

ГЕНОФОНД АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ РУССКОГО СЕВЕРА: ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ, АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ, ПУТИ СОХРАНЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ (ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ)

В.С. Артамонова, А.А. Махров

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
e-mail: valar99@mail.ru

Введение. До середины XX века атлантический лосось (семга) – оставался одним из важнейших промысловых объектов на Русском Севере. Поморские поселения располагались на семужьих реках – это спасало жителей от голода даже в периоды появления у берегов вражеского флота или неудачи морских промыслов. В последние годы промысел семги упал, однако постоянно растет ее значение как объекта лицензионного лова и товарного рыбоводства.

Пути заселения региона. Уже в первых работах, посвященных генетическому разнообразию семги, был выявлен полиморфизм по гену *ESTD**, кодирующему фермент эстеразу Д. «Медленный» аллель этого гена распространен в популяциях Кольского полуострова, а в популяциях рек южной части бассейна Белого моря и Печоры его частота низка или он отсутствует полностью (Семенова, 1988; Семенова, Слынько, 1988а; Kazakov, Titov, 1991, 1993).

Последующие работы показали, что «медленный» аллель *ESTD** изредка встречается в популяциях северной Норвегии (Skaala et al., 1998) и близок к фиксации у атлантического лосося Северной Америки (Bourke et al., 1997; Махров и др., 1998а). В одной из популяций Кольского полуострова были обнаружены гаплотипы митохондриальной ДНК (мтДНК), характерные для североамериканских популяций (Verspoor et al., 1999; Nilsson et al., 2001).

В результате комплексных исследований полиморфизма *ESTD** и мтДНК показано, что популяции Кольского полуострова и прилегающих районов формировались при участии переселенцев из Северной Америки и западной Европы (Махров и др., 2001; Asplund et al., 2004; Makhrov et al., 2005). В популяциях севера Европы также найдены типичные для популяций Северной Америки аллели генов, кодирующих глюкозо-6-фосфат-изомеразу (Осинов, 1999) и гормон роста (Ruunanen, Primmer, 2004). Вселение из западной Европы подтверждено исследованием разнообразия микросателлитов (Tonteri, 2008).

Предполагается, что популяции рек южной части Белого моря и Печоры заселялись из бассейна Балтики: в этих популяциях, как и в Балтике, отсутствует «медленный» аллель *ESTD**, и присутствуют те же гаплотипы мтДНК, что и в этом бассейне (Семенова, 1988; Kazakov, Titov, 1991; Makhrov et al., 2005). Альтернативная гипотеза предполагает заселение данного региона из рефугиума в бассейне современной Печоры (Asplund et al., 2004; Tonteri et al., 2005; Tonteri, 2008). Однако, никаких вариантов генов, «эндемичных» для этого рефугиума, не известно (подробнее см.: Махров, Болотов, 2006).

Межпопуляционные различия и популяционная структура. Популяции семги побережий Белого и Баренцева морей имеют одинаковое модальное значение числа хромосом ($2n=58$) и хромосомных плеч ($NF=74$) (Баршене, 1978, 1981; Зелинский и др., 1980; Логинова, Краснопорова, 1981; Семенова, 1992). Однако, в жилой популяции лосося озер Куйто доминируют три варианта хромосомного набора – с $2n=56$, $2n=57$ и $2n=58$ (Зелинский, 1976).

Более 40 лет назад иммунологическим методом выявлены различия между популяциями рек Умбы, Лувеньги и Колы (Штерман, 1967). Позже различия между популяциями региона обнаружены также по частотам аллелей генов, кодирующих белки (Семенова, 1988; Семенова, Слынько, 1988а; Kazakov, Titov, 1991, 1993; Казаков, Титов, 1992; Skaala et al., 1998; Шубин и др., 2000; Makhrov et al., 2005; Пономарева, 2007), аллелей микросателлитов (Wennevik et al., 2004; Tonteri et al., 2005; Tonteri, 2008) и гаплотипов мтДНК (Nilsson et al., 2001; Asplund et al., 2004; Makhrov et al., 2005).

