

УДК 597.553.2.575.17

## ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ И ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*, ВСЕЛЁННОЙ В БАСЕЙН БЕЛОГО МОРЯ

© 2015 г. Н. В. Гордеева, Е. А. Салменкова, С. В. Прусов\*

*Институт общей генетики РАН – ИОГЕН, Москва*

*\*Полярный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск*

*E-mail: ribka04@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.07.2013 г.;

после доработки – 24.10.2013 г.

Рассматриваются фенологические, размерно-весовые, репродуктивные и популяционно-генетические характеристики в ряду поколений акклиматизированной в бассейне Белого моря горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* нечётных лет нереста. Обнаружена временная и пространственная изменчивость массы тела взрослых рыб и покатной молоди, а также частот аллелей микросателлитных локусов. В то же время у вселенцев сохраняется общее направление дивергенции от донорской популяции р. Ола по ряду важных адаптивно значимых признаков – срокам нерестового хода и ската, половой структуре, плодовитости и размеру икринок, а также уровню генетического разнообразия. Несмотря на увеличение репродуктивного потенциала (доли самок и их плодовитости), оценки генетически эффективной численности популяций составляют всего десятки особей, что указывает на достаточно напряжённые условия воспроизводства в новом ареале и предполагает дифференциальную выживаемость потомства отдельных семей в ранний период развития.

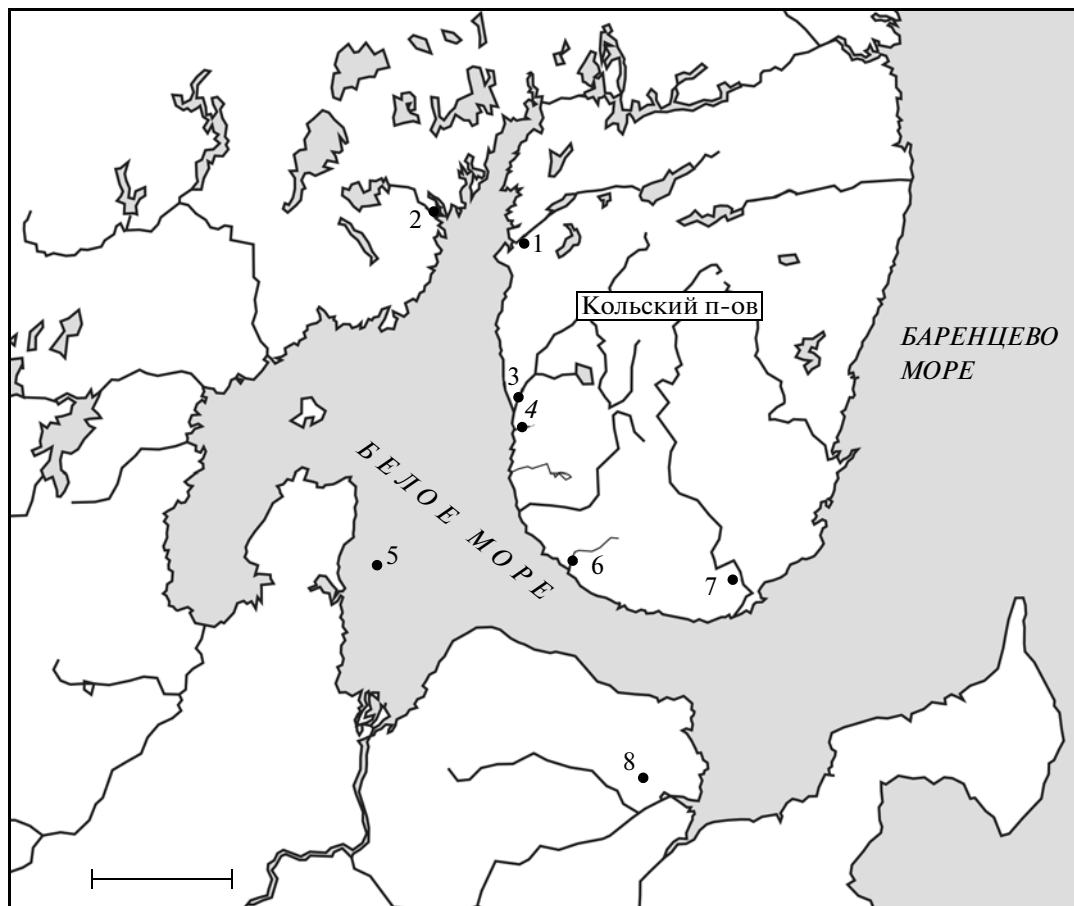
*Ключевые слова:* горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, акклиматизация, микросателлиты, адаптация, плодовитость.

DOI: 10.7868/S0042875215010063

Акклиматизация тихоокеанского лосося – горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* – в бассейне Белого моря представляет уникальный материал для исследования вопросов адаптации, поскольку большинство попыток переселения анадромных лососей оказывались безуспешными (Ricker, 1972; Withler, 1982; Altukhov, Salmenkova, 1990; Narache, 1992) в основном из-за чувствительности к условиям пресноводного этапа жизненного цикла и сложности “настройки” сроков миграции. Интродукции горбуши на европейский север, которые проводили в 1956–1979 гг. преимущественно с южного Сахалина, потерпели неудачу из-за того, что вселенцы, унаследовавшие сроки миграции и нереста от донорских популяций, размножались слишком поздно и развивающаяся икра в массе погибала с наступлением осенних холодов (Карпевич и др., 1991). Выбор в качестве донора для интродукций популяции р. Ола (Магаданская область) подтвердил представление о наследственно закреплённых адаптациях северных и южных популяций горбуши к термическому режиму в нерестовых реках. Действительно, интродукция в 1985 г. положила начало успешно воспроизводящейся в новом ареале популяции линии нечётных лет (у горбуши из-за

строго двухлетнего жизненного цикла и однократного нереста популяции, размножающиеся в чётные и нечётные годы, представляют репродуктивно изолированные линии). Иная картина наблюдалась после интродукций линии чётных лет из р. Ола – четыре перевозки в 1984, 1986, 1996 и 1998 гг. не дали ощутимого результата, и в настоящее время по чётным годам в реки заходит очень небольшое число рыб.

