

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ

---

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
«ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ОЗЁРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА»  
(ФГБНУ «ГосНИОРХ»)

## ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦИЯ, ГИБРИДИЗАЦИЯ, ПЛЕМЕННОЕ ДЕЛО И ВОСПРОИЗВОДСТВО РЫБ

Материалы Международной конференции, посвященной памяти  
профессора, доктора биологических наук Валентина Сергеевича Кирпичникова

Санкт-Петербург, 2013

- **РЕЗУЛЬТАТЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО И МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ГОРБУШИ, АККЛИМАТИЗИРОВАННОЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ**

**Н.В. ГОРДЕЕВА, Е.А. САЛМЕНКОВА**

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

Вселение тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. на Европейский Север проводилось в больших масштабах в 1956–1978 гг. путем почти ежегодных перевозок искусственно оплодотворенной икры главным образом из рек южного Сахалина. Однако самовоспроизводящаяся популяция в новом регионе не сформировалась, поскольку с прекращением перевозок подходы вселенцев практически исчезли. Предполагалось, что основной причиной неудачи был выбор донорских стад с юга нативного ареала, поэтому вселенцы оказывались плохо приспособленными к условиям Заполярья, так как относительно поздний нерест, свойственный сахалинским популяциям, приводил в новом ареале к массовой гибели развивающейся икры из-за более раннего осеннего похолодания (Карпевич и др., 1991). Вследствие строго двухлетнего жизненного цикла горбуша как вид представлена двумя репродуктивно изолированными линиями поколений - четных и нечетных лет нереста. Было замечено, что интродукции икры линии поколений нечетных лет сопровождаются, как правило, более многочисленными возвратами взрослых рыб, чем интродукции линии четных лет. Это связывали с существующими между линиями различиями по срокам миграции и нереста: размножение сахалинской горбуши нечетной линии происходит раньше, чем четной, что и обеспечило ее сравнительный успех при размножении в новом ареале (Дягилев, Маркевич, 1979).

На новом этапе интродукции в 1985 г. была завезена оплодотворенная икра горбуши линии нечетных лет из популяции р. Олы Магаданской области (бассейн Охотского моря, Ольская экспериментальная производственно-акклиматизационная база - ОЭПАБ) (табл. 1). Нерестовая миграция и нерест в северных популяциях бассейна Охотского моря начинаются раньше и протекают в более сжатые сроки по сравнению с популяциями о. Сахалин, поэтому донорский материал для этой интродукции оказался лучше преадаптированным к условиям нового ареала (Смирнов, 1975). Потомство нечетной линии магаданской горбуши за девять поколений образовало в новом

ареале многочисленное стадо (промысловый возврат насчитывал от 60 до 700 тыс. рыб) преимущественно с естественным размножением (рис. 1).

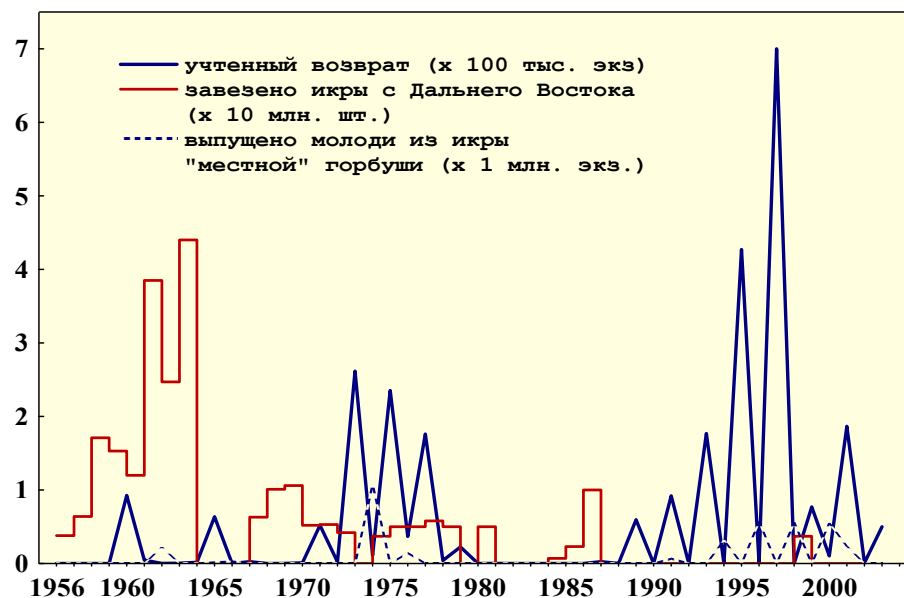


Рисунок 1. Динамика завоза искусственно оплодотворенной икры, заводского выпуска молоди и учтенного возврата производителей в ходе акклиматизации горбуши