Выявлены генетические различия между субпопуляциями семги, обитающими в разных притоках крупных рек – Печоры (Титов и др., 1992; Kazakov, Titov, 1993), Северной Двины (Студенов и др., 2001; Asplund et al., 2004), Варзуги (Казаков, Титов, 1998; Veselov et al., 2005; Primmer et al., 2006). Показана стабильность во времени наблюдаемых различий между субпопуляциями притоков Печоры.

Таким образом, результаты генетических исследований, как и данные по мечению, доказывают, что в каждой нерестовой реке обитает самоподдерживающаяся популяция семги (обзор: Артамонова, Махров, 2005). Аналогичные данные имеются и для популяций других регионов (обзор: Verspoor et al., 2005); предполагается также, что популяции соседних рек могут объединяться в метапопуляции (обзор: King et al., 2007).

Адаптивное значение генетического полиморфизма. Показаны генетические отличия популяций семги от популяций других регионов и их различия между собой по таким признакам, как чувствительность к высокой температуре, скорость роста, способность молоди выжить в соленой воде (Европейцева, 1960, 1962), скорость эмбрионального развития (Анохина, Бакулина, 1990), число пятен на жаберной крышке (Артамонова и др., 2004). Есть указание на различную чувствительность особей из разных популяций семги к заболеваниям (Карасева, 2003). Экспериментально показано, что популяция беломорской реки Кереть значительно более чувствительна к заражению паразитом *Gyrodactylus salaris*, чем популяция притока Онежского озера – реки Шуя (Хаймина и др., в печати).

Сотрудники рыбноводных заводов Архангельской области неоднократно отмечали золотистый цвет молоди семги от производителей реки Сояна, темную окраску пестряток и производителей Колы, светлую окраску рыб, полученных от производителей Онеги, что было особенно хорошо заметно, когда рыб из разных популяций выращивали на заводе одновременно. Исследования, проведенные на зарубежных популяциях, показали наследуемость целого ряда других адаптивно-важных признаков (обзор: Garcia de Leaniz et al., 2007).

В ходе эксперимента по созданию маточного стада семги на Выгском рыбноводном заводе отмечено увеличение темпа роста потомков маточного стада по сравнению с потомками диких производителей (Крамаренко и др., 2002). Это маточное стадо может быть основой для создания отечественной селективируемой линии атлантического лосося, предназначенной для товарного выращивания.

В условиях семужьих рыбноводных заводов отмечена также связь размеров особей с полиморфизмом по генам, кодирующим белки изоцитратдегидрогеназу и пероксидазу (Никоноров и др., 1987), и получены доказательства отбора по генам, кодирующим малик-энзим (Слынько, Семенова, 1981; Артамонова и др., 2005), изоцитратдегидрогеназу (Офицеров и др., 1989; Артамонова и др., 2005), эстеразу Д (Артамонова, Махров, 2002).

Данные об адаптивном значении полиморфизма по этим и по ряду других ядерных генов получены при изучении других популяций атлантического лосося (обзор: Артамонова, 2007а,б). Снижения давления отбора на группы искусственно выращиваемой молоди семги можно достигнуть с помощью дозированного облучения личинок лазерным или магнитно-инфракрасно-лазерным излучением (Попова и др., 2005).

В настоящее время имеется только одно свидетельство отбора в природной популяции семги. В реке Кереть, куда около 20 лет назад попал опасный паразит *Gyrodactylus salaris*, выявлен отбор в пользу одного из гаплотипов митохондриальной ДНК (Артамонова и др., 2008). Данные об адаптивном значении полиморфизма по мтДНК получены и западными исследователями (King et al., 1993; Ciborowski et al., 2007).

Изменение генофонда в результате нерационального использования популяций. Отбор, о котором шла речь выше – самый мощный, но не единственный фактор, изменяющий генофонд семги в условиях нарушения среды обитания. В числе этих факторов – межвидовая гибридизация, дрейф генов, миграция и мутации.