У акклиматизированной в бассейне Белого моря горбуши исследовали комплекс морфологических, репродуктивных и фенологических признаков, а также изменчивость генетических маркёров, имеющих различную селективную ценность: аллозимов, мтДНК, микросателлитов и генов главного комплекса гистосовместимости (Гордеева и др., 2006; Gordeeva, Salmenkova, 2011). По сравнению с донорской популяцией р. Ола найдены существенные изменения во внешней морфологии, плодовитости, жизненном цикле, а также в популяционно-генетических характеристиках. Кроме того, анализ результатов интродукций горбуши на европейском севере России, в США и Канаде позволил в свете полученных данных сделать вывод о неодинаковой адаптивной



**Рис. 1.** Локализация и объём исследованных выборок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* линии нечётных лет в бассейне Белого моря: 1 – р. Умба (2001–2011 гг., 378 экз., взрослые рыбы), 2 – р. Кереть (2003 г., 64 экз., взрослые), 3 – р. Варзуга (2007 г., 50 экз., взрослые), 4 – р. Индера (2004 и 2012 г., 145 экз., молодь) 5 – море вблизи Летнего берега (2005 г., 75 экз., взрослые), 6 – р. Пялица (2006 г., 55 экз., молодь), 7 – р. Поной (2012 г., 66 экз., молодь), 8 – р. Сояна (2006 и 2008 г., 117 экз., молодь). Масштаб: 100 км.

пластичности линий чётных и нечётных лет нереста (Гордеева, 2010; Gordeeva, Salmenkova, 2011).

Цель настоящей работы – исследовать динамику биологических и генетических характеристик у акклиматизированной в бассейне Белого моря горбуши линии нечётных лет на протяжении семи поколений.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы опубликованные ранее результаты наблюдений за период 2001–2009 гг. (Gordeeva, Salmenkova, 2011), которые дополнены новыми данными по выборкам взрослых рыб и молоди, собранным в 2011 и 2012 гг. Во все годы наблюдений выборки производителей из р. Умба отбирали в течение массового хода, во II декаде июля; кроме этого собирали сведения о численности и половом составе рыб, пропущенных через рыбоучётные заграждения (РУЗ), установленные на этой реке. Покатную молодь из рек Индера, Пялица, Поной и Сояна отлавливали

мальковыми ловушками в нижнем течении. Географическое положение всех выборок приведено на рис. 1.

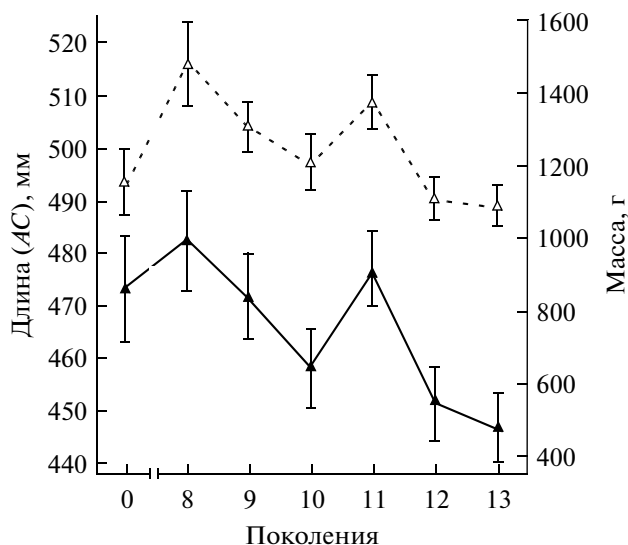
У всех взрослых рыб и молоди измеряли длину по Смитту ( $FL$ ) и массу тела. У самок (10–60 экз. в каждой выборке, всего 145 экз.) определяли массу гонад, диаметр икринок, абсолютную плодовитость и рассчитывали гонадосоматический индекс (ГСИ, % – отношение массы гонад к массе тела без внутренностей). Различия по фенотипическим признакам оценивали с помощью сравнения средних ( $t$ -тест) и их дисперсий (однофакторный дисперсионный анализ ANOVA). Для сравнения использовали литературные данные о среднемноголетних биологических показателях донорской популяции р. Ола (Голованов, 1982; Марченко и др., 2004; Волобуев и др., 2005).