Начиная с 1990-х гг. горбуша заходит на нерест в реки бассейнов Белого и Баренцева морей; отмечались также случаи продвижения вселенцев на восток по арктическому побережью. Помимо удачного выбора донорского стада, важную роль, очевидно, сыграли начавшееся с середины 1980-х гг. крупномасштабное изменение температурного режима вод Северной Атлантики и, как следствие, потепление климата всего региона Европейского Севера. В 1998 г. из Магаданской области была завезена партия икры линии четных лет, но возвраты этой линии быстро сошли на нет. Цель настоящей работы – проанализировать итоги акклиматизации и результаты популяционно-генетического и морфобиологического анализа горбуши в новом ареале.

Таблица 1

### Вселение горбуши линий четных и нечетных лет на Европейский Север России

Линия и год интродукции		Завезено икры, млн. шт.	Доинкубация на заводах Белого моря	Выпущено молоди, млн. экз.	Учтенный 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 области.

## Материалы и методы

Материал собирали в 2000-2007 гг. на реках Умбе, Варзуге, Индере, Пялице, Сояне, Керети, Кеми, Кемском и Выгском рыболовных заводах (бассейн Белого моря), реках Коле, Туломе, Зап. Лице (бассейн Баренцева моря), а также донорской р. Оле и Ольской ЭПАБ (бассейн Охотского моря). Выборки взрослой горбуши сделаны в период нерестового хода, заводской молодежи - на стадии готовности к покатной миграции. Исследовали 18 ядерных генов, кодирующих белки (аллозимы) (Гордеева и др., 2003, 2006), четыре высокополиморфных микросателлитных локуса – *Ogo-1a*, *One111*, *Ssa197* и *Oneμ3* (Гордеева и др., 2006) 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 также абсолютную плодовитость (Гордеева, Салменкова, 2005). Данные о динамике нерестового хода и показатели воспроизводства горбуши (сроки созревания производителей, объемы инкубируемой икры и выпускаемой молодежи) взяты из отчетов Умбского рыболовного завода за 1987-2001 гг.

Считается, что в беломорских реках Умбе и Керети имеются условия для естественного воспроизводства вселенцев, кроме того, в р. Умбе до 2001 г. осуществлялось и заводское разведение горбуши на Умбском рыболовном заводе. На баренцевоморском побережье Кольского п-ова из-за неблагоприятных условий зимнего периода естественное воспроизводство вселенцев практически отсутствует (Камышная, Смирнов, 1981). По нашим оценкам, вклад естественного нереста в учетные возвраты взрослых рыб за все годы воспроизводства нечетной линии составляет от 66 до 100% (Гордеева и др., 2005).

## Результаты и обсуждение

**Линия нечетных лет.** Результаты проведенного популяционно-генетического исследования восьмого и девятого поколений вселенцев свидетельствуют о том, что в новом ареале у горбуши наблюдается существенный, по сравнению с донорской популяцией, сдвиг в частотах аллелей и величине генетического разнообразия (числе аллелей и средней наблюдаемой гетерозиготности) по аллозимным и микросателлитным локусам, в частотах гаплотипов и гаплотипическом разнообразии мтДНК. Характер изменений в исследованных генетических маркерах, которые в различной степени подвергаются действию микроэволюционных факторов - отбору и генетическому дрейфу, - в целом совпадает. По сравнению с родительской популяцией у беломорской горбуши наблюдаются уменьшение числа аллелей на 26% в аллозимных и на 36% - в микросателлитных локусах, а также уменьшение средней гетерозиготности на 20% в аллозимных и на 17% - в микросателлитных локусах. Отмечено и сокращение разнообразия гаплотипов мтДНК (табл. 2).