В частности, когда в реке падает численность семги, в ней появляются гибриды семги и кумжи, поскольку на некоторых порогах присутствуют производители только одного пола. Гибриды были выявлены в Лувеньге (Лоенко, Черницкий, 1986), Туломе (Семенова, Слынько, 1988б), Керети (Махров и др., 1998б) и Нильме (Махров и др., 1998б; Пономарева и др., 2002). Гибриды в 1980 году обнаружены в небольшом количестве на Тайбольском рыбноводном заводе (Семенова, Слынько, 1988б), но в настоящее время они отсутствуют на всех семужьих рыбноводных заводах (Махров и др., 2004, неопубл. данные). Результаты экспериментов, проведенных в других регионах, показывают, что гибриды обычно стерильны, но иногда способны размножаться, в том числе путем гиногенеза. В результате гибридизации возможно проникновение генов одного вида в геном другого – интрогрессия (обзор: Makhrov, 2008).

Дрейф генов отмечен в естественных популяциях семги, численность которых сильно упала – в реках Нильме (Пономарева и др., 2002) и Керети (Артамонова и др., 2005). Однако эти факты представляют собой исключение – для диких популяций на всем ареале атлантического лосося характерна стабильность частот аллелей генов (обзоры: Verspoor et al., 2005; Артамонова, 2007а). Различия в частотах аллелей некоторых генов между генерациями отмечены на семужьих рыбоводных заводах (Титов, 1992; Пономарева, 2007), но эти различия связаны, скорее всего, с отбором. Не исключено также, что в разные годы среди производителей, взятых для рыбоводных работ, преобладали особи из разных субпопуляций. Например, на Умбском рыбоводном заводе иногда использовали производителей «озимой» формы.

Перевозки искусственно выращенной молодежи с одного рыбоводного завода на другой и выпуск ее не в те реки, откуда происходят производители, практиковались (в соответствии с рекомендациями ихтиологов) длительное время (обзор: Артамонова, Махров, 2005), и только несколько лет назад практически полностью прекращены. Промысловый возврат чужеродных рыб был низким (Артамонова и др., 2002), и небольшое изменение генетической структуры популяций в результате перевозок отмечено только в реке Онега (Пономарева, 2007).

В Керети выявлена семга с мутацией гетероплазмии – у этой рыбы присутствуют два разных гаплотипа митохондриальной ДНК (Артамонова и др., 2008). Ранее такие мутации у атлантического лосося не отмечались, и вполне возможно, что возникновение гетероплазмии как-то связано с неблагоприятными условиями обитания для семги в Керети, в частности, с инвазией паразита *Gyrodactylus salaris*.

Настоящая работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» (проекты 2.3.1 и 23-П) и Государственного контракта № 02.515.12.5003.

