

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВСЕЛЕНИЯ ПАРАЗИТА (НА ПРИМЕРЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ, *SALMO SALAR L.*)

© 2008 г. В. С. Артамонова, О. В. Хаймина, А. А. Махров, В. А. Широков,  
Б. С. Шульман, И. Л. Щуров

Представлено академиком Д.С. Павловым 17.03.2008 г.

Поступило 19.03.2008 г.

В работах ученых разных специальностей – генетиков, экологов, палеонтологов – регулярно обсуждается гипотеза о значительном ускорении эволюции популяций, попавших в неблагоприятные экологические условия. В то же время при изучении реальных популяций, находящихся в таких условиях, внимание специалистов привлекают в основном негативные процессы, ведущие к вымиранию, а благоприятные эволюционные последствия рассматриваются крайне редко (монографии [1, 2]).

Часто причиной резкого ухудшения условий обитания природных популяций становится вселение чужеродных видов [3]. В настоящем сообщении мы рассмотрим эволюционные процессы в популяции атлантического лосося (семга, *Salmo salar L.*) р. Кереть (Белое море (рис. 1)), где в 1992 г. был впервые обнаружен паразит *Gyrodactylus salaris Malmberg*, ставший причиной резкого снижения численности уже 55 популяций атлантического лосося Норвегии.

Начиная с 1992 г. исследовали практически ежегодно молодь из Керети на предмет заражения *G. salaris*, причем за весь период систематических наблюдений паразит не был зарегистрирован только в 2004 г. (в 2005–2007 гг. его снова ежегодно находили в Керети) [4; собственные данные].

В начале 1990-х годов (судя по всему, именно в результате инвазии паразита) численность популяции семги в Керети резко сократилась. Полто-

ра последних десятилетия стадо существовало почти исключительно благодаря усилиям рыбоводов Выгского и Кемского рыбоводных заводов: среди производителей, заходивших в Кереть, преобладали рыбы заводского происхождения, причем в отдельные годы их доля доходила до 90% [данные Карелрыбвода].

Дикую молодь семги для данного исследования отлавливали в реке при помощи электролова или удочки. Возраст рыб определяли по чешуе, их плавники просматривали под биноклем для оценки зараженности *G. salaris*. Заводскую молодь собирали на Выгском рыбоводном заводе в 2001 г. (сеголетки) и 2004 г. (двухлетки). Основные характеристики исследованных выборок молоди приведены в табл. 1.

Так как численность дикой семги в Керети за весь период наблюдений оставалась низкой, нам удалось собрать для анализа лишь небольшие выборки молоди. В некоторые годы на отдельных порогах семга отсутствовала, в ряде случаев молодь на том или ином пороге была представлена только особями одного возраста (табл. 1). В табл. 1 отдельной строкой выделены смолты или покаты (молодь, мигрирующая в море), поскольку не известно, с какого порога происходят эти рыбы.

Пробы тканей (белых мышц или печени) для генетического анализа фиксировали и хранили в этиловом спирте (1 : 5). Тотальную клеточную ДНК выделяли из образцов при помощи набора реактивов *DIAtom™DNA Prep100* (ООО “ИзоГен”, Москва) согласно инструкции фирмы-изготовителя. Фрагмент митохондриальной ДНК (мтДНК) длиной около 1400 п.н., содержащий участки генов, кодирующих 16S рРНК и субъединицу 1 NADH-дегидрогеназного комплекса (ND-1), анализировали методом ПЦР-ПДРФ-анализа. Нами использованы методика и обозначения гаплотипов, описанные в работе [5]. Гетерогенность частот гаплотипов оценивали согласно [6] при помощи компьютерной программы *SHIRXS* [7].

