

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.
Материалы IX международной конференции
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия
Петрозаводск, 2005. С. 349-353.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РЫБОВОДНЫХ ЗАВОДОВ НА СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЕК БАССЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ

А.О. ЮРЦЕВА¹, Д.Л. ЛАЙУС¹, В.С. АРТАМОНОВА², А.А. МАХРОВ², И.И. СТУДЕНОВ³, С.Ф. ТИТОВ⁴

¹ Санкт-Петербургский Государственный Университет

² Институт общей генетики РАН, Москва

³ Северное отделение Полярного института рыбного хозяйства и океанографии, Архангельск

⁴ Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург

В работе изучались флуктуирующая асимметрия (случайные отклонения от полной билатеральной симметрии, показатель стабильности развития) и изменчивость средних значений морфологических признаков в популяциях атлантического лосося *Salmo salar* L. северо-запада России. Многочисленные морфометрические и меристические остеологические признаки были проанализированы в выборках молоди из 13 популяций (восемь диких и пять заводских). На основе этого анализе можно выделить следующие группы выборок: (i) выборки из природных популяций Кольского полуострова и реки Кереть; (ii) выборки из популяций этих рек, выращенные на рыбоводных заводах и выборка из реки Шуя (бассейн Балтийского моря); (iii) выборки из природных популяций с восточной границы ареала лосося (реки Мезень и Печора). Меристические и морфометрические признаки показывали сходные результаты. Уровень флуктуирующей асимметрии был выше в выборках с рыбоводных заводов по сравнению с выборками из природных популяций по меристическим, но не по морфометрическим признакам. Это может быть объяснено менее благоприятными условиями выращивания или сниженным давлением отбора на рыбоводных заводах по сравнению с условиями в естественных местообитаниях.

A.O. Yurtseva, D.L. Laius, V.S. Artamonova, A.A. Makhrov, I.I. Studenov, S.F. Titov. Effect of hatchery environment on the stability of development of Atlantic salmon from the White Sea basin // 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. 349-353.

The study compares variation of Atlantic salmon *Salmo salar* L. stocks in northern Russia in fluctuating asymmetry and mean values of morphological characters. Parr from 13 populations (eight wild and five hatchery) were analysed for multiple meristic and morphometric osteological characters. The following groups of samples clustered together: (i) wild samples from Kola peninsula and the Keret' River; (ii) samples from hatcheries, which originated from these rivers and the sample from the Baltic Sea basin; (iii) wild samples from large rivers from the eastern border of salmon distribution area (Mezen' and Pechora). Meristic and morphometric characters showed similar patterns of clustering. Magnitude of fluctuating asymmetry (random deviations from perfect bilateral symmetry, a measure of developmental instability) is higher in hatchery samples than in wild using meristic but not morphometric characters. It may be explained by poorer environmental conditions or reduced selection in hatcheries compared to the wild.

В настоящее время в России сохранилось уникальное разнообразие природных популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.). Лосось населяет более 150 рек, относящихся к бассейнам Баренцева, Белого и Балтийского морей, и размножается преимущественно в 550 притоках этих рек (Казаков, Титов, 1998). Однако, численность этих популяций продолжает сокращаться, в связи с чем все большее значение приобретает искусственное воспроизводство атлантического лосося. Особенно остро встает вопрос о качестве молоди, выращиваемой искусственно на рыбоводных заводах. Традиционных способов оценки, использующих такие показатели, как выживаемость и темп роста рыб, часто оказывается недостаточно.

Одним из относительно простых методов, позволяющих оценить качество выращиваемой молоди рыб, является анализ стабильности развития, отражающей способность организма следовать генетически определенной программе развития при данных условиях среды. Для оценки стабильности развития широко используется флуктуирующая асимметрия (ненаправленные отклонения от полной, обычно билатеральной симметрии). Повышенный уровень флуктуирующей асимметрии обычно наблюдается при отклонении условий внешней среды от оптимума (например, вызванном химическим загрязнением), снижении генотипической изменчивости или отдаленной гибридизации. Это позволяет считать флуктуирующую асимметрию достаточно простым в использовании и эффективным показате-

лем, характеризующим качество молоди, выпускаемой рыболовными заводами.

