

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.
Материалы IX международной конференции
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия
Петрозаводск, 2005. С. 76-80.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АККЛИМАТИЗАЦИИ ЧЕТНОЙ И НЕЧЕТНОЙ ЛИНИЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* В БАССЕЙНЕ БЕЛОГО МОРЯ ПО ДАННЫМ МОРФОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

Н.В. ГОРДЕЕВА, Е.А. САЛМЕНКОВА, Ю.П. АЛТУХОВ

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

Анализируется ход акклиматизации на Европейском Севере горбуши двух смежных линий – линии, размножающейся в нечетные годы, интродуцированной в 1985 г., и линии четных лет, завезенной в 1998 г. Исследовалась изменчивость различных генетических маркеров (аллозимные и микросателлитные ядерные локусы, мтДНК), морфологические и некоторые биологические признаки у двух поколений четных и двух поколений нечетных лет в новом ареале, а также у донорской популяции реки Олы (Магаданская обл.). У горбуши линии нечетных лет спустя восемь-девять поколений после вселения обнаружены существенные изменения популяционно-генетической структуры, внешней морфологии, репродуктивных признаков и параметров жизненного цикла. Обнаружены первые свидетельства возникновения у вселенцев хоминга и пространственной генетической дифференциации внутри нового ареала, уровень которой вполне может быть сопоставим с характерным для нативных популяций. Найденные изменения вместе с успешным, преимущественно естественным воспроизводством, указывают на адаптацию вселенцев нечетной линии к условиям нового ареала. Напротив, в линии четных лет после вселения никаких изменений в генетической структуре не происходит, что, при наблюдающемся сокращении численности, свидетельствует об отсутствии адаптации. Поскольку и в предыдущих работах по расселению горбуши успех в той или иной степени, как правило, сопутствовал линии нечетных лет, можно сделать вывод о неодинаковой адаптивной пластичности смежных линий.

N.V. Gordeeva, E.A. Salmenkova, Yu.P. Altukhov. Comparative analysis of acclimatization of even and odd broodlines of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the White Sea basin according to morphology and population genetics data // The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea. Proceedings of the IXth International Conference, October, 11-14, 2004. Petrozavodsk, Karelia, Russia. Petrozavodsk, 2005. P. 76-80.

Odd-year broodline of pink salmon was successfully introduced into the White Sea basin in 1985, and then even-year pink salmon was carried in 1998. To study the process of acclimatization of both broodlines of pink salmon, we analyzed the variation of several genetic markers (allozyme and microsatellite nuclear loci, and mtDNA), morphological and some biological features in two consecutive generations of odd and even pink in new area and parental population from Magadan oblast (Sea of Okhotsk). In acclimatized odd-year line after eight-nine generations in new area considerable shifts in population genetic structure, external morphology, reproductive features and life cycle were found. Genetic differences between pink salmon in several rivers of the White and Barents Sea and similarity of two generations in Umba River showed first evidence of geographic differentiation and homing ability of successful reproduction of odd-year pink, which indicates adaptation to new environment. We did not find any changes in genetic in even-year line, moreover decrease in number testifies to the lack of adaptation. As in previous works on pink salmon acclimatization the success was observed more often for odd-year line, we suggest unequal adaptive ability of two broodlines of pink salmon.

Вселение тихоокеанской горбуши на Европейский Север проводилось в больших масштабах в 1956–1978 гг., что, однако, не привело к формированию самовоспроизводящейся популяции и подходы вселенцев исчезли после прекращения перевозок. Предполагалось, что основной причиной неудачи мог стать выбор донорских стад с юга нативного ареала – главным образом с юга о. Сахалин, вследствие чего вселенцы оказывались плохо приспособленными к условиям Заполярья (Карпевич и др., 1991). Как было установлено, поздний нерест, свойственный сахалинским популяциям, в новом ареале приводил к массовой гибели развивающейся икры

из-за более раннего наступления осеннего похолодания. Было также замечено, что интродукции икры нечетной линии сопровождаются, как правило, более многочисленными возвратами взрослых рыб, чем интродукции четной линии (вследствие строго двухлетнего жизненного цикла этот вид представлен изолированными линиями четных и нечетных лет нереста). Это связывали с существующими между линиями различиями по срокам миграции и нереста: размножение сахалинской горбуши нечетной линии происходит раньше, чем у четной, что и обеспечивало ее сравнительный успех при размножении в новом ареале (Дягилев, Маркевич, 1979).