*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова*

*Российской Академии наук, Москва*

*Российский государственный*

*гидрометеорологический университет,*

*Санкт-Петербург*

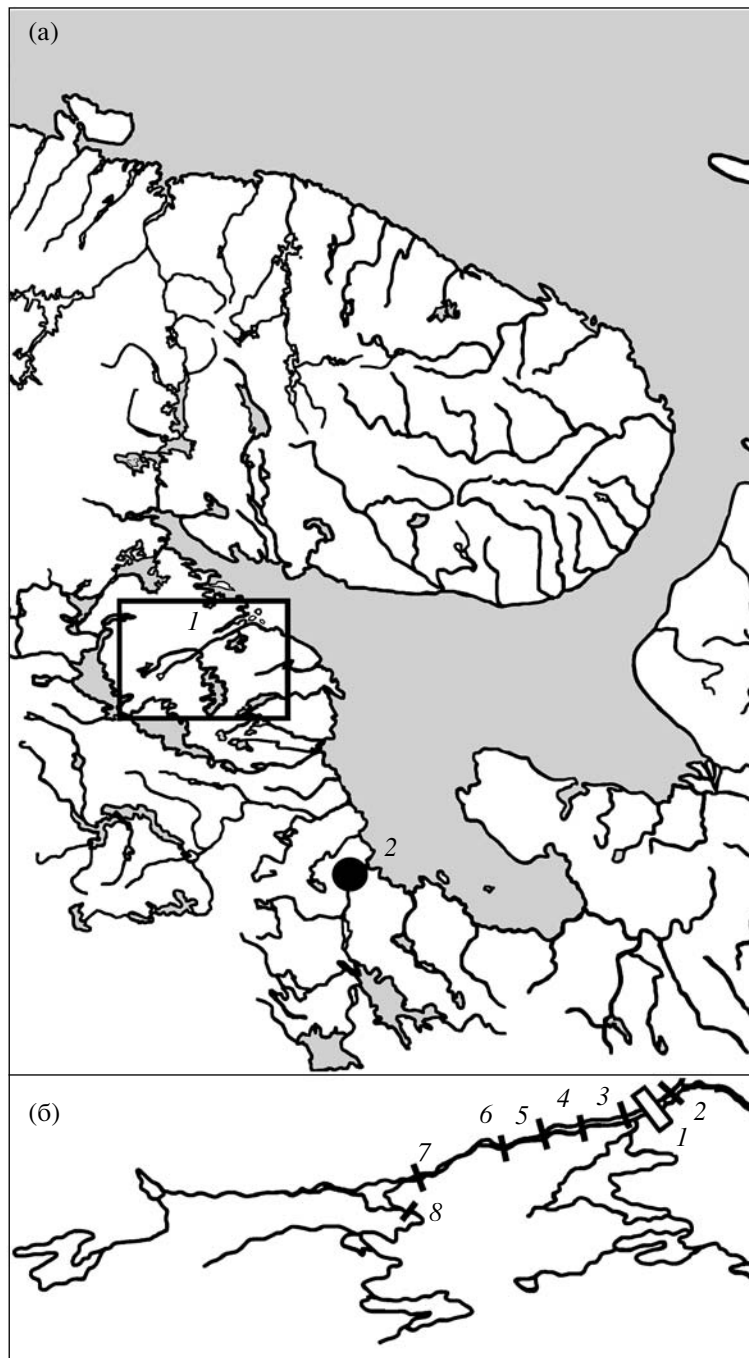
*Северный научно-исследовательский институт*

*рыбного хозяйства Петрозаводского*

*государственного университета, Петрозаводск*

*Зоологический институт*

*Российской Академии наук, Санкт-Петербург*



**Рис. 1.** а – р. Кереть (1) и расположение Выгского рыбного завода (2). б – схема р. Кереть. 1 – РУЗ, 2–8 – пороги: 2 – Морской, 3 – Колупаевский, 4 – Масляный, 5 – Краснобыстрый, 6 – Варацкий, 7 – Сухой, 8 – Мураш.

В популяции семги р. Кереть зарегистрировано четыре гаплотипа: АВААА, АВААВ, ДВВАВ, ДВВВВ. У одной рыбы выявлена гетероплазмия (она сочетает гаплотипы ДВВАВ и ДВВВВ).

Сравнение совокупных выборок дикой молодежи, собранных в разные годы (табл. 2), показывает, что частота гаплотипа ДВВАВ в Керети год от года растет. Различия в частотах гаплотипов между исследованными выборками значимо ( $p <$

$0.001$ ). Аналогичная тенденция наблюдается и при сравнении выборок заводской молодежи разных лет генерации ( $p < 0.001$ ).