Литература

- Анохина В.С., Бакулина Л.Е., 1990. Сравнительная характеристика развивающейся икры и раннего потомства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) разных рек // Труды Коми НЦ УрО АН СССР. № 114. С. 88–93.
- Артамонова В.С., 2007а. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.). I. Признаки кариотипа и аллозимы // Генетика. Т. 43, № 3. С. 293–307.
- Артамонова В.С., 2007б. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.). II. Анализ последовательностей ДНК // Генетика. Т. 43, № 4. С. 437–450.
- Артамонова В.С., Махров А.А., 2002. Адаптивная роль гетерозиготности по локусу *ESTD**, проявляющаяся у семги (*Salmo salar* L.) в условиях рыбоводного завода // Материалы научн. генетич. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А.Р. Жебрака и 70-летию образования кафедр генетики в Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева. 26–27 февраля 2002 г. М. С. 17–19.
- Артамонова В.С., Махров А.А., 2005. Популяционная структура семги (*Salmo salar* L.) и ее изменение под влиянием рыбоводства // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. Апатиты. С. 144–157.
- Артамонова В.С., Махров А.А., Крылова С.С., Лазарева Л.В., Прищеп Б.Ф., 2002. Выпуск молодежи семги в «чужие» реки и эффективность работы рыбоводных заводов // Вопросы рыболовства. Т. 3, № 3. С. 463–473.
- Артамонова В.С., Махров А.А., Холод О.Н., 2005. Неконтролируемый отбор в маточных стадах семги (*Salmo salar* L.) // Лососевидные рыбы Восточной Финноскандии. Петрозаводск. С. 3–12. (www.krc.karelia.ru)
- Артамонова В.С., Хаймина О.В., Махров А.А., Широков В.А., Шульман Б.С., Щуров И.Л., 2008. Эволюционные последствия вселения паразита (на примере атлантического лосося, *Salmo salar* L.) // Доклады АН. Т. 423, № 2. С. 275–278.
- Артамонова В.С., Юдина З.Н., Смирнов В.Э., Махров А.А., 2004. Влияние условий выращивания и наследственности на число пятен в области жаберной крышки у молодежи атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. Тез. докл. третьего съезда ВОГиС. Москва, 6–12 июня 2004 г. т. 1. С. 37.
- Баршене Я.В., 1978. Онтогенетическая изменчивость числа хромосом у атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Генетика. Т. 14, № 11. С. 2029–2036.
- Баршене Я.В., 1981. Индивидуальный хромосомный полиморфизм у атлантического лосося // Цитология. Т. 23, № 6. С. 69–700.
- Европейцева Н.В., 1960. Опыт прудового выращивания молодежи семги, балтийского и озерного лососей до покатного состояния // Матер. совещ. по вопросам рыбоводства. М. С. 20–30.
- Европейцева Н.В., 1962. Сравнительный анализ процесса десмолтификации у молодежи разных экологических форм атлантического лосося // Ученые записки Ленинградского гос. ун-та. № 311. Серия биол. Вып. 48. С. 46–73.
- Зелинский Ю.П., 1976. Хромосомные наборы атлантического лосося *Salmo salar* L. жилой популяции озер Куйто (бассейн Белого моря) // Вопр. ихтиол. Т. 16, Вып. 6. С. 1119–1124.