Для новой интродукции в 1985 г. была завезена оплодотворенная икра горбуши линии нечетных лет размножения из популяции реки Олы Магаданской области (бассейн Охотского моря, Ольская экспериментальная производственно-акклиматизационная база, ОЭПАБ) (Табл. 1). Нерестовая миграция и нерест в северных популяциях Охотского моря начинаются раньше и протекают в более сжатые сроки, по сравнению с популяциями о. Сахалин, поэтому донорский материал для этой интродукции был лучше преадаптирован к условиям нового ареала (Смирнов, 1975). Потомство магаданской горбуши за девять поколений в новом ареале образовало многочисленное (промысловый возврат насчитывал от 60 до 700 тыс. рыб) стадо, преимущественно с есте-

ственным размножением. Горбуша заходит на нерест в реки бассейнов Баренцева и Белого морей, отмечались также случаи продвижения вселенцев на восток по арктическому побережью. Вероятно, помимо удачного выбора донорского стада, важную роль сыграло начавшееся с середины 1980-х годов крупномасштабное изменение теплового состояния вод Северной Атлантики и, как следствие, климата всего региона Европейского Севера. В 1998 г. из Магаданской обл. была завезена партия икры линии четных лет. Цель настоящей работы – провести сравнительный анализ хода акклиматизации горбуши четных и нечетных лет в новом ареале по генетическим и морфобиологическим данным.

Таблица 1. Акклиматизация горбуши линий четных и нечетных лет на Европейский Север России

	Год интродукции	Завезено икры, млн. шт.	Доинкубация на заводах Белого моря	Выпущено молоди, млн. экз.	Ученный возврат первого поколения, тыс. экз.	Возврат второго поколения, тыс. экз.	Возврат третьего поколения, тыс. экз.
Нечетная линия	1985	2.2	Онежский (Архангельская обл.)	1.0	2.5	60.0	92.0
Четная линия	1998	2.8	Умбский Кандалакшский Князегубский (Мурманская обл.)	2.6	10	1.1	0.5

Примечание. Приведены данные о численности возвратов в Мурманской обл.

Материал и методы

Материал собирали в 2000 - 2003 гг. на реках Умбе, Керети, Кеми, Кемском и Выгском рыболовных заводах (бассейн Белого моря), реках Коле, Туломе, Зап. Лице (бассейн Баренцева моря), а также донорской реке Оле и Ольской ЭПАБ (бассейн Охотского моря). Всего исследовано 14 выборок молоди и производителей общей численностью 1449 экз. Выборки взрослой горбуши сделаны в период нерестового хода, заводской молоди - на стадии готовности к покатной миграции. Исследовали 18 ядерных генов, кодирующих белки (аллозимы) (Гордеева и др., 2003), четыре высокополиморфных микросателлитных локуса (Гордеева и др., 2004, в печати) и два переменных участка мтДНК (Cytb/D-loop и ND5/ND6) (Гордеева и др., 2004). У взрослых рыб из рек Олы и Умбы измеряли длину и массу тела и исследовали 17 пластических признаков, преобразованных в индексы Хаксли; у самок из р. Умбы определяли абсолютную плодовитость (Гордеева, Салменкова, 2004, в печати). Данные о динамике нерестового хода и показатели воспроизводства горбуши (сроки созревания производителей, объемы инкубируемой икры и выпускаемой молоди)

взяты из отчетов Умбского рыболовного завода за 1987-2001 гг.

