов по сравнению с сельдями из района мыса Березового (юго-восточная часть).

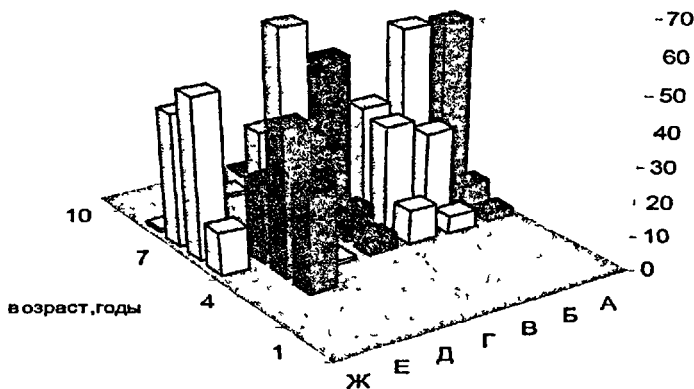


Рис.3 Возрастной состав сельдей на нерестилищах в юго-восточной части Баренцева моря и внешних районах Белого моря: А- гб. Индигская, Б- гб. Печорская, В- гб. Чешская, Г- Горло, Д- Мезенский з-в, Е- о. Колгуев, Ж-о. Сенгейский



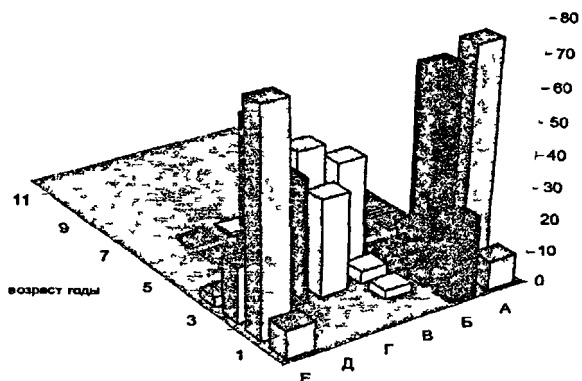


Рис 4 Возрастной состав сельдей на нерестилищах в Двинском и Онежском заливах: А- гб. Ядовая 1999, Б- гб Яндовая 2002, В- гб Сорокская 2000, Г- гб. Сорокская 2001, Д- о. Кий 1996, Е- о. Кий 2002

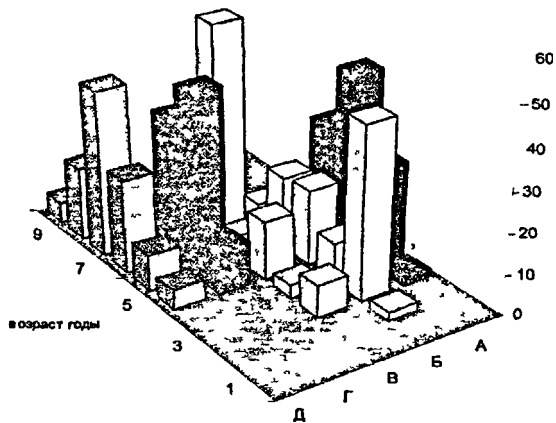


Рис 5 Возрастной состав весенненерестующих сельдей на нерестилищах в Кандалакшском заливе А- гб Чупа 2001, Б - гб Чупа 2002, В- гб. Панкина, Г- гб. Жемчужная, Д- гб.Колвица.

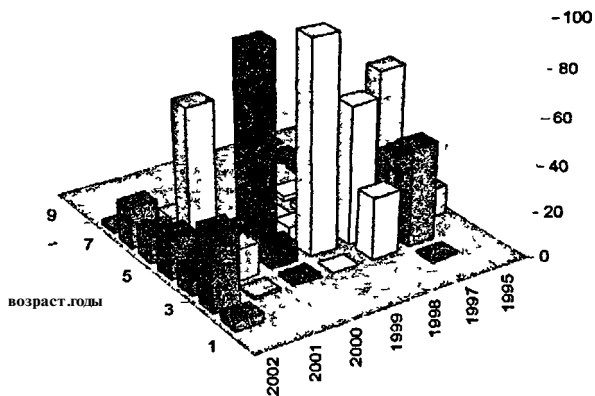


Рис.6 Возрастной состав летненерестующих сельдей на нерестилищах в губе Ругозерской (Кандалакшский залив)