Таблица 2

## Оценки генетического разнообразия в донорской и акклиматизированной популяциях

Генетические маркеры	Дальний Восток	Европейский Север
▪ Аллозимные локусы		
Число аллелей на локус	2.4 ± 0.2	1.8 ± 0.2
Гетерозиготность	0.143 ± 0.021	0.100 ± 0.029
▪ Микросателлиты		
Число аллелей на локус	15.1	9.7
Гетерозиготность	0.790 ± 0.049	0.678 ± 0.063
▪ мтДНК		
Гаплотипическое разнообразие h	0.9246 ± 0.0137	0.7976 ± 0.0389
Нуклеотидное разнообразие	0.012943 ± 0.000003	0.014955 ± 0.000003

Длина и масса тела молоди и взрослой беломорской горбуши превышают эти показатели у горбуши исходной популяции р. Олы. Самкам беломорской горбуши свойственна и более высокая плодовитость (табл. 3).

Таблица 3

## Некоторые морфобиологические характеристики в популяциях нативной и акклиматизированной горбуши

Характеристика	Популяция-донор (р. Ола)	Бассейн Белого моря
Вес взрослых рыб, кг	1.15	1.32
Вес молоди, мг	158	420
Плодовитость самок, шт.	1537	1877

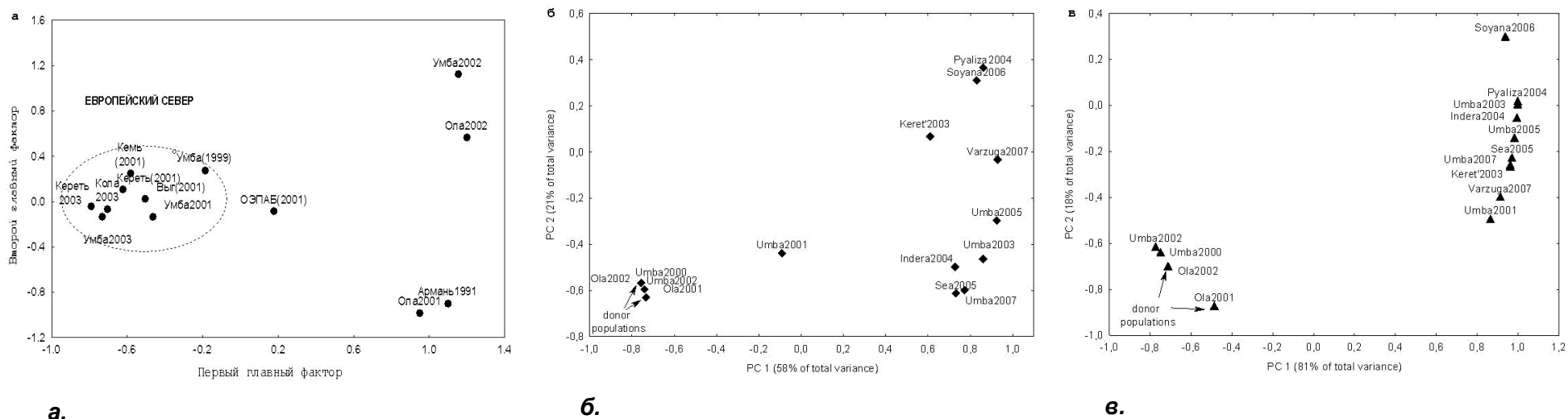
Анализ главных компонент всего комплекса морфометрических промеров взрослых рыб выявил существенные различия между дальневосточной и беломорской популяциями ( $F = 126.2$ ; d.f. = 17.8;  $P < 10^{-6}$  у самцов и  $F = 113.1$ ; d.f. = 17.8;  $P < 10^{-6}$  у самок). Помимо этого, между донорской и беломорской горбушей отмечены различия по ряду биологических показателей. Так, в новом ареале нерестовая миграция взрослых рыб в реки начинается раньше и на протяжении нерестового хода, как правило, преобладают самки. Скаты молоди из рек нового ареала из-за позднего прогрева воды весной происходит позже, чем в нативном ареале, и молодь начинает питаться уже в реке; темп роста в морской период также заметно выше. По-видимому, большая часть найденных у акклиматизированной горбуши изменений возникла в результате воздействия контрастных условий нерестового и нагульного ареалов: с одной стороны, под влиянием длительного

периода низких температур на речной стадии жизни, а с другой стороны, благодаря благоприятным термическим условиям Северной Атлантики в период нагула (Гордеева, Салменкова, 2005).