Целью настоящего исследования является оценка стабильности развития молоди атлантического лосося, выпускаемой Умбским, Княжегубским, Кандалакшским и Кемским рыболовными заводами, по сравнению с молодью из природных популяций рек бассейна Белого моря. Кроме этого, мы изучали эффект условий выращивания на средние значения морфологических признаков.

Материал и методы

В работе проводился анализ выборок из 5 заводских и 8 природных популяций атлантического лосося. Выборки природной молоди были взяты из рек Кереть, Умба (бассейн Белого моря), Кола (бассейн Баренцева моря), Шуя (бассейн Балтийского моря). Заводская молодь, полученная от природных производителей, выращивалась на Умбском (от производителей р. Умбы), Княжегубском и Кандалакшском заводах (от производителей р. Колы), а молодь от производителей рек Керети и Шуи (Онежской) была выращена на Кемском рыболовном заводе. Для сравнения мы анализировали также молодь из природных популяций восточной части ареала - Мезенская Пижма (бассейн Белого моря), Унья, Верхняя Печора и Илыч (бассейн Баренцева моря). Длина особей варьировала от 6,8 до 17,0 см и

составляла в среднем для выборки 11-12 см, возраст 1-2 года. Размер выборок составлял 30 особей. Для анализа использовали 11 меристических (счетных) (количество зубов на *praemaxillare*, *maxillare*, *linguale*, *dentale*, каналов сейсмо-сенсорной системы на *dentale*, *praeoperculum*, *prooticum*) и 62 морфометрических (мерных) (промеры *articulare*, *dentale*, *hyomandibulare*, *ceratohyale*, *epihyale*, *quadratum*, *supraoccipitale*) признака. Методика анализа, включая статистическую обработку, описана в более ранних работах (Lajus, 2001; Lajus et al., 2003).

Результаты

Средние значения признаков. Кластерный анализ показал, что как по меристическим, так и по морфометрическим признакам выборки с рыболовных заводов существенно отличаются от природных (Рис. 1). По обеим группам признаков анализируемые нами выборки подразделяются на три группы. Первая включает выборки с рыболовных заводов и выборку р. Шуи. Вторая включает выборки «западных» рек, т.е. рек Кольского п-ова и р. Кереть из Карелии, генетически сходные с выборками с рыболовных заводов. Третья группа выборок, которая располагается отдельно от остальных, включает выборки «восточных» рек изучаемой нами области, т.е. рек Печоры и Мезени.