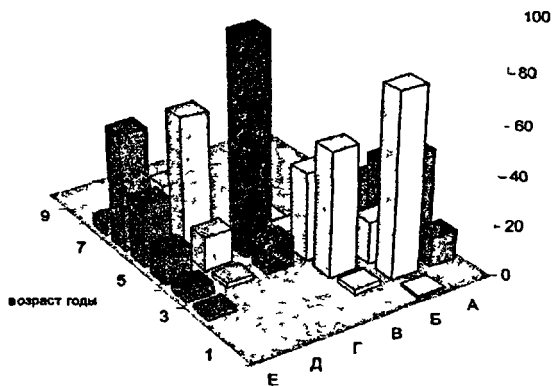


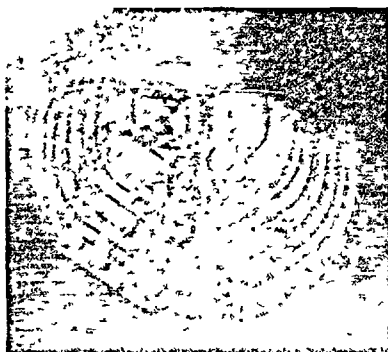
Рис.7. Возрастной состав сельдей, собранных в посленерестовый период в районе Соловецких островов: Л- б.Благополучия 2000, Б - б Благополучия 2001, В- б.Благополучия 2002, Г- м.Березовый 2000, Д- м.Березовый 2001, Е- м.Березовый 2002

Однако, объяснения различий по размерам у нерестовых стад сельдей только неодинаковым возрастным составом явно недостаточно. Например, летненерестующие сельди имеют более крупные размеры, чем весенненерестующие при сходном возрасте (рис.5, рис.6).

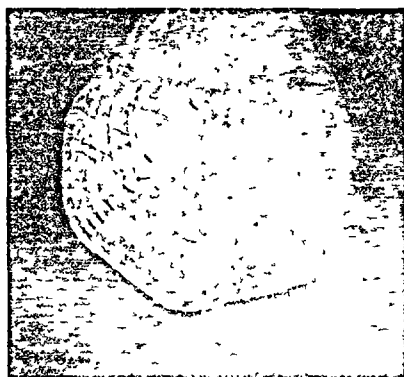
Можно предполагать, что различия в размерах рыб связаны с неодинаковой скоростью роста. Особенности роста рыб анализировались по чешуе (рис.8). Было обнаружено, что среди сельдей Белого моря выделяются, по меньшей мере, три группы с различным типом роста. К первой можно отнести ледненерестующих сельдей Кандалакшского залива и «крупных» сельдей, выловленных во время нагула в районе Соловецких островов. Рост этих рыб равномерен в течение жизни, все кольца прироста на чешуе, начиная с первого, имеют примерно равную ширину. У весенненерестующих сельдей Кандалакшского, Двинского и Онежского заливов рост резко замедляется после второго года жизни. У сельдей Баренцева моря, Мезенского залива и Горла замедление роста происходит, начиная с пятого года.



А



Б



В

Рис.7 Чешуя сельдей: Л- летненерестующие сельди, Б- весенненерестующие сельди, В - сельди юго-восточной части Баренцева моря и внешних районов Белого моря.

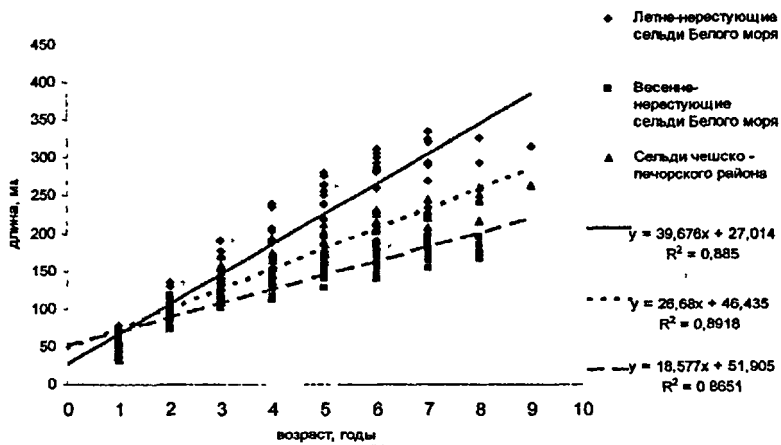


Рис. 8 Графики роста сельдей Белого и Баренцева морей

Для построения кривых роста были расчислены размеры рыб по годам, жизни. В первом приближении для описания роста можно использовать формулы прямой пропорциональной зависимости ЭЛеа, (Богданов, 1966).

Анализ графиков роста (рис.8) показал, что самый высокий темп роста имеют летненерестующие сельди Кандалакшского залива, а самые тугорослые рыбы нерестятся весной во внутренних заливах Белого моря. Сельди юго-восточной части Баренцева моря, а также Горла и Мезенского залива Белого моря, по темпу роста занимают промежуточное положение между летненерестующими и весенненерестующими беломорскими сельдями.

Полученные кривые роста хорошо согласуются с размерно-возрастными показателями, вычисленными из наблюдаемых результатов (табл.1).

Действительно, на разных нерестилищах рыбы имеют стабильно различающиеся размеры, связанные главным образом с различиями в скорости роста. При этом дифференциация по темпу роста наблюдается и в пределах группировок, характеризующихся сходными типами чешуи. Так, среди весенненерестующих сельдей самые «мелкие» и тугорослые рыбы обитают в кутовых частях Двинского и Онежского заливов (губа Яндовая, о-в Кий). А наибольший темп роста среди весенненерестующих сельдей имеют рыбы из Кандалакшского залива.