- Зелинский Ю.П., Свимонишвили Т.Н., Городилов Ю.Н., 1980. Кариотипы популяций семги (*Salmo salar* L.) рек Кереть и Печора // Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л. С. 10–15.
- Казаков Р.В., Титов С.Ф., 1992. Популяционно-генетический аспект рыбоводной работы в лососеводстве Европейского Севера СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 304. С. 109–124.
- Казаков Р.В., Титов С.Ф., 1998. Популяционно-генетическая структура вида *Salmo salar* L. // Атлантический лосось. СПб. С. 43–72.
- Карасева Т.А., 2003. Проблемы здоровья рыб в аквакультуре: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПИНРО. 22 с.
- Крамаренко И.Я., Лапочкина Н.И., Артамонова В.С., Махров А.А., 2002. Опыт создания пресноводного маточного стада семги (*Salmo salar* L.) // Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях. Матер. научн. конф. 14–18 октября 2002 г. Петрозаводск. С. 68–72.
- Логинова Г.А., Красноперова С.В., 1981. Эксперимент по гибридизации семги и горбуши (предварительное сообщение) // Труды ПИНРО. Вып. 45. С. 112–120.
- Лоенко А.А., Черницкий Л.Г., 1986. Сравнительный анализ миграции смолтов семги *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. // Вопр. ихтиол. Т. 26, Вып. 5. С. 795–801.
- Махров А.А., Артамонова В.С., Мурза И.Г., Христофоров О.Л., Алтухов Ю.П., 2004. Гибридизация атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*S. trutta* L.) при искусственном воспроизводстве // Генетика. Т. 40, № 11. С. 1523–1529.
- Махров А.А., Болотов И.Н., 2006. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. Т. 42, № 10. С. 1319–1334.
- Махров А.А., Верспур Э., Артамонова В.С., О'Салливан М., 2001. Поток генов из североамериканских в североευропейские популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Биоразнообразие Европейского Севера. Тез. докл. межд. конф., 3–7 сентября 2001 г. Петрозаводск. С. 109.
- Махров А.А., Кузищин К.В., Новиков Г.Г., 1998б. Естественные гибриды атлантического лосося *Salmo salar* с кумжей *Salmo trutta* в реках бассейна Белого моря // Вопр. ихтиол. Т. 38, Вып. 1. С. 67–72.
- Махров А.А., Скоола О., Алтухов Ю.П., Саундерс Р.Л., 1998а. Аллозимный локус *ESTD** как маркер генетической дифференциации популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Европы и Северной Америки // Доклады АН. Т. 360, № 6. С. 850–852.
- Никоноров С.И., Витвицкая Л.В., Обухов Д.К., Кучеров О.А., Офицеров М.В., Климонов В.О., 1987. Генетическая гетерогенность и показатели развития центральной нервной системы молоди атлантического лосося с разным темпом роста // Доклады АН СССР. Т. 294, № 2. С. 471–475.
- Осинов А.Г., 1999. Лососевые рыбы *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*: генетическая дивергенция, филогения и классификация // Вопр. ихтиол. Т. 39, Вып. 5. С. 595–611.
- Офицеров М.В., Голованова Т.С., Витвицкая Л.В., Никоноров С.И., 1989. Влияние заводского выращивания на генетическое разнообразие молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиол. Т. 29, Вып. 5. С. 871–874.
- Пономарева Е.В., 2007. Популяционная структура атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Европейского Севера России: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 24 с.
- Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Кузищин К.В., Махров А.А., Афанасьев К.И., Новиков Г.Г., 2002. Межгодовые изменения структуры популяции и генетическая изменчивость атлантического лосося *Salmo salar* реки Нильмы (Белое море) // Вопр. ихтиол. Т. 42, № 3. С. 347–355.
- Попова Э.К., Артамонова В.С., Холод О.Н., Махров А.А., 2005. Стабилизация фенотипического и генотипического разнообразия молоди семги (*Salmo salar* L.) в аквакультуре путем кратковременного воздействия на личинок лазерным излучением // Проблемы изучения, рац. использования и охраны ресурсов Белого моря. Матер. IX междунар. конф., 11–14 октября 2004 г., г. Петрозаводск. Петрозаводск. С. 263–268.
- Семенова О.В., 1992. Кариотипы атлантического лосося *Salmo salar* L. из рек Белого, Балтийского морей и Ладожского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 304. С. 164–175.
- Семенова С.К., 1988. Генетическая дифференциация популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-западной части СССР: Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен АН СССР. 107 с.
- Семенова С.К., Слынько В.И., 1988а. Генетическая дифференциация популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-западной части СССР // Доклады АН СССР. Т. 300, № 5. С. 1239–1243.
- Семенова С.К., Слынько В.И., 1988б. Полиморфизм белков в популяциях атлантического лосося (*Salmo salar* L.), кумжи (*S. trutta* L.) и их гибридов // Генетика. Т. 24, № 3. С. 548–555.
- Слынько В.И., Семенова С.К., 1981. Электрофоретическая изменчивость биохимических признаков у семги Кольского полуострова // Генетика, селекция и гибридизация рыб. Тез. докл. II Всес. совещ. Ростов-на-Дону, 16–20 марта 1981. Ростов-на-Дону. С. 42–43.