При этом наблюдаемую тенденцию нельзя объяснить случайными процессами. Об этом говорят результаты, полученные при анализе трех выборок диких рыб генерации 2002 г., собранных в 2003 (0+), 2004 (1+) и 2005 (2+) годах на пороге Морской, где в 2003 и 2005 гг. было зарегистри-

**Таблица 1.** Характеристика изученных выборок диких рыб из р. Кереть

Год сбора	Порог	Наличие <i>G. salaris</i>	Количество особей разного возраста			
			0+	1+	2+	3+
2001	Морской	+	0	7	0	0
	Сухой	+	16	5	0	0
	Варацкий	+	1	1	0	0
	Мураш	–	1	0	0	0
2003	Морской	–	10	5	2	0
	Сухой	–	29	0	0	0
	Варацкий	–	0	10	0	0
2004	Морской	–	4	34	1	0
	Сухой	–	0	7	0	0
	Варацкий	–	17	0	0	0
2005	Морской	+	2	15	9	2
	Варацкий	+	9	8	0	0
	Колупаевский	+	11	1	0	0
	Масляный	+	0	12	0	0
	Краснобыстрый	+	16	3	2	0
	Смолты	+	0	2	10	0

стрировано заражение части особей *G. salaris*. Оказалось, что в группе рыб данной генерации с порога Морской год от года значимо ( $p < 0.001$ ) увеличивалась доля особей, которые были носителями гаплотипа DBBAB (рис. 2). В то же время сравнение двух выборок молоди того же года генерации с порога Сухой, собранный в 2003 (0+) и 2004 гг. (1+), где в этот период *G. salaris* отсутствовал, показало, что частота встречаемости гаплотипа DBBAB в данной группе рыб не меняется с течением времени. Таким образом, в присутствии паразита в популяции семги р. Кереть был зарегистрирован отбор в пользу особей с гаплотипом DBBAB.

Данные, полученные в ходе наших предыдущих исследований популяции рыб р. Кереть, показывают, что хотя отбор в пользу определенно-

го гаплотипа мтДНК играет доминирующую роль в перестройке генофонда, в неблагоприятных экологических условиях усиливается воздействие на эту популяцию и других эволюционных факторов: дрейфа генов, межвидовой гибридизации и, возможно, мутационного процесса.

Судя по характеру распределения аллозимных маркеров в группах рыб, на ряде порогов в отдельные годы происходил нерест только одной пары производителей. Как следствие низкой численности нерестового стада, выборки молоди, собранной на одном и том же пороге в разные годы, иногда значительно различались по частотам встречаемости аллелей некоторых белковых локусов [8], что свидетельствует о дрейфе генов.

Выявление гетероплазмии в популяции рыб р. Кереть может быть показателем усиления мутационного процесса: ранее гетероплазмия у атлантического лосося не наблюдали (обзор [9]). Правда, пока мы не можем сказать однозначно, является ли гетероплазмия следствием точечной мутации в ДНК одной из митохондрий или же она возникла в результате переноса в икринку отцовской митохондрии со сперматозоидом. К тому же, поскольку особь – носительница гетероплазмии – имела заводское происхождение, нельзя полностью исключить, что решающую роль в возникновении гетероплазмии сыграл не контакт с *G. salaris*, а процесс искусственного осеменения икры, хотя ранее подобных фактов при искусственном разведении атлантического лосося не отмечали.

В р. Кереть в 1995 г. нами обнаружены естественные гибриды семги и близкого вида, кумжи (*S. trutta*) [10]. Гибридизация этих видов в значительно большем масштабе происходит в норвежских реках, куда также попал *G. salaris*. В этих реках выявлены и триплоидные гибриды – потомки самки гибрида и самца атлантического лосося [11]. Триплоидные формы, размножающиеся гиногенезом, довольно часто встречаются у рыб, и вполне возможно, что мы как раз наблюдаем возникновение подобной формы.