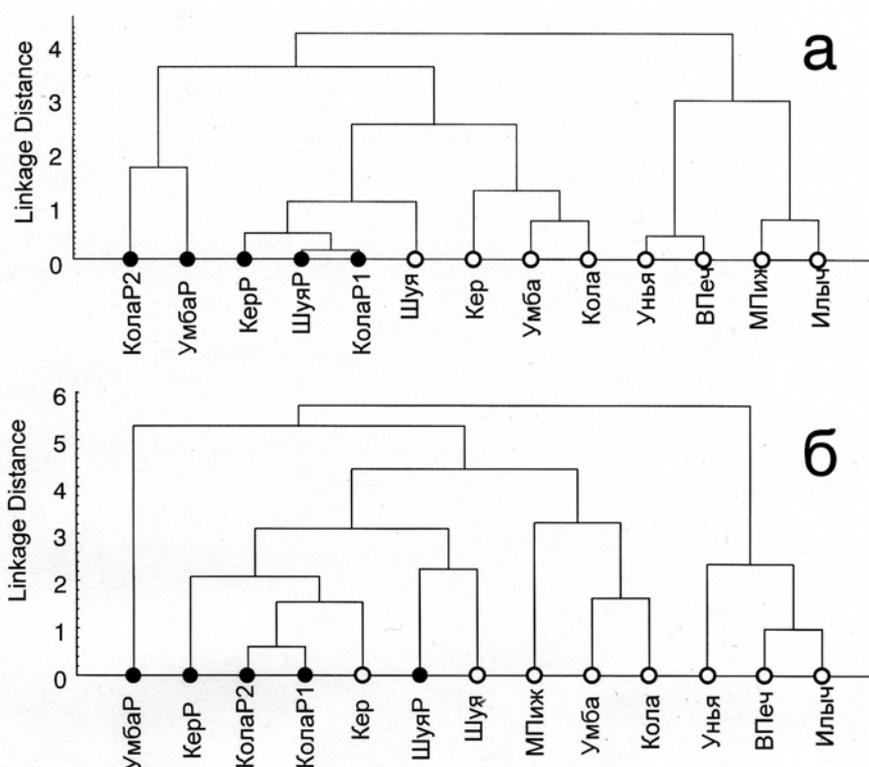


Рис. 1. Дендрограмма сходства выборок по меристическим (а) и морфометрическим (б) признакам. Мера сходства - Евклидовы дистанции, алгоритм кластеризации - метод невзвешенных парных групповых средних UPGMA. Светлыми кружками обозначены выборки из природных популяций, черными - с рыболовных заводов

Для более детального анализа было рассмотрено расположение выборок в полях Главных Компонент (PC), наиболее полно описывающих изменчивость формы: PC1 и PC2 для меристических и PC2 и PC3 для морфометрических признаков. В полях этих PC природные и заводские выборки заметно отличаются (Рис. 2). Максимальные нагрузки по PC1 меристических (-0.81– -0.71) наблюдались по количеству зубов. Природная молодь имеет большее количество зубов, чем заводская. Поскольку корреляция признаков зубов с размером особей отсутствовала, также проводилось сравнение природных и заводских выборок с помощью критерия Стьюдента. Максимальные различия ($p < 0.001$) между заводской и природной молодью были обнаружены по количеству зубов на *palatinum* и *maxillare*. Так, у природной молоди среднее количество зубов на *palatinum* составляло от 8.5 до 15.0 (в среднем 11.1), у заводской – от 4.0 до 11.5 (в среднем 8.9). Число зубов на *maxillare* составляло у природной молоди от 11.0 до 21.5 (в среднем 16.0), у заводской – от 8.0 до 19.5 (в среднем 13.5).

По морфометрическим признакам природные и заводские выборки также различались, хотя эта разница была и не так велика, как по меристическим признакам (Рис. 2). Эти различия выявлялись как при кластеризации выборок, так и при распределении их в полях Главных Компонент. Наиболее сильные различия были отмечены по PC2, максимальные нагрузки по которой (0.35–0.51) имели признаки, характеризующие форму *quadratum*.

Флуктуирующая асимметрия. В результате проведенного исследования были выявлены различия в уровнях флуктуирующей асимметрии между природными и заводскими выборками. По меристическим признакам в 4 из 5 сравнений природная молодь имела меньший уровень асимметрии, чем генетически похожая заводская (Рис. 3). Только молодь из р. Кереть имела более высокую асимметрию, чем молодь с рыбоводного завода. Отличная картина наблюдалась при анализе морфометрических признаков. В 4 из 5 сравнений (исключая выборки из р. Шуи), природная молодь имела более высокий уровень флуктуирующей асимметрии.