- Студенов И.И., Титов С.Ф., Семенова О.В., 2001. Состояние естественного воспроизводства и популяционная структура атлантического лосося *Salmo salar* в притоках реки Ваги и реке Ваеньге (бассейн р. Северной Двины) // *Вопр. ихтиол.* Т. 41, № 2. С. 210–219.
- Титов С.Ф., 1992. Особенности мониторинга генетической структуры заводских популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.* Вып. 304. С. 156–163.
- Титов С.Ф., Казаков Р.В., Антонова В.П., 1992. Внутрипопуляционная дифференциация атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Печоры. 1. Особенности генетического полиморфизма в Пижме и Верхней Печоре // *Сб. научн. тр. ГосНИОРХ.* Вып. 304. С. 146–155.
- Хаймина О.В., Шульман Б.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Махров А.А., Игнатенко В.В., Артамонова В.С. 2009. Различия в устойчивости к паразиту *Gyrodactylus salaris* атлантического лосося (*Salmo salar*) двух популяций бассейнов Белого и Балтийского морей // *Сб. научн. тр. ГосНИОРХ.* (в печати).
- Штерман Л.Я., 1967. Серологические показатели молоди атлантического лосося (семги) озимой и яровой форм // *Обмен веществ и биохимия рыб.* М. С. 310–313.
- Шубин П.Н., Ефимцева Э.А., Челпанова Т.И., Шубин Ю.П., 2000. Аллозимная изменчивость лососевидных рыб Европейского Севера. Сыктывкар: Институт физиологии Коми НЦ УрО РАН. 100 с.
- Asplund T., Veselov A., Primmer C.R. et al., 2004. Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // *Ann. Zool. Fenn.* V. 41. № 3. P. 465–475.
- Bourke E.A., Coughlan J., Jansson H., Galvin P., Cross T.F., 1997. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish // *ICES J. Mar. Science.* V. 54. P. 974–985.
- Ciborowski K.L., Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Wang J., Beaumont M.A., Jordan W.C., 2007. Stocking may increase mitochondrial DNA diversity but fails to halt the decline of endangered Atlantic salmon populations // *Cons. Genetics.* V. 8. P. 1355–1367.
- Garcia de Leaniz C., Fleming I.A., Einum S. et al., 2007. A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation // *Biol. Rev.* V. 82. P. 173–211.
- Kazakov R.V., Titov S.F., 1991. Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on U.S.S.R. territory, as evidence for colonization routes // *Journal of Fish Biology.* V. 39. P. 1–6.
- Kazakov R.V., Titov S.F., 1993. Population genetics of salmon, *Salmo salar* L., in northern Russia // *Aquaculture and Fisheries Management.* V. 24. P. 495–506.
- King D.P.F., Hovey S.L., Thompson D., Scott A., 1993. Mitochondrial DNA variation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations // *Journal of Fish Biology.* V. 42. P. 25–33.
- King T.L., Verspoor E., Spidle A.P. et al., 2007. Biodiversity and population structure // *The Atlantic salmon. Genetics, Conservation and Management* / Eds. E. Verspoor, L. Stradmeyer, J.L. Nielsen. Oxford. P. 117–166.
- Makhrov A.A., 2008. Hybridization of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*S. trutta* L.) // *Zoosystematica Rossica.* V. 17, № 2. P. 129–143.
- Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M., 2005. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // *Journal of Fish Biology.* V. 67. Suppl. A. P. 68–79.
- Nilsson J., Gross R., Asplund T. et al., 2001. Matrilineal phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // *Mol. Ecol.* V. 10. P. 89–102.
- Primmer C.R., Veselov A.J., Zubchenko A., Poututkin A., Bakhmet I., Koskinen M.T., 2006. Isolation by distance within a river system: genetic population structuring of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in tributaries of the Varzuga River in northwest Russia // *Mol. Ecol.* V. 15. P. 653–666.
- Ryynanen H.J., Primmer C.R., 2004. Distribution of genetic variation in the growth hormone 1 gene in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations from Europe and North America // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 3857–3869.
- Skaala O., Makhrov A.A., Karlsen T., Jorstad K.E., Altukhov Y. P., Politov D.V., Kuzishin K.V., Novikov G.G., 1998. Genetic comparison of salmon from the White Sea and north-western Atlantic Ocean // *Journal of Fish Biology.* V. 53, № 3. P. 569–580.
- Tonteri A., 2008. Phylogeography and population genetics of north European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Turku: Turun Yliopisto. 40 p.
- Tonteri A., Titov S., Veselov A. et al., 2005. Phylogeography of anadromous and non-anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) from northern Europe // *Ann. Zool. Fennici.* V. 42. P. 1–22.
- Verspoor E., Beardmore J.A., Consuegra S. et al., 2005. Population Structure in the Atlantic Salmon: Insights From 40 Years of Research into Genetic Protein Variation // *Journal of Fish Biology.* V. 67. Suppl. A. P. 3–54.
- Veselov A., Primmer C.R., Zubchenko A., Potutkin A., Koskinen M.T., Kaliuzhin S., 2005. Diversity of spawning migration and genetic population structuring of Atlantic salmon *Salmo salar* in the Varzuga river // *Локоцевидные рыбы Восточной Фенноскандии.* Петрозаводск. С. 211–221. (www.krc.karelia.ru)

Verspoor E., McCarthy E.M., Knox D. et al., 1999. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16sRNA region of the mtDNA // Biological Journal of the Linnean Society. V. 68. P. 129–146.