Генетическую изменчивость оценивали по восьми микросателлитным локусам (Gordeeva, Salmenkova, 2011). Для каждой выборки с помощью программ FSTAT 2.9.3.2 (Goudet, 2001) и HP-

rare (Kalinowski, 2005) рассчитывали скорректированные по минимальному размеру выборки оценки среднего числа аллелей на локус, числа уникальных аллелей на локус и величину ожидаемой гетерозиготности. Соответствие распределения генотипов равновесному соотношению Харди–Вайнберга, неравновесие по сцеплению, а также значимость различий в частотах аллелей каждого локуса проверяли в программе GENEPOP (Raymond, Rousset, 1995). Уровень значимости для множественных тестов корректировали с помощью процедуры Бонферрони (Rice, 1989). В качестве меры генетической дифференциации использовали оценки  $F$ -статистики (Weir, Cockerham, 1984), рассчитанные в GENEPOP. Анализ главных компонент на основе матрицы парных оценок  $F_{ST}$  проводили в программе STATISTICA; иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) – в программе ARLEQUIN 3.0 (Excoffier et al., 2005); значимость оценок  $F$ -статистики на каждом уровне проверяли с использованием 2000 пермутаций (Excoffier et al., 1992). В качестве дополнительной меры генетических расстояний между выборками в программе MSA 2.32 (Dieringer, Schlotterer, 2003) были рассчитаны дистанции Неи  $D_N$  (Nei, 1972), по которым затем с помощью метода “ближайшего соседа” (neighbor-joining – NJ) (Saitou, Nei, 1987) было построено дерево в программе PHYLIP (Felsenstein, 2004). Топологию ветвей проверяли с помощью бутстреп-процедуры (1000 повторов). Эффективный размер популяций  $N_e$  в реках Умба, Индера и Со-яна оценивали двумя способами: с помощью метода моментов (Waples, 1989) и метода максимального правдоподобия (Berthier et al., 2002) в программе NeESTIMATOR (Peel et al., 2004).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

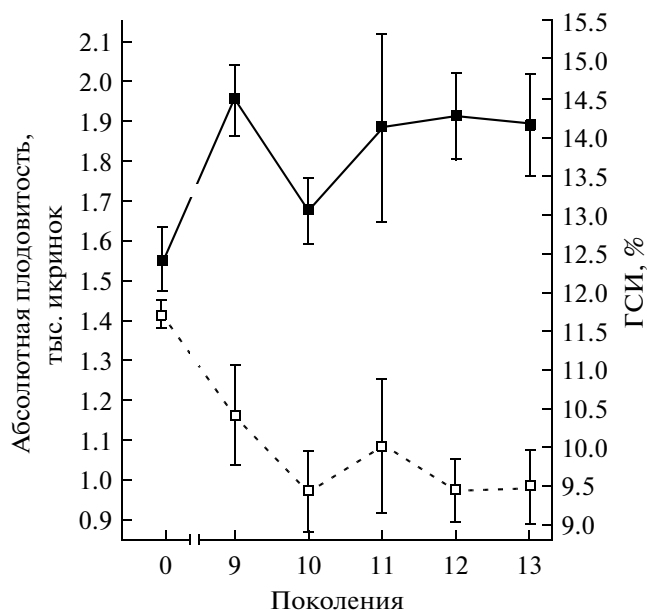
**Фенологические характеристики.** В нечётные годы наблюдений на РУЗ Умбского рыболовного завода горбуша появляется, как правило, в начале III декады июня, а пик её хода приходится на II декаду июля. В некоторые годы (например, в 2003 и 2005) в р. Умба наблюдалось два нечётко выраженных пика миграции – в I и III декаде июля. В реках, расположенных восточнее Умбы, ближе к Горлу Белого моря, начало миграций и массовый ход горбуши наблюдаются ещё раньше – соответственно в середине июня и I декаде июля (Зубченко и др., 2004). В целом же массовая нерестовая миграция акклиматизированной горбуши сдвинута на более ранние сроки по сравнению с донорской популяцией р. Ола (15 июля–5 августа) (Голованов, 1982), что, как уже предполагалось (Gordeeva, Salmenkova, 2011), может входить в комплекс адаптаций к новым условиям воспроизводства.



**Рис. 2.** Длина (—▲—) и масса тела (---△---) производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* р. Умба линии нечётных лет в 2001–2011 гг. (8–13-е поколение от года интродукции); “нулевое” поколение – среднестатистические показатели донорской популяции р. Ола (Марченко и др., 2004); (▲, △) – средние значения, (|) – 95%-ный доверительный интервал.

Сроки поклатной миграции молоди, судя по имеющимся данным, могут варьировать в реках нового ареала в зависимости от гидрологического и температурного режимов. Например, скат из р. Индера в 2004 и 2012 гг. начинался при прогреве воды до  $5^{\circ}\text{C}$  и проходил в максимально сжатые сроки в III декаду мая (Зубченко и др., 2004). Быстрота ската из Индеры объясняется небольшой длиной реки, т.е. близостью нерестилищ к устью, а также высокой скоростью течения во время паводка. В других более протяжённых реках скатывающаяся молодь задерживается в реке для нагула до июня–середины июля (Смирнов, 1975; Зубченко и др., 2004). Таким образом, скат в отдельных реках нового ареала может смещаться на более поздние даты по сравнению с донорской популяцией (начало мая–конец июня) (Голованов, 1982).