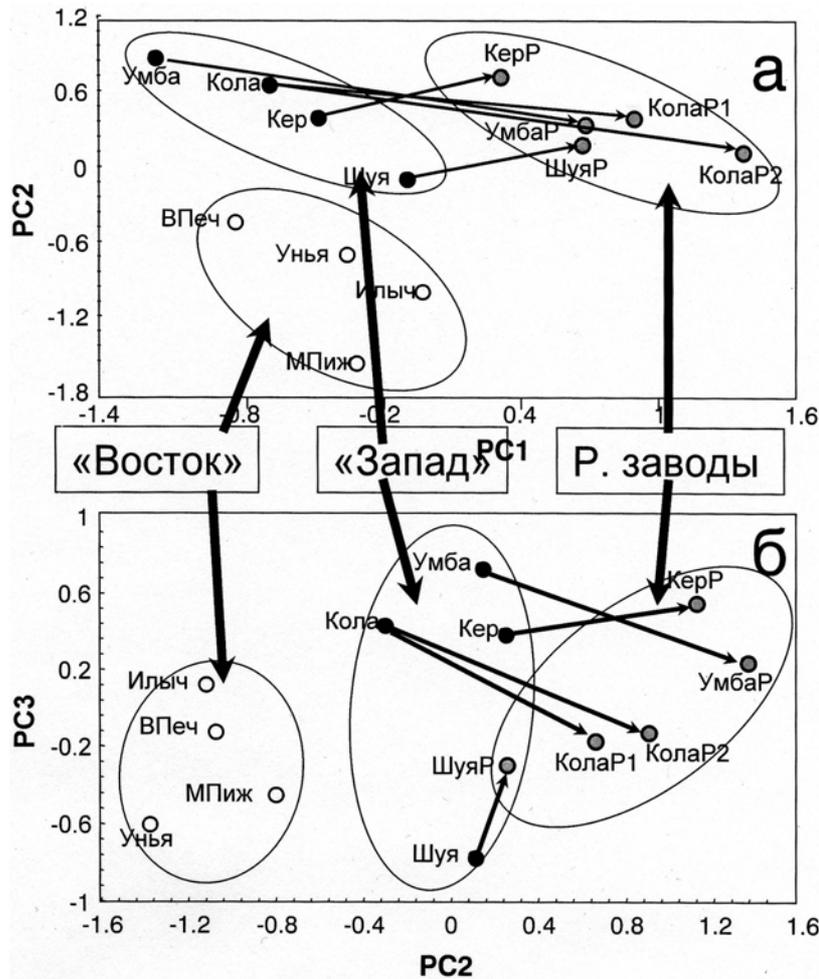


Рис. 2. Расположение выборок в пространстве главных компонент меристических (а) и морфометрических (б) признаков

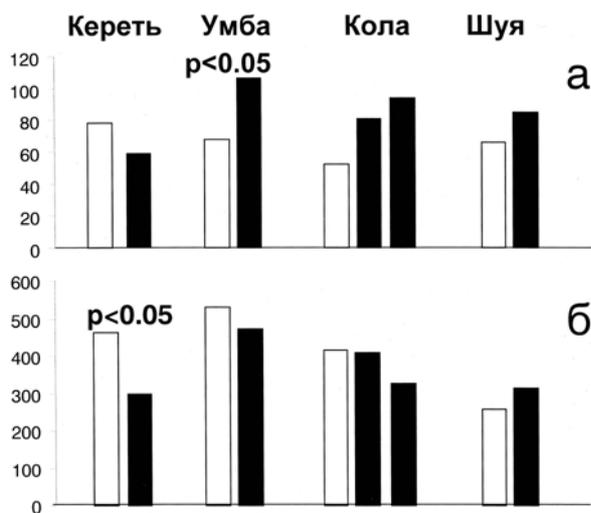


Рис. 3. Флуктуирующая асимметрия природных (светлые столбики) и заводских (черные столбики) выборок (сумма рангов):

а - меристические и б - морфометрические признаки

Статистическое сравнение выборок с использованием критерия знаков показало, что различия между природными и заводскими выборками больше по меристическим, чем по морфометрическим признакам. По первым близкие к достоверным различия ($p=0.07$) были обнаружены для трех пар: р. Умба – Умбский рыболовный завод (РЗ), р. Кола – Князегубский РЗ, р. Кола – Кандакшский РЗ, в то время как по морфометрическим признакам близкие к достоверным различия ($p=0.06$) были обнаружены только в одном случае (выборки р. Кереть). Для того, чтобы оценить статистически, существует ли эффект рыболовных заводов на флуктуирующую асимметрию, для каждого признака было подсчитано число положительных и отрицательных знаков при парном сравнении (всего 5 в соответствии с числом пар природных и заводских выборок). Если в 3 или более из 5 сравнений природные выборки имели более высокий уровень асимметрии, знак для определенного признака считался положительным. Для 10 из 11 меристических признаков этот знак был отрицательным, что говорит о статистически достоверном ($p<0.01$) более высоком уровне асимметрии выборок с рыболовных заводов. По морфометрическим признакам в 7 из 19 случаев знак был отрицательным, что показывает отсутствие достоверного эффекта условий рыболовных заводов на флуктуирующую асимметрию.