Считается, что в беломорских реках Умбе и Керети имеются условия для естественного воспроизводства вселенцев, помимо этого в р. Умбе до 2001 г. осуществлялось и заводское разведение горбуши на Умбском рыболовном заводе. На баренцевоморском побережье Кольского п-ва из-за неблагоприятных условий зимнего периода естественное воспроизводство вселенцев практически отсутствует (Камышная, Смирнов, 1981). По нашим оценкам вклад естественного нереста в учтенные возвраты взрослых рыб за все годы воспроизводства нечетной линии составляет от 66 до 100 %. Нижняя граница определялась, исходя из усредненного коэффициента учтенного возврата производителей в реку Умбу от выпущенной с Умбского завода молоди, т.е. 4.5%. Верхняя граница определялась долей возврата от молоди, полученной из завезенной икры, в первых после обеих интродукций поколениях 1987 и 2000 гг.; она была примерно одинакова и составляла 0.4%. В естественных условиях выживаемость молоди охотоморской горбуши равняется 1% (Голованов, 1982).

Результаты и обсуждение

Нечетная линия. Полученные данные свидетельствуют, что за восемь-девять поколений воспроизводства в новом ареале у вселенцев произошел существенный сдвиг в частотах аллелей и величинах разнообразия (средней наблюдаемой гетерозиготности и числе аллелей) по аллозимным и микросателлитным локусам, в частотах гаплотипов и гаплотипическом разнообразии мтДНК. Характер изменений в исследованных генетических маркерах, кото-

рые в различной степени подвергаются действию микроэволюционных факторов (отбору и генетическому дрейфу), в целом совпадает. По сравнению с родительской популяцией у беломорской горбуши наблюдается снижение числа аллелей - на 26% в аллозимных и на 36% в микросателлитных локусах, и сокращение уровня средней гетерозиготности - на 20% в аллозимных и на 17% в микросателлитных локусах. Также отмечено сокращение разнообразия гаплотипов мтДНК (Табл. 2).

Таблица 2. Оценки генетического разнообразия в донорской и акклиматизированной популяциях горбуши

Генетические маркеры	Дальний Восток	Европейский Север
<i>Аллозимные локусы</i>		
Аллельное разнообразие	2.4±0.2	1.8±0.2
Гетерозиготность	0.143±0.021	0.100±0.029
<i>Микросателлиты</i>		
Число аллелей на локус	15.1	9.7
Гетерозиготность	0.790±0.049	0.678±0.063
<i>мтДНК</i>		
Гаплотипическое разнообразие <i>h</i>	0.9246±0.01377	0.7976±0.03892
Нуклеотидное разнообразие	0.012943±0.000003	0.014955±0.000003

Длина и масса тела молоди и взрослой беломорской горбуши превышают таковые у горбуши исходной популяции реки Олы. Анализ главных компонент комплекса морфометрических промеров взрослых рыб выявил существенные различия между дальневосточной и беломорской популяциями ($F = 126.2$; $d.f. = 17.8$; $P < 10^{-6}$ у самцов и $F = 113.1$; $d.f. = 17.8$; $P < 10^{-6}$ у самок). Помимо этого, между донорской и беломорской горбушей отмечены различия по ряду биологических показателей. В новом ареале нерестовая миграция взрослых рыб в реки начинается раньше и на протяжении нерестового хода, как правило, преобладали самки. У самок беломорской горбуши значительно увеличивается плодовитость. Скат молоди из рек нового ареала из-за позднего прогрева воды весной происходит позже, чем в нативном ареале. Можно предположить, что большая часть найденных у акклиматизированной горбуши изменений возникла благодаря контрастным условиям нерестового и нагульного ареалов, т.е., с одной стороны, под влиянием длительного периода низких температур на речной стадии жизни, и, с другой стороны, благодаря благоприятным термическим условиям Северной Атлантики в период нагула (Гордеева, Салменкова, 2004, в печати).