Таким образом, мы наблюдаем пространственную гетерогенность малопозвонковых сельдей по экологическим признакам. Вероятно, гидрологические условия в Белом море способствуют возникновению

Табл. 1. Размерно-возрастной состав (по наблюдаемым данным) сельдей Белого и Баренцева морей

Район сбора	Время поимки	Возраст							
		2	3	4	5	6	7	8	9
Печорский з-в	Июнь				222	228	238	231	
г. Чешская	Июнь				214	223	225	240	
г. Индигская	Июнь				193	215	222	236	
о. Колгуев	Июль			161	186	213	225	234	236
Горло	Июнь				199	216	226	246	
Мезенский з-в	Июнь				203	218	230	243	
г. Яндовая	Май		138	151	157	164			
о. Кий	Май		137	147	152	157	163		
г. Сорокская	Май		126	128	130				
г. Нюхча	Май	135	139	140	143				
г. Колвица	Май		135	160	175	177	182	185	
г. Чула	Май		151	161	171	185	190	199	
г. Палкина	Май		151	158	176	185	190	194	199
г. Ругозерская	Май				172	182	189		
	Июнь		163	177	199	218	253	271	290
о. Соловецкие:									
б. Благополучия	Июль			151	154	161	160		
м. Березовый	Июль		235	245	255	245	247	252	

группировок с различной жизненной стратегией, прежде всего по времени нереста, возрасту созревания и темпу роста. В Двинском и Онежском заливах - мелководных и хорошо прогреваемых, обитают самые раносозревающие, и поэтому мелкие и тугорослые сельди, в Кандалакшском заливе - более глубоком и холодноводном — сельди созревают в более позднем возрасте, они крупнее, с более высоким темпом роста. Крайняя степень такой дифференциации проявляется в Кандалакшском заливе и открытых районах моря, где летом размножаются «крупные» сельди с высоким темпом роста, поздней половозрелостью по сравнению с «мелкими» тугорослыми раносозревающими сельдями, нерестующими весной во всех заливах Белого моря. Кроме того, на основании - морфо-биологических характеристик, отчетливо выделяются сельди Чешско-Печорского района и внешних районов Белого моря, которые очень близки друг с другом по размерно-возрастной структуре нерестового стада.

#### Глава 4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕЛЬДЕЙ РОДА *СШРЕА*

*Генетическая дифференциация малоозвонковых сельдей Белого и юго-восточной части Баренцева морей.*

Распределения фенотипов практически во всех группировках сельдей, собранных во время нереста, соответствовало теоретическому

распределению Харди - Вайнберга, за исключением отдельных выборок. В то же время распределения фенотипов во многих нагульных скоплениях отличались от равновесных, главным образом из-за присутствия в них молоди атлантических сельдей.

Сравнение сельдей (с использованием F-критерия Фишера и  $\chi^2$  теста на гомогенность), собранных на одних и тех же нерестилищах в течение нескольких лет по частотам аллелей исследованных локусов, достоверных различий между ними не выявило. Действительно, наблюдается удивительная стабильность генетических характеристик нерестовых скоплений: сельди из одного района весьма близки из года в год по частотам аллелей.

Помимо постоянства генетических параметров в нерестовых стадах наблюдается стабильность в годовых классах сельдей, собранных на одних и тех же географических нерестилищах. Так, у летненерестующих сельдей губы Ругозерской (1994 года рождения) частоты аллелей остаются стабильными в течение четырех лет подряд, также весьма близки из года в год частоты у сельдей (1996 г.р.) Соловецких островов (табл.2).

Табл. 2 Изменение частот аллелей локусов *LDH-2\** (над чертой) и *MDH-4\** (под чертой) в годовых классах сельдей.

Возраст, годы	3	4	5	6	
Районы - г. Ругозерская	<u>0,855</u> 0,873				1997
		<u>0,863</u> 0,878			1998
			<u>0,853</u> 0,794		1999
о. Соловецкие		<u>0,833</u> 0,875		<u>0,842</u> 0,876	2000
			<u>0,821</u> 0,875		2001
				<u>0,869</u> 0,889	2002

Полученные результаты показывают стабильность генетических параметров нерестовых группировок на отдельных нерестилищах в течение до 8 лет - то есть срока, соответствующего средней продолжительности жизни особей одного поколения. Кроме того, нерестовые стада сходны по биологическим показателям. Эти данные свидетельствуют о географической приуроченности репродуктивно единых группировок сельдей к определенным нерестилищам. Поэтому

вполне правомерно объединить выборки разных лет, и сельдей, пойманных на одном нерестилище, характеризовать средневзвешенными значениями частот аллелей (табл. 3).

Если расположить выборки сельдей в соответствии географическим местоположением районов сбора в направлении с северо-востока (от Печорского залива) на юго-запад вдоль побережья, то выявляется клинальное уменьшение частот аллелей *LDH-2\*120* и *MDH-4\*100* от 0,964 до 0,888 и от 0,985 до 0,895 соответственно. Наибольшая частота встречаемости этих аллелей отмечена у сельдей чешско-печорского района, несколько меньше она у сельдей внешних районов Белого моря, дальнейшее уменьшение частоты встречаемости происходит у рыб из Двинского и Онежского заливов (рис.9). По частоте встречаемости аллелей локуса *GPI-1\** никаких направленных изменений не обнаруживается.