Успешное естественное размножение вселенцев позволяет выдвинуть предположение о приспособительном значении пониженного уровня гетерозиготности по аллозимным локусам, который может быть сопряжен с отмеченными адаптивными изменениями в жизненном цикле беломорской горбуши (Гордеева и др., 2004, 2005). В пользу такого предположения свидетельствует сравнительный анализ молодежи и производителей беломорской горбуши, показавший, что с возрастом доля гетерозиготных особей снижается, т.е. в новом ареале они оказываются менее жизнеспособными. Соответственно вектор отбора, действующего на исследованные аллозимные локусы в популяциях естественного ареала (Алтухов и др., 1987), изменяется в новых условиях на противоположный. О возможном адаптивном значении произошедших у горбуши генетических изменений говорят и такие факты, как: а) более существенное снижение средней гетерозиготности по аллозимам (на 22%,  $P < 0,05$ ), чем по селективно нейтральным микросателлитам (на 5%,  $P < 0,05$ ); б) наибольшие изменения, произошедшие в изменчивости локусов, максимально дифференцирующих нативные популяции, – *PGDH\**, *sAAT-3\**, *sAAT-4\** (Варнавская, 2001; Салменкова и др., 2006).

Популяционно-генетическое исследование выборок горбуши из разных рек беломорского бассейна демонстрирует начавшуюся пространственную генетическую дифференциацию нечетной линии горбуши в новом ареале как по аллозимным, так и по микросателлитным маркерам (рис. 2, а-в). Наличие именно пространственной вариации на фоне определенных межгодовых различий подтверждается результатами анализа варiances изменчивости всех выборок по микросателлитам (AMOVA), который показал, что различий между локальностями больше, чем между выборками разных лет из тех же локальностей. Кроме того, в новом ареале наблюдается эффект изоляции расстоянием, т.е. корреляция генетических ( $pst$ ) и географических дистанций между исследованными выборками горбуши ( $r = 0,803$ ,  $P = 0,0000001$ ). На этих же рисунках хорошо отражена генетическая дивергенция между популяцией-донором (Ола, ОЭПАБ; показана также соседняя с Олой популяция р. Армань, данные по: Варнавская, 2001) и беломорскими популяциями.

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 молодежи), 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)).



**Рисунок 2. Многомерное шкалирование:**  
**а) оценок хорд-дистанций (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967), рассчитанных по частотам 12 аллозимных локусов;**  
**б) оценок  $F_{st}$  по вариации частот аллелей 8 микросателлитных локусов,**  
**в) оценок  $p_{st}$  по вариации размеров аллелей тех же микросателлитных локусов**

Наиболее вероятной причиной пространственной дифференциации в новом ареале, скорее всего, является генетический дрейф, который обуславливается случайными факторами при расселении горбуши по беломорскому бассейну, такими как эффект основателя и невысокая численность популяций, образующихся в отдельных реках. Например, нерестовый возврат горбуши в р. Умбу, где до 2001 г. проводили ее искусственное воспроизводство, колебался в период 1990-х–начала 2000-х гг. от нескольких сотен до нескольких десятков тысяч особей (среднее гармоническое 2014 рыб); оценка эффективной численности по данным о временной изменчивости аллельных частот микросателлитов в четырех нечетных поколениях умбской горбуши (2001-2007) составляет 90 особей, т.е. менее 1% ценовой численности. Соответственно эффективная численность в других реках может быть еще меньшей. Понятно, что наблюдаемая в новом ареале пространственная генетическая структура не является стабильной.

**Линия четных лет.** 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, 2005). 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 (Гордеева, Салменкова, 2005). Из данных табл. 1 видно, что

численность четной линии в новом ареале постепенно снижается, несмотря на более благоприятные обстоятельства при вселении (т.е. бóльший объем перевезенной икры и выпущенной из нее молоди), а также на то, что доинкубация икры и выпуск молоди осуществлялись сразу несколькими заводами, а не одним, как в случае нечетной линии. Очевидно, что в линии четных лет на протяжении двух поколений адаптации к новым условиям обитания не произошло, а в дальнейшем численность этой линии сократилась до исчезающе малой.