Обсуждение

Рыболовные заводы приводили к заметному и сходному эффекту на все фенотипические показатели молоди. Это говорит о том, что условия рыболовных заводов сходны и отличаются от таковых в природе. Эффект рыболовных заводов настолько силен, что почти скрывает генетическое сходство природной и заводской молоди одного происхожде-

ния. Только выборки потомков производителей из р. Шуя, существенно отличающиеся генетически от остальных выборок данного исследования (поскольку относятся к бассейну Балтийского моря), проявляют сходство природной и заводской молоди.

По сравнению с природной молодью, лососи, выращиваемые на рыболовных заводах, обычно ограничены в своей подвижности, получают больше пищи и подвергаются неконтролируемому отбору (см. Попова и др., наст. сборник). Литературные данные свидетельствуют, что в искусственных условиях молодь атлантического лосося по сравнению с природной имеет меньший размер головы и плавников, а также более узкий хвостовой стебель (Казаков, Семенова, 1986; Fleming et al., 1994). Похожее изменение наблюдается и у других лососевых рыб (Taylor, 1986; Swain et al., 1991). А.В. Салманов (1986), изучая лосося бассейна Белого моря, обнаружил, что челюстные кости заводской молоди короче, чем природной. Результаты нашего исследования о меньшем числе зубов у заводской молоди согласуются с этими данными. Различия в форме черепных костей между природной и заводской молодью, обнаруженные в данном исследовании (максимальные различия были выявлены в форме *quadratum*), возможно, также связаны с различиями в питании. Уменьшение размера головы заводской молоди, обнаруженное в данном исследовании, согласуется с данными других авторов (Казаков, Семенова, 1986; Fleming et al., 1994).

При сравнении уровня флуктуирующей асимметрии обнаружено, что по меристическим признакам асимметрия существенно выше у заводской молоди, чем у природной. Только у природной молоди р. Кереть асимметрия оказалась выше, чем у заводской, что может быть связано с действием паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg, который, вероятнее всего, привел к резкому уменьшению численности популяции р. Кереть (Шульман и др., 1998). Повышение уровня асимметрии вследствие воздействия паразитов также было показано и на других видах (Møller, 1996). Молодь р. Кереть также отличается от остальных природных выборок данного исследования меньшим размером головы. Кроме того, лосось этой реки обладает низким уровнем генетической изменчивости (В.С. Артамонова, неопубликованные данные), что также может приводить к более высокой флуктуирующей асимметрии.

Среди основных причин, приводящих к повышению уровня флуктуирующей асимметрии заводской молоди, обычно отмечают высокие плотности посадки, низкое качество воды и генетические изменения, вызванные направленным отбором. Адаптация к искусственным условиям, даже когда множество других факторов, таких как качество воды, плотность посадки, гетерозиготность и температура, находятся под контролем, также может приводить к повышению асимметрии (Vøllestad and Hindar, 1997). Отбор против асимметричных особей

в естественных условиях, и, вследствие этого, уменьшение уровня флуктуирующей асимметрии в природных популяциях, также считается важным фактором (Казаков и др., 1989; Moran et al., 1997). Так или иначе, природная молодь обычно обладает более низким уровнем асимметрии. Это может говорить о ее лучшей адаптированности к условиям родных рек. Поскольку заводская молодь выпускается в естественные условия, т.е. она вынуждена менять среду обитания, можно ожидать, что эти различия будут даже больше наблюдаемых в настоящий момент, что может привести к меньшей конкурентоспособности заводской молоди в природе. В пользу этого предположения говорит то, что культивируемая молодь обладает меньшей жизнеспособностью по сравнению с природной (обзор: Черницкий, Лоечко, 1990).