**Линейно-весовые показатели.** Масса тела рыб, зашедших в р. Умба на нерест в 2011 г. ( $1090 \pm 28$  г), оказалась заметно меньше, чем в среднем в предыдущих пяти поколениях 2001–2009 гг. (сравнение средних величин и их дисперсий:  $p = 0$ ), тогда как длина тела ( $44.7 \pm 0.33$  см) статистически значимо не изменилась. На рис. 2 видно, что в первых исследованных поколениях средняя масса горбуши р. Умба была больше, чем у рыб из донорской популяции р. Ола, а затем произошло её снижение. Несмотря на это, коэффициент корреляции Пирсона линейных и весовых показателей у беломорской горбуши существенно выше, чем у ольской (0.910 против 0.817;  $t$ -тест:  $p =$



**Рис. 3.** Абсолютная плодовитость (—■—) и гонадосоматический индекс (ГСИ, (—□—)) самок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* р. Умба линии нечётных лет в 2003–2011 гг. (9–13-е поколение от года интродукции); “нулевое” поколение – среднеепогодные показатели донорской популяции р. Ола (Марченко и др., 2004; Волобуев и др., 2005); (■, □) – средние значения, (I) – 95%-ный доверительный интервал.

= 0.0071), что свидетельствует о более высоком темпе весового роста в новом ареале. Дисперсия и средние значения рассчитанных коэффициентов упитанности по Фультону также различаются высокозначимо между ольской и умбской горбушей:  $1.26 \pm 0.03$  (наши данные 2001 г.) и среднеепогодная величина  $1.32 \pm 0.003$  (Волобуев и др., 2005) для р. Ола против  $1.44 \pm 0.01$  для р. Умба (во всех случаях  $p = 0$ ). Видимое уменьшение размеров вселенцев за последние поколения при сохранении высоких показателей упитанности может указывать не на ухудшение кормовых условий в районах нагула и зимовки, а скорее на сокращение времени для интенсивного роста (например, из-за поздней откочёвки молоди от прибрежий, увеличения дальности преднерестовых миграций).

Молодь, скатившаяся из р. Индера в 2012 г., имела длину тела  $33.7 \pm 0.12$  мм и массу  $178 \pm 2.6$  мг, что меньше аналогичных средних показателей покотников в 2004 г. (35.1 мм и 250 мг – по: Зубченко и др., 2004). Если сравнивать эти значения с донорской популяцией, то они значимо больше среднеепогодных величин –  $158 \pm 3$  мг (Голованов, 1982), хотя приближаются к показателям отдельных лет – 192.5 и 207 мг (Волобуев и др., 2005). По данным Студенова (1998), средняя масса скатывающейся из р. Мегра молоди может достигать 427 мг. Такое значительное увеличение массы покотников в новом ареале, как полагают,

связано с достаточным количеством корма в реках, в результате чего молодь начинает активно питаться уже в районе нерестилищ (Смирнов, 1975) и задерживается на участках со слабым течением, что в нативном ареале ей, как правило, не свойственно. Относительно небольшие весовые показатели покотной молоди в р. Индера можно объяснить быстрым, без задержек, скатом в море.

**Половой состав.** Как и в предыдущие годы наблюдений, в выборке 2011 г. преобладали самки (70%). В течение нерестового хода в 1987–2007 гг. на РУЗ Умбского рыболовного завода доля самок варьировала в пределах 58.5–77.5% (по данным внешнего осмотра пропускаемых рыб). В донорской ольской популяции доля идущих на нерест самок по среднеепогодным данным составляет 48–53% (Голованов, 1982; Черешнев и др., 2002). Как уже предполагалось ранее (Gordeeva, Salmenkova, 2011), неравное соотношение полов скорее всего отражает неблагоприятные условия для воспроизводства вселенцев. Во-первых, было показано, что в естественном ареале отклонения от нормального температурного режима во время передифференцировки пола (горбуше свойственна протогиния) могут способствовать сдвигам в соотношении полов (Канидьева, 1967). Во-вторых, увеличение доли самок обычно наблюдается в периоды депрессии популяции (Голованов, 1982).

**Репродуктивные признаки.** Средняя абсолютная плодовитость самок умбской горбуши в 2011 г. составила  $1890 \pm 62$  икринок, а значение ГСИ –  $9.48 \pm 0.23\%$ . В пяти исследованных поколениях средние показатели и варианты плодовитости колебались незначимо, за исключением выборки 2005 г.; стабильными оставались средние значения и варианты ГСИ (рис. 3). Несмотря на то что корреляция между индивидуальной плодовитостью и массой самок статистически значима ( $r = 0.410$ ,  $p = 0$ ), заметное снижение массы самок в течение пяти поколений (ANOVA  $F_{(4, 137)} = 11.4$ ,  $p = 0$ ) почти не повлияло на показатели средней абсолютной плодовитости. В некоторых других реках бассейна Белого моря были показаны сходные с умбской популяцией значения плодовитости и ГСИ (Зелеников, Кузнецова, 2003; Зубченко и др., 2004; Дорофеева и др., 2005).

По сравнению с донорской популяцией, как это отмечалось нами ранее (Gordeeva, Salmenkova, 2011), плодовитость горбуши в новом ареале достоверно увеличилась, а значение ГСИ, наоборот, снизилось. В среднем за 2003–2011 гг. плодовитость самок горбуши из р. Умба оказалась выше среднеепогодного показателя ольской горбуши на 20.5%, тогда как масса яичников уменьшилась на 18%. Принимая во внимание сходство средних линейно-весовых показателей самок ольской и умбской горбуши, наблюдаемые изменения под-