Было проведено попарное сравнение группировок сельдей исследованных районов по частотам аллелей полиморфных локусов с использованием F-критерия Фишера, в результате которого в ряде случаев были выявлены достоверные различия > между сельдями с различных нерестилищ (табл. 3). Однако, по частотам аллелей локуса *LDH-1\** достоверных различий между выборками не обнаружено (аллель \*200 практически фиксирован у малопозвонковых сельдей).

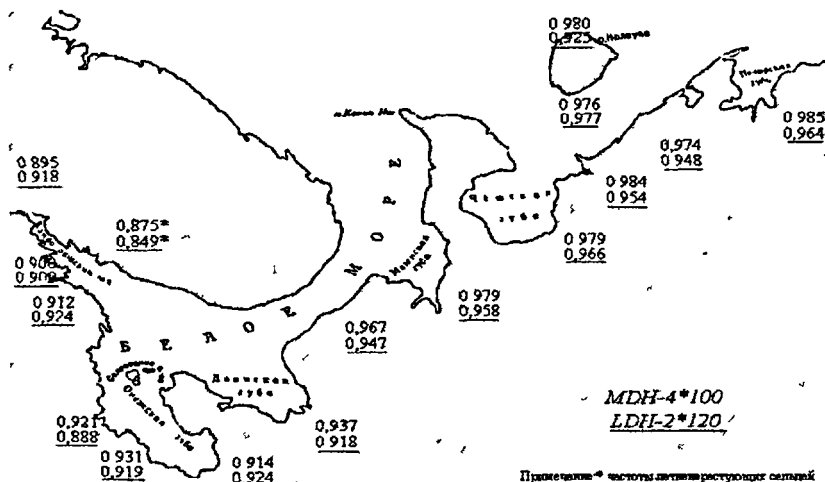


Рис.9 Частоты аллелей локусов *LDH-2\*120* и *MDH-4\*100* у малопозвонковых сельдей Белого и Баренцева морей

Наряду с этим среди сельдей можно выделить группы, не различающиеся между собой ни по частотам аллелей *LDH-2\**, ни по *MDH-4\**. Сельди, не различающиеся по частотам аллелей *LDH-2\** и *MDH-4\**, не различаются также и по *GPI-1\**, за исключением выборки из губы Нюхча, достоверно ( $p < 0.05, 0.001$ ) отличающейся от нескольких выборок.

Итак, на основании сходства по частотам аллелей изученных локусов среди малопозвонковых сельдей можно выделить три группы. Одну группу сельдей, не различающихся по генетическим характеристикам, составляют особи, обитающие в прибрежных районах Баренцева моря. К ним очень близки сельди, пойманные во внешних районах Белого моря (Мезенского залива и Горла Белого моря). Кроме того, генетически сходны между собой сельди Двинского (губа Яндовая), Онежского (о-в Кий, губы Сорокская, Нюхча) и Кандалакшского (губы Чупа, Палкина, Ругозерская, Колвица, Жемчужная) заливов, выловленные на нерестилищах во время нереста весной, в период с начала апреля до начала июня. Третью же группу выборок, достоверно отличающихся от остальных малопозвонковых сельдей и сходных между собой по генетическим показателям, образуют особи из губы Ругозерской, выловленные в конце июня на нерестилищах, а также сельди из открытых районов Белого моря - Соловецких островов и Сонострова, собранные в после-нерестовый период.

#### *Популяционно-генетическая структура малопозвонковых сельдей европейского севера*

Таким образом, между локальными группировками малопозвонковых сельдей существуют не только экологические различия, но выявлена и генетическая дифференциация. Так обнаружены генетические различия между двумя экологическими формами сельдей в Белом море - весеннерестующими и летнерестующими. Помимо сроков нереста (с начала апреля до начала июня у первых и с середины июня до середины июля у вторых) они различаются темпом и особенностями роста, размерно-возрастной структурой, временем наступления половозрелости. Кроме того, генетически однородны и отличаются от беломорских сельдей рыбы, обитающие в Чешско-Печорском районе и внешних районах Белого моря. По биологическим особенностям сельдей прибрежных районов Баренцева моря давно принято отделять от беломорских и придавать им статус подвида *Clupea pallasi suworowi Rab.* (Рабинерсон, 1925, 1927). На основании проведенного нами анализа сельди из Мезенского залива и Горла Белого моря очень близки по генетическим показателям к чешско-печорским сельдям и достоверно отличаются от рыб внутренних районов Белого моря. Кроме того, они сходны с баренцевоморскими малопозвонковыми сельдями по размерно-



Табл. 3. Результаты попарного сравнения выборок по частотам аллелей локусов *LDH-2\** (под диагональю) и *MDH-4\** (над диагональю)

Выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
г. Печорская	1	■							*	**	*	*	**	**	**	-	-	***	***	***
о. Колгуев	2		■						**	**	**	*	**	**	**	-	-	***	***	***
Гусиная банка	3			■					*	**	**	**	**	**	**	-	-	***	***	***
о. Сенгейский	4				■				-	**	*	-	*	**	**	-	-	***	***	***
г. Индигская	5					■			-	*	*	-	*	**	*	-	-	***	***	***
г. Чешская	6						■		***	***	***	*	***	**	**	-	-	***	***	***
Мезенский залив	7							■	*	-	**	**	**	**	**	-	-	***	***	**
Горло Белого моря	8								-	*	-	-	*	**	*	-	-	***	***	**
г. Яндовая	9	-	**	*	-	-	**	-	■									**	**	**
г. Сорокская	10	-	***	*	-	-	**	*		■								**	**	**
о. Кий	11	-	*	**	-	-	*	-			■							**	**	**
г. Нюхча	12	-	**	*	-	-	**	*				■						**	**	**
г. Чупа	13	-	**	*	-	-	*	-					■					**	**	-
г. Палкина	14	-	**	*	-	-	**	*						■				-	-	-
г. Жемчужная	15	-	*	-	-	-	*	-							■			-	-	-
г. Колвица	16	-	-	-	-	-	-	-								■		-	-	-
г.Ругозерская (в)	17	-	-	-	-	-	-	-									■	-	-	-
г.Ругозерская (л)	18	**	***	**	**	***	***	**	**	***	**	**	-	**	**	**	-	*		■
о. Соловецкие	19	**	***	**	**	***	***	**	**	***	**	**	-	**	**	**	-	*		■
Соностров	20	**	***	**	*	***	***	*	*	**	**	**	-	**	**	**	-	*		■

Примечание: "-" различия недостоверны ( $p > 0.05$ ), "\*" различия достоверны ( $p < 0.05$ ),  
 "\*\*\*" различия достоверны ( $p < 0.01$ ), "\*\*\*\*" различия достоверны ( $p < 0.001$ )

возрастными характеристиками, темпу роста и особенностям роста, отраженным на регистрирующих структурах. В литературе существуют различные мнения о положении мезенских сельдей в популяционной структуре малопозвонковых сельдей. Одни исследователи на основании анализа размерно-возрастных показателей, некоторых морфо-биологических характеристик сближают сельдей Мезенского залива с рыбами, обитающими в прибрежных районах Баренцева моря (Дмитриев, 1946; Никольский, 1950; Световидов, 1952; Алтухов и др., 1958). Другие считают мезенских сельдей группировкой, входящей в состав единого стада беломорских сельдей (Лапин и др., 1963; Лапин, Похилюк, 1993). По результатам наших исследований мезенские сельди генетически едины с малопозвонковыми сельдями юго-восточной части Баренцева моря и достоверно отличаются по частотам аллелей исследованных локусов от собственно беломорских сельдей.

При этом мы не обнаружили генетических различий между сельдями внутренних заливов Белого моря, размножающихся весной, хотя они отличаются темпом роста. Отсутствие различий по частотам аллелей исследованных локусов у весеннерестующих сельдей из различных заливов не подтверждает точки зрения некоторых авторов о репродуктивной изоляции и самостоятельности рыб в каждом из заливов Белого моря (Аверинцев, 1927; Мухомедиаров, 1975 и др.). Также нельзя полностью согласиться с гипотезой о генетическом единстве всех беломорских сельдей, поскольку выявлены достоверные, стабильные во времени (на протяжении 2 - 8 лет), различия по частотам аллелей исследованных локусов между весеннерестующими и летнерестующими сельдями Белого моря. Кроме того, сельди Мезенского залива, рассматриваемые авторами этой гипотезы (Лапин, 1978; Лапин, Похилюк, 1993) как быстрорастущая часть единого стада беломорских сельдей отличаются генетически как от весеннерестующих «мелких», так и от летнерестующих «крупных» сельдей Белого моря, и близки по биологическим и генетическим характеристикам к сельдям юго-восточной части Баренцева моря.

#### *Оценки генетической дифференциации малопозвонковых сельдей*

Обнаруженные достоверные генетические различия между весеннерестующими и летнерестующими группировками беломорских сельдей, рыбами Кашшско - Печорского района позволяют говорить о существовании определенной степени репродуктивной изоляции между ними. Для оценки степени генетической обособленности экологических группировок малопозвонковых сельдей Белого и Баренцева морей был проведен анализ генного разнообразия на основании четырех

полиморфных белковых локусов (*LDH-1\**, *LDH-2\**, *MDH-4\**, *GPI-1\**) (табл.4)

Оказалось, что большая часть генного разнообразия; (98.15%) распределена внутри популяций, и только 1.85% приходится на межпопуляционные различия. Оценки генной дифференциации внутри группировок весеннерестующих и летнерестующих сельдей, а также рыб прибрежных районов Баренцева моря, практически; сходны и составляют 0,63 %, 0,81 % и 0,25 % соответственно. Различия между беломорскими и чешско-печорскими сельдями составляют 0,50 %. Из 1.85% генного разнообразия, приходящегося на различия между популяциями, более половины составляют различия между двумя экологическими формами беломорских сельдей - весеннерестующими и летнерестующими.