Успешное естественное размножение вселенцев позволяет предполагать приспособительное значение пониженного уровня гетерозиготности по аллозимным локусам, который может быть сопряжен с отмеченными адаптивными изменениями в жизненном цикле беломорской горбуши (Гордеева и др., 2003, 2004а, 2004б, в печати). Как показал сравнительный анализ молоди и производителей беломорской горбуши, с возрастом доля гетерозиготных

особей снижается, т.е. в новом ареале они оказываются менее жизнеспособными. При этом вектор отбора, характерного для популяций естественного ареала (Алтухов и др., 1987), изменяется на противоположный.

Между выборками взрослой горбуши, зашедшей на нерест в р. Умбу в 2001 и 2003 гг., не отмечено различий ни по генетическим, ни по морфологическим признакам (Гордеева, Салменкова, 2004, в печати), что свидетельствует о том, что большая часть рыб возвращается в «родную» реку, т.е. о формировании у вселенцев хоминга. В то же время умбская горбуша отличается от других беломорских и баренцевоуморских выборок взрослых рыб по частотам аллелей аллозимных и, в большей степени, микросателлитных локусов. Среди выборок молоди, выращенной на заводах Белого моря из икры производителей, подошедших в 2001 г. в ряд рек, были найдены статистически существенные различия по частотам аллозимных локусов. Это может указывать на начавшуюся пространственную генетическую дифференциацию в новом ареале. Уровень дифференциации, найденный между беломорскими выборками (по микросателлитным локусам $F_{ST}(\theta_{ST}) = 0.016$; по аллозимным локусам $F_{ST} = 0.009$ у взрослых и 0.018 у молоди), сопоставим с оценками, полученными для популяций в естественном ареале (микросателлиты $\theta_{ST} = 0.022$ (Северная Америка, Olsen et al., 1998); аллозимные локусы: $F_{ST} = 0.010$ (среднее для азиатских популяций нечетной линии, Варнавская, 2001).

Взаимоотношения выборок дальневосточной и акклиматизированной горбуши представлены в виде дендрограммы, построенной по генетическим угло-

вым расстояниям, вычисленным на основе аллельных частот (Рис.). Мы включили выборку горбуши нечетной линии из р. Армань - соседней с донорской р. Олой, для того, чтобы дать более наглядное представление о степени дивергенции акклиматизированной горбуши.

Четная линия. У первого (2000 г.) и второго (2002 г.) поколений вселенной в бассейн Белого моря горбуши линии четных лет не обнаружено значимых различий с донорской популяцией по исследованным генетическим маркерам (Гордеева и др., 2004; Гордеева и др., 2004, в печати). Напротив, морфологические отличия от донорской популяции выражены у вселенной четной линии в большей степени, чем у нечетной, что, вероятно, связано с почти исключительно заводским происхождением первой. Из данных табл. 1 видно, что численность четной линии в новом ареале постепенно снижается несмотря на более благоприятные обстоятельства при вселении, т.е. большой объем перевезенной икры и выпущенной из нее молоди, а также то, что доинкубация икры и выпуск молоди осуществлялся сразу с нескольких заводов, а не с одного, как в случае нечетной линии (Табл. 1). Очевидно, что в линии четных лет адаптации к новым условиям обитания не происходит.

Как уже говорилось, на первом этапе акклиматизационных работ в 1956-1980 гг. результаты вселения четной и нечетной линий различались сходным образом, что связывали с различиями в сроках размножения между смежными линиями в донорских популяциях о. Сахалин. При этом более поздние сроки нереста горбуши четной линии не позволяли надеяться на ее акклиматизацию в бассейне Белого моря (Дягилев, Маркевич, 1979; Карпевич и др., 1991). Надо отметить, что у горбуши бассейна

Охотского моря тоже прослеживается различия между линиями четных и нечетных лет по срокам нерестовой миграции и нереста, причем четная линия опережает нечетную (Ионов, 1986). При переселении на Европейский Север эта особенность магаданской популяции сохраняется и, вероятно, также определяет разную выживаемость линий.