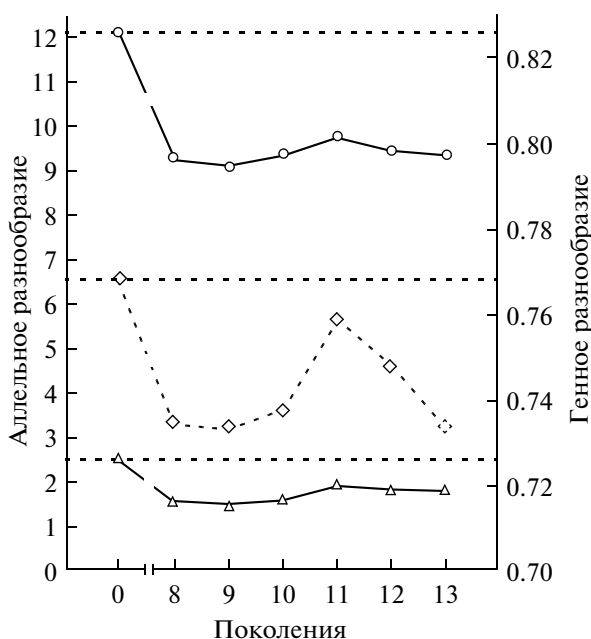
разумевают значительное снижение дефинитивных размеров икринок в ходе акклиматизации. Как известно, плодовитость и размер икринок — тесно взаимосвязанные показатели, характеризующие распределение общих энергетических затрат на генеративный обмен между количеством потомков (плодовитость) или их качеством (т.е. размер икринок, поскольку принято считать, что из крупной икры с соответственно увеличенным содержанием желтка вылупляются крупные эмбрионы с повышенной выживаемостью (Einum, Fleming, 2000)). Таким образом, эти показатели отражают стратегию воспроизводства популяции (Einum et al., 2004; Павлов, 2007), и неудивительно, что они характеризуются высокой степенью наследуемости, особенно размер икринок (Kinnison et al., 2001). Ряд исследователей отводят ведущую эволюционную роль именно размеру икринок, под который “подстраивается” величина плодовитости (Fleming, Gross, 1990).

Наблюдаемые у беломорской горбуши изменения, которые свидетельствуют об увеличении воспроизводительной способности образовавшейся популяции (т.е. продукции большего числа мелких личинок), обычно отражают неблагоприятные для популяции процессы, например, увеличение смертности в эмбрионально-личиночный период развития (Павлов, 2007) и ослабление естественного отбора при заводском разведении (Heath et al., 2003). На первом этапе интродукций, когда воспроизводство в реках нового ареала было неустойчивым, наблюдались сходные изменения: по сравнению с донорскими популяциями (преимущественно южного Сахалина) у вселенцев значительно увеличилась плодовитость, но масса яичников и икринок, а также содержание в них желтка уменьшились (Персов, 1963; Смирнов, 1975; Агапов, 1986). Предполагалось, что в основе этих изменений лежат следующие физиологические механизмы. Благодаря лучшим, чем у донорских популяций, условиям для роста, особенно в период ската, темп дегенерации «лишних» ооцитов из исходного фонда половых клеток снижался, т.е. конечная плодовитость увеличивалась (Персов, 1963; Грачев, 1971; Агапов, 1986). Созревание икры при её меньших, чем обычно, размерах связывали с сокращением периода трофоплазматического роста (вителлогенеза) из-за более позднего ската молоди и, следовательно, сокращения периода морского нагула (Персов, Сакун, 1962; Персов, 1963). Но сроки ската вселенцев на первом этапе акклиматизации отличались от донорских популяций на 1.0–1.5 мес., тогда как сроки ската молоди нынешней популяции вселенцев в целом значительно меньше отличаются от сроков ската донорской популяции. Следовательно, изменения условий и длительности периода роста в новом ареале могут лишь отчасти объяснить наблюдаемые изменения отно-

сительной массы яичников и размера икринок. Другим возможным фактором уменьшения массы яичников, т.е. по сути уменьшения энергетических затрат на генеративный обмен, может выступать увеличение сложности преднерестовых миграционных путей, поскольку такая связь была показана у нативных и акклиматизированных популяций лососёвых (Beacham, Murray, 1993; Kinnison et al., 2001). По косвенным оценкам, потенциальная площадь нагульного ареала горбуши в водах северной Атлантики может быть достаточно велика, по крайней мере, не меньше, чем в нативном ареале (Галкина, 1965; Агапов, 1986). Вместе с тем изменение размера икринок в ходе акклиматизации может указывать и на более важную адаптацию к условиям в нерестовых реках. В ряде исследований была показана прямая связь между размером икры и скоростью резорбции остатков желтка и переходом на экзогенное питание у личинок лососёвых рыб (Павлов, 2007; Leblanc, 2011). В новом ареале в отдельные годы отмечалась высокая смертность молоди, связанная с ранним рассасыванием желточного мешка и невозможностью перехода на активное питание (Лоенко и др., 2000; Зубченко и др., 2004), что также могло обеспечить направление отбора на уменьшение размеров икринок.