Как уже упоминалось, на первом этапе акклиматизационных работ (в 1956-1980 гг.) результаты вселения горбуши четной и нечетной линий также различались, и это связывали с различиями в сроках размножения между линиями в донорских популяциях о. Сахалин. Более поздние сроки нереста, свойственные 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 прослеживаются различия между линиями четных и нечетных лет по срокам нерестовой миграции и нереста, причем четная линия опережает нечетную (Ионов, 1987). При переселении на Европейский Север эта особенность охотоморской популяции сохраняется и, вероятно, также определяет разную выживаемость линий. Неодинаковая эффективность от перевозок смежных линий была показана и в крупномасштабных работах по расселению горбуши, проведенных в США и Канаде. Например, в ходе интродукции горбуши в штате Мэн перевозки линии нечетных лет сопровождались 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: Nagache, 1992), но подходы горбуши по нечетным годам в сумме превышали возвраты четного поколения. Горбуша линии нечетных лет, случайно вселенная в одно из североамериканских Великих озер, образовала несколько самовоспроизводящихся популяций, расселившихся в соседние озера (Gharrett, 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 в каждой линии может быть разным. Этому, вероятно, способствовали длительная генетическая изоляция линий горбуши и независимая эволюция каждой линии во время оледенений и последующего расселения популяций. Например, эксперимент по искусственному скрещиванию рыб из поколений четных и нечетных лет выявил признаки аутбредной депрессии у гибридов второго поколения (Gharrett et al., 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 оказывается менее пластичной 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 области в бассейн Белого моря линии нечетных лет оказалась более успешной, чем таковая 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, в формировании пространственной структуры. Поскольку при попытках расширения ареала горбуши бóльший успех сопутствует, как правило, нечетной линии, можно предполагать разную адаптивную пластичность поколений четных и нечетных лет.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программ фундаментальных исследований РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Генофонды и генетическое разнообразие») и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и гранта РФФИ № 10-04-00866а.

## ЛИТЕРАТУРА

- *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 - *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). – Генетика, 1987, т. 23, № 10: 1884-1896.
- *Варнавская Н.В.* Принципы генетической идентификации популяций тихоокеанских лососей в связи с задачами рационального промысла. Докт. дис. М., 2001: 329 с.
- *Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др.* Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря. – Генетика, 2003, т. 39, № 3: 402-412.
- *Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П.* Акклиматизация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) на Европейском Севере России: данные рестрикционного анализа мтДНК. – Генетика, 2004, т. 40, № 3: 393-400.
- *Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П.* Генетическая дифференциация тихоокеанской горбуши при освоении нового ареала. - Докл. РАН, 2005, т. 40, № 5: 714-717.
- *Гордеева Н.В., Салменкова Е.А.* Морфоэкологическая пластичность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, акклиматизируемой в бассейне Белого моря. - Вопр. ихтиологии, 2005, т. 45, № 1: 86-97.
- *Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П.* Исследование генетической дивергенции горбуши, вселенной на Европейский Север России, с использованием микросателлитных и аллозимных локусов. – Генетика, 2006, т. 42, № 3: 349-360.
- *Дягилев С.Е., Маркевич Н.Б.* Разновременность созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) четных и нечетных лет как основной фактор, определивший различные результаты ее акклиматизации на севере европейской части СССР. – Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 2 (115): 230-245.
- *Ионов А.В.* Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря. - Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток, ДВО АН СССР, 1987: 35-48.

- *Камышина М.С., Смирнов А.И.* Воспроизводство горбуши, интродуцированной в бассейны Баренцева и Белого морей. - Современные проблемы ихтиологии. М., Наука, 1981: 196-225.
- *Карпевич А.Ф., Агапов В.С., Магомедов Г.М.* Акклиматизация и культивирование лососевых рыб – интродуцентов. М., ВНИРО, 1991: 208 с.
- *Салменкова Е.А., Гордеева Н.В., Омельченко В.Т. и др.* Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum в азиатской части ареала. – Генетика, 2006, т. 42: 1371-1387.
- *Смирнов А.И.* Биология размножения и развитие тихоокеанских лососей. М., изд-во МГУ, 1975: 335 с.
- *Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F.* Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. - Am. J. Human Genet., 1967, vol. 19: 233-257.
- *Gharrett A.J., Thomason M.A.* Genetic changes in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) following their introduction into the Great Lakes. - Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1987, vol. 43: 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, vol. 173: 117-129.
- *Harache Y.* Pacific salmon in Atlantic waters. - ICES Mar. Sci. Symp., 1992, vol. 194: 31-55.
- *Olsen J.B., Bentzen P., Seeb J.E.* Characterization of seven microsatellite loci derived from pink salmon. - Mol. Ecol., 1998, vol. 7: 1087-1089.