Распространению гибридов в норвежских реках, зараженных *G. salaris*, способствует их боль-

**Таблица 2.** Частоты гаплотипов в выборках молоди семги, собранных в разные годы

Происхождение молоди	Год сбора материала	Объем выборки	DBBAB	АВААА	DBBBB	АВААВ
Дикая	2001	31	0.32	0.42	0.06	0.19
Дикая	2003	56	0.48	0.52	0.00	0.00
Дикая	2004	63	0.79	0.21	0.00	0.00
Дикая	2005	104	0.75	0.24	0.01	0.00
Заводская	2001	47	0.02	0.92	0.06	0.00
Заводская	2004	54	0.81	0.19	0.00	0.00

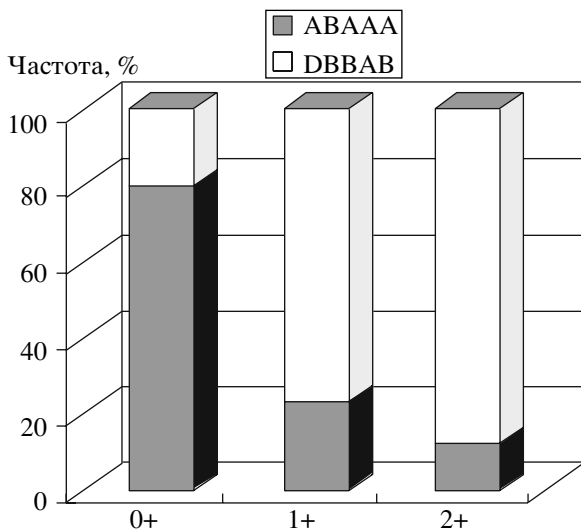


Рис. 2. Частоты гаплотипов в выборках особей генерации 2002 г., собранных на пороге Морской.

шая устойчивость к этому паразиту [11]. Однако в популяции рыб р. Кереть отбор, как мы видели, нашел другую “точку приложения”: здесь наблюдается рост частоты гаплотипа DBBAB, который практически отсутствует в реках Норвегии [5].

Быстрое изменение генетической структуры популяций под действием отбора (в том числе отбора на устойчивость к паразитам) наблюдали неоднократно, но такие наблюдения проводили почти исключительно в искусственных условиях или в ходе формирования экспериментальных популяций в природе (обзоры [12–15]).

Таким образом, материалы, представленные в данной работе, во многом уникальны, так как описывают ситуацию, возникшую в естественной популяции. Кроме того, полученные данные наглядно демонстрируют, что в неблагоприятных экологических условиях возможно не только вымирание, но и стремительная адаптивная эволюция видов. С одной стороны, это позитивный факт, поскольку быстрая адаптация может спасти вид от вымирания. Однако нельзя не учитывать, что вновь возникшие формы, прежде всего гибридного происхождения, встраиваются в есте-

ственные экосистемы, изменяя их в непредсказуемом направлении.

Авторы признательны В.Ф. Бугаеву, В.Е. Гиллепу, Е.П. Иешко, В.А. Игнатенко, В.А. Мовчану, А.С. Резанову за содействие в сборе материала.

Работа проведена при финансовой поддержке программ РАН “Биоразнообразии и динамика генофондов” и “Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. 617 p.
2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
3. Дгебуадзе Ю.Ю. В кн.: Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М., 2002. С. 11–14.
4. Шульман Б.С., Иешко Е.П., Щуров И.Л. В кн.: Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск, 1998. С. 97–102.
5. Verspoor E., McCarthy E.M., Knox D. et al. // Biol. J. Linn. Soc. 1999. V. 68. Iss. 1/2. P. 129–146.
6. Roff D.A., Bentzen P. // Mol. Biol. Evolut. 1989. V. 6. P. 539–545.
7. Zaykin D.V., Pudovkin A.I. // J. Heredity. 1993. V. 84. P. 152.
8. Артамонова В.С., Махров А.А., Холод О.Н. Лососевидные рыбы Вост. Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. С. 3–12. www.krc.karelia.ru
9. Артамонова В.С. // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 437–450.
10. Махров А.А., Кузицин К.В., Новиков Г.Г. // Вопр. икhtiологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 67–72.
11. Johnsen B.O., Hindar K., Balstad T. et al. // NINA Rapt. 2005. V. 34. P. 1–35.
12. Altizer S., Harvell D., Friedle E. // TREE. 2003. V. 18. P. 589–596.
13. Reznick D.N., Ghalambor C.K. // Integr. Comp. Biol. 2005. V. 45. P. 456–462.
14. Артамонова В.С., Махров А.А. // Генетика. 2006. Т. 42. № 3. С. 310–324.
15. Reusch T.B.H., Wood T.E. // Mol. Ecol. 2007. V. 16. P. 3973–3992.