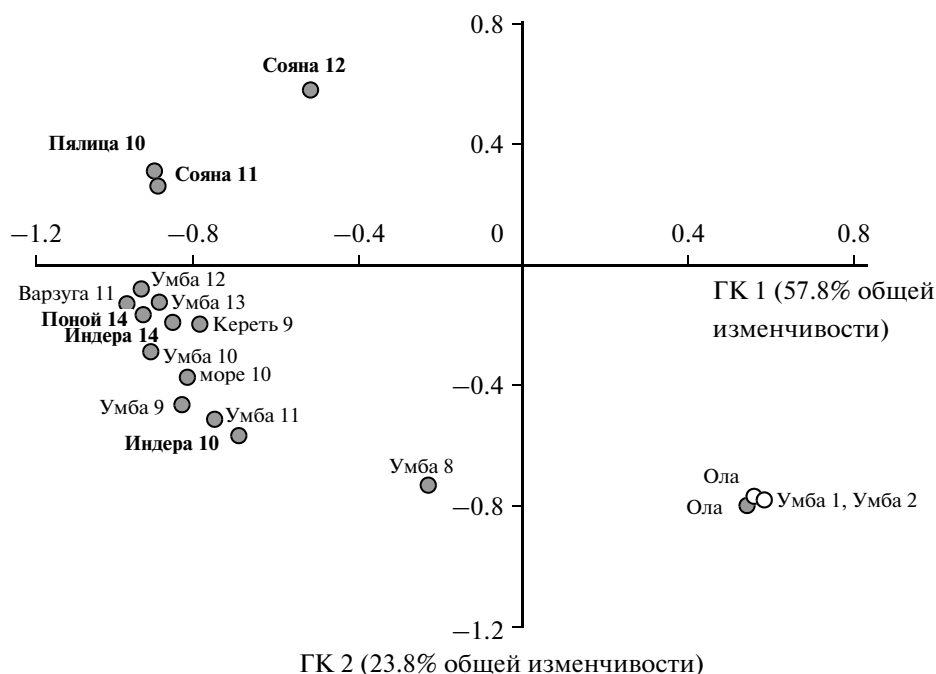
**Популяционно-генетические и демографические характеристики.** После коррекции порогового уровня значимости  $\alpha$  для множественных тестов лишь одно отклонение от распределения Харди–Вайнберга сохранило достоверность — в выборке поклатной молоди из р. Поной по локусу *Ssa197* ( $p < 0.001$ ). Несколько случаев неравновесия по сцеплению найдены в выборках молоди из р. Индера (между локусами *One109* и *One111*, *One109* и *One112*) и из р. Поной (между *One105* и *One112*). Наблюдаемые в выборках молоди отклонения, скорее всего, имеют случайную природу из-за небольшого числа родительских пар. После коррекции для множественных тестов частоты аллелей в выборке 2011 г. из р. Умба не отличались от частот предыдущего поколения 2009 г.; по сравнению с остальными предшествующими поколениями различия были обнаружены, причём наибольшие различия (по частотам аллелей трёх локусов — *One111*, *One112* и *Ssa197*) наблюдались с самыми удалёнными поколениями 2001 и 2003 гг. Выборки молоди из р. Индера 2004 и 2012 гг., разделённые четырьмя поколениями, также значимо различались по частотам аллелей трёх локусов (*One102*, *One111* и *Ssa197*). Между производителями из р. Умба 2011 г. и поклатниками следующего поколения из рек Индера и Поной найдены существенные различия частот пяти локусов. Значимых различий между выборками молоди в 2012 г. не наблюдалось.

Оценки генетической изменчивости (аллельного разнообразия и гетерозиготности) у вселен-

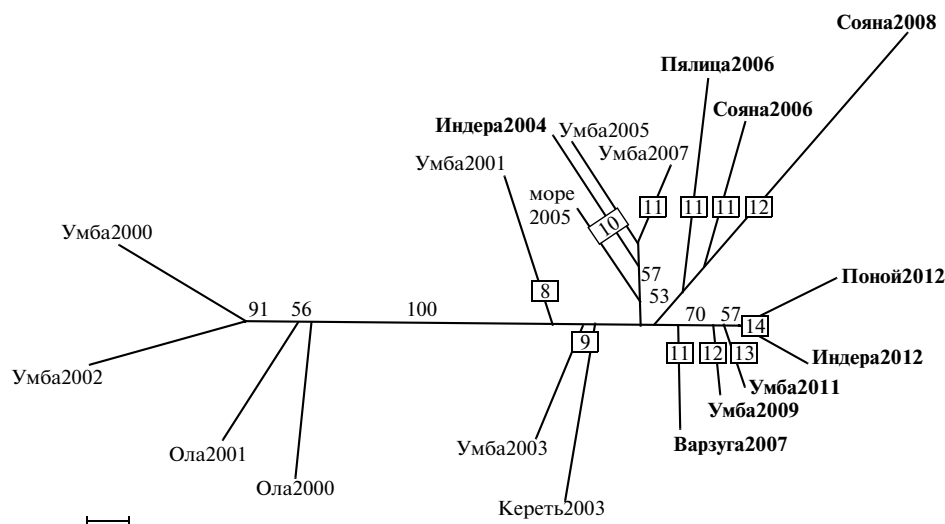


**Рис. 4.** Динамика оценок аллельного разнообразия в микросателлитных маркерах (среднее число аллелей на локус (○) и среднее число уникальных аллелей на локус (△), скорректированные по минимальному объёму выборки) и средней ожидаемой гетерозиготности (◇) в поколениях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* р. Умба; (---) — уровень соответствующих показателей донорской популяции р. Ола.