Неодинаковая эффективность от перевозок смежных линий была показана и в крупномасштабных работах по расселению горбуши, которые проводились в США и Канаде. Например, в ходе интродукции горбуши в штате Мэн перевозки горбуши линии нечетных лет сопровождалась значительным возвратом взрослых рыб, а интродукции четной линии оказывались безрезультатными. На о. Ньюфаундленд в результате перевозок образовалась временная популяция горбуши с естественным нерестом в четные и нечетные годы (обзор: Narache, 1992), но подходы горбуши по нечетным годам в сумме превышали возвраты четного поколения. Горбуша линии нечетных лет, случайно вселенная в акваторию североамериканских Великих Озер, быстро образовала несколько самовоспроизводящихся популяций (Ghartett, Thomason, 1987).

Несмотря на современное симпатричное обитание горбуши поколений четных и нечетных лет практически по всему нерестовому ареалу и, возможно, во время морских миграций, механизм адаптации к сходным условиям может быть различным у каждой линии. Этому, вероятно, способствовала длительная генетическая изоляция линий горбуши и независимые исторические события, сопутствовавшие каждой линии во время оледенений и последующего расселения популяций. Например, эксперимент по искусственному скрещиванию рыб из поколений четных и нечетных лет выявил признаки

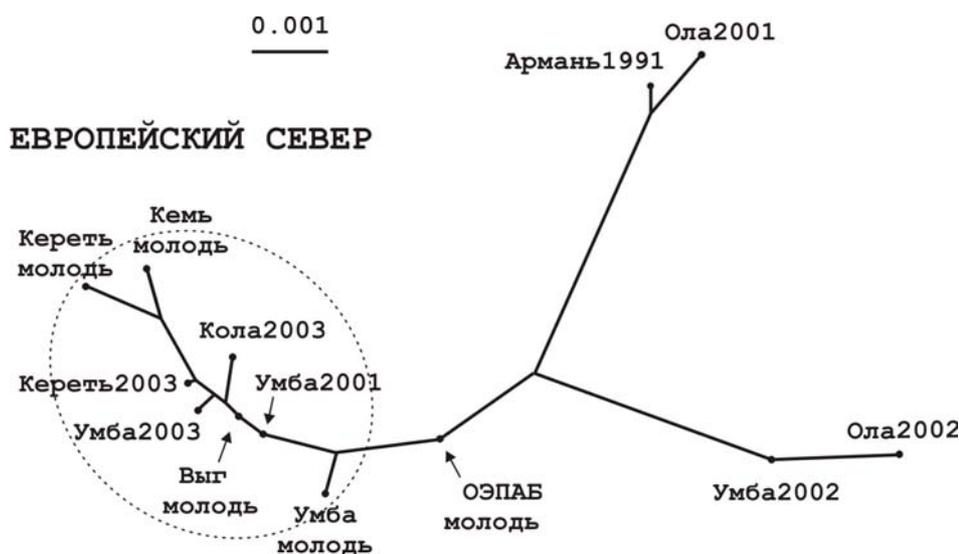


Рис. Дендрограмма выборок дальневосточной и беломорской горбуши

Оценки угловых генетических расстояний (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967) рассчитывались по частотам аллелей 12-ти общих полиморфных локусов, кодирующих белки. Данные о популяции горбуши р. Армань (соседней с донорской р. Олой) заимствованы из работы Н.В. Варнавской (2001)

аутбредной депрессии у гибридов второго поколения (Gharrett, Smoker, 1999). Самостоятельное существование смежных линий проявляется и в особенностях жизненного цикла, и в колебаниях численности поколений, что также указывает на различные адаптивные стратегии. Некоторые особенности популяционно-генетической структуры в пределах четной линии (Варнавская, 2001) позволяют предположить, что она пространственно более дифференцирована и, следовательно, более специализирована, чем нечетная линия. В силу этих причин четная линия может быть менее пластична в новых условиях среды. Возможно, лучшей стратегией для трансплантации горбуши четной линии явилась бы перевозка икры из разных локальностей нативного ареала.