Табл. 4. Анализ генного разнообразия, проведенный по четырем полиморфным локусам

Район	Число выборок	Абсолютное генное разнообразие		Относительное генное разнообразие (в %)					
		Ht	Hs	внутри популяций	между временными группировками на нерестилищах	между локальными группировками в заливах	между сельдями разных заливов	между 2 экологическими формами (весеннерестующими и летнерестующими)	между районами
Белое море:	42	0.2226	0.2188	98.29	0.45	0.17	0.09	0.98	-
весеннерестующие	24	0.1883	0.1895	99.37	0.11	0.42	0.11	-	-
летнерестующие	18	0.2593	0.2615	99.19	0.81	0.00	0.00	-	-
Баренцево и внешние районы Белого моря	18	0.1511	0.1507	99.74	0.06	0.13	0.06	-	-
Все районы	60	0.2022	0.1985	98.15	0.30	0.20	0.05	0.80	0.50

Примечание: Ht- общее генное разнообразие, Hs- среднее генное разнообразие внутри субпопуляций.

Таким образом, несмотря на достоверные различия по частотам аллелей полиморфных локусов между группировками беломорских сельдей, имеющих различные сроки нереста, а также сельдями Канинско - Печорского района, уровень обнаруженной генетической дифференциации

малопозвонковых сельдей европейского Севера невелик и не позволяет говорить о полной репродуктивной изоляции между ними.

Наличие клинальной изменчивости частот аллелей, обнаруженной нами, данные о пассивных миграциях сельдей на ранних этапах онтогенеза и переносе личинок на значительные расстояния течениями, об активных нагульных перемещениях взрослых рыб - все это может служить подтверждением существования обмена генами между отдельными группировками. По приблизительным оценкам примерное число мигрантов на поколение может составлять  $Nem = 13.5$  особей ( $Gst = 1/(4Nem+1)$ ). Кроме того, обособление этих группировок могло произойти сравнительно недавно - время существования малопозвонковых сельдей в этом регионе по мнению многих исследователей не превышает 5-8 тыс. лет (Дерюгин, 1928, 1929; Яковлев, 1934; Лаврова, 1952; Кузнецов, 1966 и др.).

С другой стороны, некоторое обособление между группировками сельдей существует, они стабильны во времени, имеют различные жизненные стратегии, структуру нерестового стада, генетические особенности.

#### Главаб. ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО СХОДСТВА БЕЛОМОРСКИХ СЕЛЬДЕЙ С ДРУГИМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ МАЛОПОЗВОНКОВЫХ И МНОГОПОЗВОНКОВЫХ СЕЛЬДЕЙ

Исследуя дифференциацию малопозвонковых сельдей северо-восточной Атлантики, не следует забывать, что они находятся в тесном соседстве с группой многопозвонковых сельдей, значительно превосходящей их по численности, и возможность генетического контакта между ними не исключена. В связи с этим возникает вопрос о взаимоотношениях малопозвонковых сельдей с огромной соседней популяцией многопозвонковых сельдей и одной из проблем является дискриминация их друг от друга. По генетическим характеристикам между малопозвонковыми и многопозвонковыми сельдями были обнаружены различия. В локусах ***LDH-1\****, ***LDH-2\****, ***IDHP-2\****, ***GPI-1\**** у них практически фиксированы разные аллели, а по частотам некоторых других локусов они достаточно четко различаются (Jorstad et al., 2001). В Белом море нами были обнаружены экземпляры молоди многопозвонковых сельдей в нагульных сборах, иногда в значительном количестве, но на нерестилищах особи, имеющие генотипы, характерные для многопозвонковых сельдей, нами не отмечены. Это согласуется с данными экологических наблюдений о заходах молоди атлантических сельдей в Белое море и не противоречит мнению большинства авторов об отсутствии нереста атлантических сельдей в Белом море (Аверинцев, 1927; Макушок, 1932; Тамбовцев 1966; Похилюк, Селиверстова, 1988).

В связи с этим нам кажется важным оценить генетическую близость сельдей Белого моря к другим популяциям малопозвонковых и

многопозвонковых сельдей. Для того чтобы оценить степень взаимосвязанности и генетического сходства беломорских сельдей с другими популяциями мы сопоставили их по частотам аллелей исследованных нами полиморфных систем, на основании которых были вычислены показатели генетического сходства - стандартные генетические расстояния по Нею (Nei, 1972). На основании литературных сведений и собственных данных по беломорским и чешско-печорским сельдям было проведено сравнение генетических характеристик сельдей, обитающих в бассейнах Атлантического и Тихого океанов, фиордах северной Норвегии, Белом море и Канинско - Печорском районе. Анализ показал (табл. 5), что все выборки многопозвонковых сельдей, собранные в бассейне Атлантического океана (районы северной Америки, о-ва Ньюфаундленд, Норвежского, Северного, Балтийского морей, атлантико-скандинавские сельди из фиордов Норвегии) являются чрезвычайно сходными между собой по генетическим характеристикам (генетическое расстояние между ними (D) практически равно нулю).