цев на протяжении шести поколений остаются стабильно более низкими по сравнению с донорской популяцией (рис. 4). Родственные связи исследованных выборок из донорской популяции и у вселённой горбуши показаны на рис. 5, 6 с помощью двух различных мер генетических расстояний: индексов генетической дифференциации  $F_{ST}$  и дистанций Неи  $D_N$ . На рис. 5 первая главная компонента разделяет акклиматизированную горбушу нечётной линии и горбушу донорской популяции вместе с неудачно интродуцированной горбушей линии чётных лет. Вторая компонента описывает пространственную и временную дивергенцию вселенцев — между поколениями и между реками внутри нового ареала. Как можно видеть на обоих рисунках, генетическая дивергенция от популяции-донора на протяжении шести наблюдаемых поколений увеличивается, при этом внутри ареала наблюдается заметная локальная дифференциация (обособление выборок из р. Сояна Мезенского берега Белого моря). Результаты иерархического анализа генетической вариации (AMOVA) показывают, что 1.80% общей изменчивости относится к различиям между реками, при этом значимый компонент (1.04%) приходится на дифференциацию между реками Кольского п-ова и Архангельской области. Компонента, оценивающая изменчивость между поколениями и рассчитанная для выборок разных



**Рис. 5.** Проекция выборок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, интродуцированной в бассейн Белого моря, и донорской популяции р. Ола в пространстве главных компонент (ГК) на основе анализа матрицы оценок генетической дифференциации  $F_{ST}$ : (●) — линия нечётных лет, (○) — линия чётных лет, цифры в названиях выборок — номер поколения от года интродукции (1985 г. — для линии нечётных лет, 1998 г. — для линии чётных лет); полужирным шрифтом выделены выборки беломорской молодежи нечётных лет.



**Рис. 6.** Бескорневое NJ-дерево исследованных выборок интродуцированной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* чётных и нечётных лет нереста и выборок донорской популяции р. Ола, построенное по генетическим расстояниям  $D_N$  Nei (Nei, 1972). Вдоль ветвей приведены индексы бутстреп-поддержки (выше порогового значения 50%); цифры в рамках — номер поколения от года интродукции линии нечётных лет (1985 г.); полужирным шрифтом выделены выборки белой молодежи нечётных лет (для них указан год ската). Масштаб: 0.01.

лет из рек Умба (2001–2011), Индера (2004 и 2012) и Союна (2006 и 2008), оказалась сходной с пространственной компонентой (1.90%). Все эти оценки значительно превышают аналогичные оценки для линии нечётных лет в нативном ареале, полученные с помощью одинакового набора микросателлитных локусов (Салменкова и др., 2006; наши неопубл. данные).

Вычисленные двумя способами оценки генетически эффективной численности (т.е. число особей, передающих свои гены следующему поколению) оказались невелики: в р. Умба (шесть последовательных поколений) соответственно 48 и 59 особей, в р. Союна (два поколения) — 15 и 20 особей, в р. Индера (четыре поколения) — 60 и 69 особей. Приведённые оценки на один–два порядка меньше величин эффективной численности популяций в нативном ареале (Варнаевская, 2006). Очевидно, из-за небольшой численности сформировавшихся в бассейне Белого моря популяций горбуши влияние стохастических факторов (генетического дрейфа) на изменчивость в селективно нейтральных микросателлитных локусах возрастает, что приводит к потере разнообразия, а также к существенной межгодовой и локальной генетической дифференциации.

Таким образом, у акклиматизированной в бассейне Белого моря горбуши нечётной линии наблюдается изменчивость некоторых биологических показателей (например, массы взрослых рыб и поклатной молоди) и частот аллелей микросателлитных маркёров как между отдельными поколениями, так и между географически разобщёнными популяциями отдельных рек. При этом у вселенцев

сохраняется общее направление дивергенции от донорской популяции р. Ола по ряду важных адаптивно значимых признаков, таких как сроки нерестового хода и ската, половая структура, репродуктивные характеристики, а также по общему уровню генетического разнообразия. Суммируя полученные данные, можно сделать вывод о том, что наблюдаемое увеличение репродуктивного потенциала вселенцев при небольших генетически эффективных численностях их популяций указывает на достаточно напряжённые условия воспроизводства в новом ареале, и скорее всего дифференциальную выживаемость потомства отдельных семей в ранний период развития.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны директору и главному рыбоводу Умбского рыбного завода А.Н. Ульянову и А.Н. Баланиной за интерес к работе и всемерную поддержку.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00866) и Президиума РАН (Программа “Живая природа”).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аганов В.С. 1986. Жизненный цикл горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), акклиматизируемой на Европейском севере СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 5. С. 779–794.

Варнаевская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.