Wennevik V., Skaala O., Titov S.F., Studyonov I., Nævdal G., 2004. Microsatellite variation in populations of Atlantic salmon from North Europe // Environmental Biology of Fishes. V. 69. P. 143–152.

THE GENE POOL OF ATLANTIC SALMON OF NORTHERN RUSSIA: THE HISTORY OF FORMATION, ADAPTIVE VALUE, AND WAYS FOR PRESERVING AND USING (A REVIEW OF RESEARCH)

V. S. Artamonova, A. A. Makhrov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia
e-mail: valar99@mail.ru

The main results of genetic studies on Atlantic salmon of the White Sea and Barents Sea basins are reviewed. These data lead to the conclusion that salmon penetrate to this region along the coasts of the modern Norway, as well as from North America and the Baltic basin. It has been demonstrated that separate populations of salmon to inhabit each river and even each tributary of large rivers. Differences between the populations in genetic structure, including the frequencies of allozyme alleles and mitochondrial DNA haplotypes, are largely determined by local adaptations. Anthropogenic factors alter the population gene pools through changing the direction of selection and enhancing interspecific hybridization, genetic drift, migration, and probably the mutation process.

ОСОБЕННОСТИ ПЕЛАГИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ РУСЛОВЫХ УЧАСТКОВ РЫБИНСКОГО ОДОХРАНИЛИЩА

М.И. Базаров, М.И. Малин

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославская обл., Россия
e-mail: bazarov@ibiw.yaroslavl.ru

Изучение пространственного распределения рыб в водохранилищах представляет большой интерес для выявления адаптаций и экологических механизмов размещения рыб в искусственных водоемах.

Наряду с классическими ихтиологическими методами исследований пространственного распределения рыб гидроакустический метод давно зарекомендовал себя как оперативный и репрезентативный (Dembinski, 1971; Burczynski, 1982; Поддубный, Юданов, Малинин и др., 1985; Экологические факторы..., 1993), однако лучшие результаты можно получить, сочетая траловый лов с гидроакустической съемкой.

Как и ранее (Поддубный, и др., 1985) изучение численности и пространственного распределения рыбного населения на Рыбинском водохранилище велось по разработанной сетке станций методом тралово-акустической съемки.

Тралово-акустические съемки в Рыбинском водохранилище проводились в 2002–2008, гг. по глубоководным участкам всех 4 плесов (Шекснинского, Центрального, Моложского и Волжского) на экспедиционных судах ИБВВ РАН. За каждую эхосъемку эхолотами Simrad EY-M (несущая частота 70 кГц, угол луча 22°) и Elac LAZ-4400 (несущая частота 50 кГц, угол луча 17°), которая занимала в среднем 4–5 дней, проводилось 15–20 тралений пелагическим разноглубинным тралом.

Наиболее плотные нагульные скопления массовых рыб в Рыбинском водохранилище имеют относительную пространственную разобщенность по видам и по размерным классам как в вертикальном (по глубине обитания), так и в горизонтальном аспектах. Скопления с высокой плотностью рыб в Рыбинском водохранилище отмечаются не часто. Значительная его акватория характеризуется сильной разреженностью распределения пелагических рыб. Биомасса рыб здесь в 80-е годы нередко доходила до 20–30 кг/га. Сейчас редко достигает 18 кг/га. При прохождении 2–3 км отрезка пути судна эхолот здесь, как и в прошлые годы, регистрировал лишь единичные особи и отдельные