Рассматривая сельдей, обитающих в Белом море и Канинско-Печорском районе, видим, что по числу позвонков, морфо-биологическим и экологическим чертам они весьма близки к малопозвонковым сельдям Тихого океана, что послужило основанием считать сельдей европейского севера потомками тихоокеанских сельдей (Световидов, 1952). По мнению ряда авторов, тихоокеанские сельди проникли в Атлантику вдоль арктического побережья Азии и Европы в послеледниковый период около 5 - 8 тыс. лет назад, и к настоящему моменту остатки этого миграционного потока обитают только в Белом и юго-восточной части Баренцева морей (Дерюгин, 1928,1929; Андрияшев,1939; Jorstad et al., 1994). Кроме того, возможно малопозвонковые сельди проникли и дальше в Атлантику и даже достигли Норвегии, поскольку недавно в фиордах северной Норвегии (Балсфиорде и Тронхеймфиорде) были обнаружены небольшие локальные стада сельдей морфологически и генетически близких к тихоокеанским сельдям (Jorstad et al., 1994; Трувелер, 1979, Алтухов, Салменкова, 1981).

Генетические расстояния между выборками тихоокеанских сельдей (для примера взята выборка из района Британской Колумбии), малопозвонковых сельдей из фиордов северной Норвегии, беломорских и канинско - печорских сельдей гораздо меньше, чем между ними и атлантическими многопозвонковыми сельдями. Между собой потомки тихоокеанских сельдей генетически значительно менее однородны, чем многопозвонковые атлантические сельди. Так, наибольшие генетические дистанции между сельдями из бассейна Тихого океана и малопозвонковыми сельдями Атлантического океана ( $D = 0.1248 - 0.1361$ ).

Табл. 5. Стандартные генетические расстояния (по Нею), между сельдями рода *Clupea* на ареале

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 Сев. Америка										
2 Ньюфаундл	0,0000									
3 Норвежское м.	0,0000	0,0000								
4 Северное море	0,0000	0,0000	0,0005							
5 Балтийское м.	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000						
6 Офотфjord	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000					
7 Брит. Колумбия	1,0991	1,1077	0,1211	1,0827	1,1260	1,1274				
8 Балсфjord	1,1472	1,1166	1,1428	1,1269	1,1421	1,0934	0,0861			
9 Белое м. весн	1,5190	1,4662	1,5038	1,4890	1,5014	1,4129	0,1360	0,0376		
10 Белос м. летнез.	1,3835	1,3387	1,3718	1,3558	1,3667	1,2976	0,1361	0,0460	0,0053	
11 г.Чешская	1,5890	1,5311	1,5800	1,5458	1,5749	1,4812	0,1248	0,0353	0,0016	0,0068

Уровень различий беломорских и канинско - печорских сельдей с локальными стадами из фиордов северной Норвегии несколько ниже  $D = 0.0353 - 0.0460$ . Генетическое расстояние между сельдями европейского Севера (сельдями Белого моря и юго-восточных районов Баренцева моря) -  $D = 0.0053 - 0.0068$ . Очевидно, генетическая дивергенция мало позвоночных сельдей европейского Севера больше, чем среди атлантических многопозвоночных сельдей. Это неудивительно, поскольку экологические особенности мало позвоночных сельдей (географическая локализованность, нерест в прибрежной зоне на субстраты, меньшая связь с течениями) определяют возникновение большей изолированности и дифференциации группировок по сравнению с атлантическими сельдями, нерестящимися на глубинах и ориентированными на течения.

Данные генетических различий нельзя формально трактовать в систематическом плане. Вероятно, мало позвоночных сельдей, обитающих в фиордах Норвегии, Белом море и юго-восточных районах Баренцева моря, можно рассматривать как отдельные обособленные популяции, ведущие свое начало от тихоокеанских сельдей.

## ВЫВОДЫ

1. Показана генетическая дифференциация мало позвоночных сельдей, обитающих в районах Белого и юго-восточной части Баренцева морей.
2. Обнаружены генетические различия между сельдями юго-восточной части Баренцева моря, весеннерестующими и летнерестующими сельдями внутренних заливов Белого моря.
3. Каждой генетически обособленной группировке свойственен свой тип роста.
4. Показана стабильность генетических параметров нерестовых стад сельдей по годам и в возрастных классах.

5. Обнаружено клинальное уменьшение частот аллелей LDH-2\*120 и MDH-4\*100 у сельдей в направлении с северо-востока на юго-запад вдоль побережья.
6. Показаны значительные генетические различия малопозвонковых сельдей европейского севера от многопозвонковых сельдей, уровень дивергенции среди группировок малопозвонковых сельдей больше, чем среди многопозвонковых.