- Волобуев В.В., Черешнев И.А., Шестаков А.В. 2005. Особенности биологии и динамика стада проходных и жилых лососевидных рыб рек Тауйской губы Охотского моря. 1. Тихоокеанские лососи // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 25–47.
- Галкина Л.А. 1965. Географическая изменчивость размеров икринок горбуши и кеты (род *Oncorhynchus*) в связи с вопросами акклиматизации // Тр. ММБИ. Вып. 9 (13). Акклиматизация дальневосточных лососей в бассейнах Баренцева и Белого морей. С. 33–40.
- Голованов И.С. 1982. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 568–575.
- Гордеева Н.В. 2010. Беломорская горбуша: итоги и перспективы акклиматизации // Рыб. хоз-во. № 5. С. 65–68.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. 2006. Исследование генетической дивергенции горбуши, вселенной на европейский север России, с использованием микросателлитных и аллозимных локусов // Генетика. Т. 42. № 3. С. 349–360.
- Грачев Л.Е. 1971. Изменение количества ооцитов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 2. С. 248–257.
- Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Кулачкова В.Г. и др. 2005. Актуальные проблемы акклиматизации горбуши в Белом море // Матер. IX Междунар. конф. “Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря”. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН. С. 105–109.
- Зеленников О.В., Кузнецова Н.В. 2003. К вопросу о плодовитости горбуши, интродуцированной в бассейн белого моря // Тез. докл. IV науч. сессии МБС СПбГУ. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 28.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калужин С.М. 2004. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблема акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 82 с.
- Канидьева А.Н. 1967. О формировании пола и размерно-весовой характеристики молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с условиями развития // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 4 (45). С. 633–638.
- Карпевич А.Ф., Агапов В.С., Магомедов Г.М. 1991. Акклиматизация и культивирование лососевых рыб-интродуцентов. М.: Изд-во ВНИРО, 208 с.
- Лоенко А.А., Берестовский Е.Г., Лысенко Л.Ф., Неклюдов М.Н. 2000. Горбуша в реках Кольского полуострова // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 259–269.
- Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. 2004. Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 2. Магадан: Изд-во МагаданНИРО. С. 227–236.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 264 с.
- Персов Г.М. 1963. “Потенциальная” и “конечная” плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева морей // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 3 (28). С. 490–496.
- Персов Г.М., Сакун О.Ф. 1962. Состояние половых желез у горбуши на разных этапах жизненного цикла в связи с акклиматизацией в бассейнах Белого и Баренцева морей // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 48. № 311. С. 92–108.
- Салменкова Н.В., Гордеева Н.В., Омельченко В.Т. и др. 2006. Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в азиатской части ареала // Генетика. Т. 42. № 10. С. 1371–1387.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 336 с.
- Студенов И.И. 1998. Покатная миграция, биология и расчет численности молоди горбуши в реке Мегре (Зимний берег Белого моря) // Матер. VII Междунар. науч. конф. “Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря”. Архангельск: СевПИПРО. С. 234–235.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Altukhov Y.P., Salmenkova E.A. 1990. Introductions of distinct stocks of chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), into natural populations of species // J. Fish Biol. V. 37. Suppl. A. P. 25–33.
- Beacham T.D., Murray C.B. 1993. Fecundity and egg size variation in North American Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // Ibid. V. 42. P. 485–508.
- Berthier P., Beaumont M.A., Cornuet J.-M., Luikart G. 2002. Likelihood-based estimation of the effective population size using temporal changes in allele frequencies: a genealogical approach // Genetics. V. 160. P. 741–751.
- Dieringer D., Schlotterer C. 2003. Microsatellite analyzer (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets // Mol. Ecol. Notes. V. 3. P. 167–169.
- Einum S., Fleming I.A. 2000. Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness // Nature. V. 405. P. 565–567.
- Einum S.M., Kinnison M.T., Hendry A.P. 2004. Evolution of egg size and number // Evolution illuminated: salmon and their relatives. Oxford; N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 127–153.
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. V. 131. P. 479–491.
- Excoffier L., Lava G., Schneider S. 2005. Arlequin, ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. V. 1. P. 47–50.
- Felsenstein J. 2004. PHYLIP: Phylogeny inference package, ver. 3.4. Dept. Genome Sci. Biol. Univ. Wash. Seattle. WA. USA. (<http://evolution.gs.washington.edu/phylip/software.html>)
- Fleming I.A., Gross M.R. 1990. Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in Pacific salmon // Ecology. V. 71. P. 1–11.
- Gordeeva N.V., Salmenkova E.A. 2011. Experimental microevolution: transplantation of pink salmon into the European North // Evol. Ecol. V. 25. P. 657–679.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3.1). Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.



- Harache Y.* 1992. Pacific salmon in Atlantic waters // ICES Mar. Sci. Symp. V. 194. P. 31–55.
- Heath D.D., Heath J.W., Bryden C.A. et al.* 2003. Rapid evolution of egg size in captive salmon // *Science*. V. 299. P. 1738–1740.
- Kalinowski S.T.* 2005. HP-Rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness // *Mol. Ecol.* V. 5. P. 187–189.
- Kinnison M.T., Unwin M.J., Hendry A.P., Quinn T.P.* 2001. Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations // *Evolution*. V. 55. № 8. P. 1656–1667.
- Leblanc C.A.* 2011. The importance of egg size for the diversity of salmonids: PhD dissertation. Univ. Iceland, 109 p.
- Nei M.* 1972. Genetic distance between populations // *Amer. Naturalist*. V. 106. P. 283–292
- Peel D., Ovenden J.R., Peel S.L.* 2004. NeEstimator: software for estimating effective population size (version 1.3). Queensland Government, Department of Primary Industries and Fisheries. (<http://www2.dpi.qld.gov.au/fishweb/13887.html>)
- Raymond M., Rousset F.* 1995. GENEPOP. Version 1.2: Population genetics software for exact tests and ecumenicism // *Heredity*. V. 86. P. 248–249.
- Rice W.R.* 1989. Analyzing tables of statistical tests // *Evolution*. V. 43. P. 223–225.
- Ricker W.E.* 1972. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations // *The stock concept in Pacific salmon*. Vancouver: Univ. Brit. Columbia. P. 27–160.
- Saitou N., Nei M.* 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* V. 4. P. 406–425.
- Waples R.S.* 1989. A generalized approach for estimating effective population size from temporal changes in allele frequency // *Genetics*. V. 121. P. 379–391.
- Weir B.S., Cockerham C.C.* 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // *Evolution*. V. 38. P. 1358–1370.
- Withler F.C.* 1982. Transplanting Pacific salmon // *Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci.* V. 1079. P. 1–27.