Обсуждая результаты исследования флуктуирующей асимметрии, следует иметь в виду, что различия были обнаружены только по меристическим, но не по морфометрическим признакам, которые демонстрировали противоположные (но статистически не значимые) различия между природными и заводскими выборками. Однако, следует отметить, что эффект условий рыбоводных заводов проявлялся очень отчетливо на всех изученных параметрах фенотипической изменчивости, что говорит о том, что условия выращивания на рыбоводных заводах значительно отличаются от таковых в природе.

Авторы благодарят М.Ю. Алексеева, А.В. Зубченко, И.В. Кононова, В.А. Широкова, И.Л. Щурова за неоценимую помощь в сборе материала, Л.П. Флячинскую за помощь при работе со сканером, Е.А. Дорофееву за консультации при определении костей. Работа была частично поддержана Российским фондом поддержки науки и исследовательским грантом Российского Фонда Фундаментальных исследований, проекты №№ 02-04-49224, 02-04-06250, Фондом содействия отечественной науке, Программой поддержки ведущих научных школ (НШ-1698.2003.4), программами «Научные основы сохранения биоразнообразия России» (Госконтракт №103) и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (Госконтракт № 10002-251).

Литература

- Казаков Р.В., Семенова О.В. 1986. Морфологическая характеристика культивируемой и дикой молоди атлантического лосося // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 154. С. 75–85.
- Казаков Р.В., Тумов С.В. 1998. Популяционно-генетическая организация *Salmo salar* L. // В кн: Атлантический лосось (Казаков Р.В., ред). СПб, Наука. С. 000043-72.
- Казаков Р.В., Ляшенко А.Н., Тумов С.Ф. 1989. Использование флуктуирующей асимметрии для контроля генетического состояния атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. // В кн.: 3-е Всесоюзное совещание по генетике, селекции и гибридизации рыб. Л. Наука. С. 87–95.
- Салманов А.В. 1986. Остеологические особенности культивируемой и дикой молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) из реки Лувеньга // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 154. С. 87–98.
- Черницкий А.Г., Лоечко Л.А. 1990. Биология заводской молоди семги после выпуска в реку. Апатиты. 118 с.
- Шульман Б.С., Иешко Е.П., Щуров И.Л. 1998. Зараженность молоди семги (*Salmo salar* L.) *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 в р. Кереть (Северная Карелия) // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 97-102.
- Fleming I. A., Jonsson B. & Gross, M. R. 1994. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed, and wild salmon // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 51. P. 2808–2824.
- Lajus D.L. 2001. Variation patterns of bilateral characters: variation among characters and among populations in the White Sea herring (*Clupea pallasii marisalbi*) // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 74. P. 237–253.
- Lajus D.L., Knust R., Brix O. 2003. Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of eelpout *Zoarces viviparus* from different parts of distributional range // Sarsia. Vol. 88. P. 247–260.
- Moran, P., Izquierdo, J.I., Pendas, A.M., Garsia-Vazquez, E. 1997. Fluctuating asymmetry and Isosyme Variation in Atlantic Salmon: Relation to age of Wild and Hatchery Fish // Trans. Am. Fish. Soc. 126: 194–199.
- Møller A.P. 1996. Parasitism and developmental instability of hosts: a review // Oikos 77. 189–196.
- Swain D.P., Riddell B.E., Murray C.B. 1991. Morphological differences between hatchery and wild populations of coho salmon (*Onchorynchus kizhutch*): environmental genetic origin // Can. J. Fish. Aq. Sci. Vol. 47. P. 566–571.
- Taylor E.B. 1986. Differences in morphology between wild and hatchery populations of juvenile coho salmon // Progr. Fish-Cult. Vol. 48. P. 171–176.
- Vøllestad L.A., Hindar K. 1997. Developmental stability and environmental stress in Atlantic salmon *Salmo salar* // Heredity. Vol. 78. P. 215–222.