Таким образом, интродукция из Магаданской обл. в бассейн Белого моря линии нечетных лет оказалась более успешной, чем интродукция линии четных лет. После успешного естественного воспроизводства нескольких поколений у вселенцев нечетной линии наблюдаются признаки адаптации к новым условиям, что выражается в направленных сдвигах по генетическим и морфобиологическим признакам, формировании хоминга и пространственной структуры. Поскольку при попытках расширения ареала горбуши большой успех сопутствует, как правило, нечетной линии можно предполагать разную адаптивную пластичность поколений четных и нечетных лет.

Литература

- Алексеев А.П., Кулачкова В.Г. Дальневосточная горбуша в бассейнах Белого и Баренцева морей (второй, «магаданский», этап акклиматизации) // Виды – вселенцы в европейских морях России: сб. науч. трудов. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. 312 с.
- Варнавская Н.В. Принципы генетической идентификации популяций тихоокеанских лососей в связи с задачами рационального промысла: Дис. ... докт. биол. наук. Москва. 2001. 329 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. и др. Балансирующий отбор как возможный фактор поддержания единообразия аллельных частот ферментных локусов в популяциях тихоокеанского лосося – горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. 1987. Т. 23. № 10. С. 1884-896.
- Варнавская Н.В. 2001. Принципы генетической идентификации популяций тихоокеанских лососей в связи с задачами рационального промысла // Дисс. ... докт. биол. наук. Москва. 2001. 329 с.
- Голованов И.С. 1982. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (*Salmonidae*) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиол. Т. 22, вып. 4. С. 568-575.
- Гордеева Н.В. 2002. Генетические изменения у горбуши, трансплантированной в бассейн Белого моря // ДАН. Т. 384. № 4. С. 553-556.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. 2003. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря // Генетика. Т. 39, № 3. С. 402-412.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. 2004. Акклиматизация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) на Европейском Севере России: данные рестрикционного анализа мтДНК // Генетика. Т. 40, № 3. С. 393-400.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А. 2004. Морфоэкологическая пластичность горбуши, акклиматизируемой в бассейне Белого моря // Вопросы ихтиологии. № 6 (в печати).
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. 2004. Генетическая дифференциация тихоокеанской горбуши при освоении нового ареала // ДАН (в печати).
- Дягилев С.Е., Маркевич Н.Б. 1979. Разновременность созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) четных и нечетных лет как основной фактор, определивший различные результаты ее акклиматизации на севере европейской части СССР // Вопросы ихтиологии. Т. 19. Вып. 2(115). С. 230-245.
- Ионов А.В. 1987. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток.: ДВО АН СССР. С. 35-48.
- Камышная М.С., Смирнов А.И. 1981. Воспроизводство горбуши, интродуцированной в бассейны Баренцева и Белого морей // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука. С. 196-225.
- Карпевич А.Ф., Агапов В.С., Магомедов Г.М. Акклиматизация и культивирование лососевых рыб – интродуцентов. М.: ВНИРО, 1991. 208 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология размножения и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335
- Gharrett A.J., Thomason M.A. 1987. Genetic changes in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) following their introduction into the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 787-792.
- Gharrett A.J., Smoker W.W., Reisenbichler R.R., Taylor S.G. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-broodyear pink salmon // Aquaculture. 1999. V. 173. P. 117-129.
- Harache Y. 1992. Pacific salmon in Atlantic waters // ICES mar. Sci. Symp. V. 194. P. 31 – 55.
- Olsen J.B., Seeb L.W., Bentzen P., Seeb J.E. 1998. Genetic interaction of broad-scale microsatellite polymorphism in odd-year pink salmon // Trans. Am. Fish. Soc. V. 127. P. 535-550.