### **СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

1. Семенова А.В., Карпов А.К., Андреева А.П., Новиков Г.Г. 2001. Генетическая и биологическая дифференциация малопозвонковых сельдей Европейского Севера // Международная конференция «Биоразнообразие" Европейского Севера», Петрозаводск, тез. докл., с.154
2. Семенова А.В.; Карпов А.К., Андреева А.П., Новиков Г.Г. 2001. Результаты изучения генетической и биологической изменчивости сельдей Белого моря // VIII Региональная научно-практическая конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Архангельск. Тез. докл. с.172
3. Novikov G.G., Karpov A.K., Andreeva A.P., Semenova A.V. 2001. Herring of the White Sea. // Herring: Expectations for a New Millenium Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-01-04. p.591-597.
4. Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Фролов СБ., Феоктистов Е.И., Новиков Г.Г. 2004. Генетическая изменчивость сельдей рода, Clupea Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т.44. №2. В печати.

Табл. 2. Средневзвешенные частоты аллелей изученных локусов в сельдях Белого моря и юго-восточной части Баренцева морей

Выборки	LDH-1*		LDH-2*			MDH-4*		GPI-1*				
	n	*200 *160	n	*120 *100 *70	n	*100 *70	n	*200 *150 *100 *70 *50				
г. Печорская	97	0,989 0,010	98	0,964 0,036 0,000	98	0,985 0,015	98	0,296 0,663 0,040 0,000 0,000				
о. Колгуев	287	0,991 0,009	289	0,977 0,023 0,000	293	0,976 0,024	212	0,265 0,714 0,014 0,002 0,004				
Гусиная банка	100	1,000 0,000	100	0,925 0,075 0,000	100	0,980 0,020	100	0,280 0,710 0,005 0,005 0,000				
о. Сенгейский	95	1,000 0,000	96	0,948 0,052 0,000	96	0,974 0,026	96	0,343 0,640 0,016 0,000 0,000				
г. Индигская	62	0,992 0,008	62	0,954 0,046 0,000	62	0,984 0,016	62	0,395 0,597 0,008 0,000 0,000				
г. Чешская	434	0,992 0,008	432	0,966 0,034 0,000	432	0,979 0,021	383	0,259 0,690 0,042 0,009 0,000				
Мезенский залив	95	0,984 0,016	96	0,958 0,042 0,000	96	0,979 0,021	96	0,307 0,682 0,010 0,000 0,000				
Горло Белого моря	96	0,995 0,005	96	0,947 0,053 0,000	93	0,967 0,033	95	0,289 0,705 0,005 0,000 0,000				
г. Ядвовая	852	0,998 0,002	849	0,918 0,079 0,003	850	0,937 0,063	636	0,219 0,691 0,074 0,010 0,003				
г. Сорокская	358	1,000 0,000	356	0,919 0,081 0,000	351	0,921 0,079	211	0,284 0,658 0,049 0,002 0,000				
о. Кий	266	1,000 0,000	264	0,924 0,074 0,002	266	0,914 0,086	247	0,218 0,732 0,027 0,004 0,004				
г. Нюхча	153	1,000 0,000	147	0,888 0,112 0,000	152	0,931 0,069	87	0,431 0,523 0,040 0,005 0,000				
г. Колвица	22	1,000 0,000	22	0,886 0,114 0,000	22	0,955 0,045	21	0,262 0,643 0,047 0,024 0,024				
г. Жемчужная	110	0,995 0,005	110	0,918 0,082 0,000	110	0,895 0,105	59	0,245 0,644 0,110 0,000 0,000				
г. Чупа	336	1,000 0,000	333	0,924 0,076 0,000	323	0,912 0,088	304	0,294 0,626 0,060 0,060 0,004				
г. Падкина	257	1,000 0,000	257	0,900 0,100 0,000	257	0,900 0,100	256	0,230 0,714 0,046 0,005 0,001				
г. Ругозерская (весен)	35	1,000 0,000	35	0,957 0,043 0,000	35	0,943 0,057	35	0,171 0,757 0,057 0,014 0,000				
г. Ругозерская (летнен)	1758	0,997 0,003	1739	0,849 0,149 0,008	1747	0,875 0,125	1542	0,335 0,607 0,036 0,008 0,003				
о. Соловецкие	808	0,991 0,009	792	0,837 0,163 0,001	786	0,874 0,126	667	0,327 0,574 0,076 0,018 0,001				
Соловстров	51	1,000 0,000	51	0,755 0,245 0,000	51	0,863 0,137	51	0,216 0,755 0,029 0,000 0,000				



Отпечатано в копицентре  
Москва, Ленинские горы, МГУ, 1 Гуманитарный корпус.  
[www.stprintra.ru](http://www.stprintra.ru) e-mail: [zakaz@stprintra.ru](mailto:zakaz@stprintra.ru) тел 939-3338  
Заказ № 496, тираж 100 экз. Подписано в печать 17.04.2004 г.

ДЛЯ ЗАМЕТОК



№ - 8776