



003447388

На правах рукописи

Артамонова Валентина Сергеевна

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ИСКУССТВЕННО ПОДДЕРЖИВАЕМЫХ
ПОПУЛЯЦИЯХ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОЯ (*Salmo salar* L.)**

03.00.15 – генетика

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

02 ОКТ 2008

Москва – 2008

Работа выполнена в лаборатории популяционной генетики
Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской Академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор

Гужов Юрий Леонидович

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник

Дорофеева Евгения Алексеевна

Ведущая организация:

Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита диссертации состоится « 15 » октября 2008 г. в 15⁰⁰ часов на заседании Диссертационного совета Д 212.203.05 при Государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Российский университет дружбы народов» по адресу: 117 198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 8.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Российский университет дружбы народов», по адресу: 117 198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6.

Автореферат разослан « 8 » сентября 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент



Гигани Ольга Борисовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы:

Преобразование облика биосферы в результате деятельности человека приводит к исчезновению многих форм жизни, что вызывает беспокойство не только у биологов, но и у широкой общественности. При этом вопросы, связанные с преобразованием генофонда конкретных видов растений и животных в сообществах, подвергающихся антропогенному воздействию, изучены пока очень фрагментарно. А ведь снижение генетического разнообразия, разрушение сбалансированного комплекса генетических адаптаций – это один из механизмов, приводящих к вымиранию отдельных популяций и видов в целом.

Основные факторы, ответственные за изменения генофонда – это те же факторы, что отвечают за эволюционные изменения в целом. Сюда относятся случайные процессы (дрейф генов, эффект основателя), межвидовая гибридизация, миграция (поток генов), мутации и отбор, но единого мнения о вкладе каждого из них в эволюционный процесс до сих пор не существует, несмотря на длительную историю вопроса (Майр, 1974).

Казалось бы, ответ на него должны дать эксперименты, однако такой подход имеет свои минусы. «При слишком строгом эксперименте со множеством ограничений мы получаем лишь теоретическую модель, которая подтверждает наши наблюдения и не дает исчерпывающей информации о природных популяциях. С другой стороны, при опытной проверке того или иного явления в естественных, не контролируемых условиях результаты бывают не достаточно четкими для выбора альтернативных гипотез» (Хедрик, 2003).

Таким образом, природные и экспериментальные популяции не идеальны для изучения генетических процессов в условиях антропогенного воздействия. Гораздо лучше подходят для этого так называемые искусственно поддерживаемые популяции (Коновалов, 1975), к числу которых относятся, в том числе популяции рыб, поддерживаемые за счет выпусков молоди с рыбоводных заводов. Здесь при искусственном воспроизводстве человек не ведет сознательную селекцию по каким-либо признакам, однако, как отмечал еще Ч. Дарвин: «На домашние существа естественный отбор оказывает некоторое влияние, независимо от воли человека и даже вопреки ей».

В отечественной литературе этот вид отбора был назван *автоселекцией* (Печуркин и др., 1990) или, более удачно, *неконтролируемым отбором* (Никоноров и др., 1989). В англоязычной литературе для обозначения этого явления используют термины *inadvertent selection* или *unintentional selection*, что означает «непреднамеренный отбор».

Следует отметить, однако, что при антропогенном вмешательстве могут иметь место и другие явления, происходящих в искусственных условиях помимо воли человека: непреднамеренная межвидовая гибридизация, дрейф генов, обмен генетическим

материалом между удаленными популяциями, мутагенное воздействие на особей факторов искусственной среды. По аналогии, для них естественно использовать термин «неконтролируемые генетические процессы».

Удобным объектом для изучения таких процессов в искусственно поддерживаемых популяциях является атлантический лосось, популяции которого часто поддерживают путем разведения на рыбоводных заводах. Различная интенсивность воздействия человека на разные популяции вида, вариация условий в разных хозяйствах, а также то, что часть жизни рыбы проводят в реках, — все это позволяет исследовать на примере атлантического лосося большинство процессов, имеющих место в популяциях при антропогенном вмешательстве. Единственное исключение составляет мутагенное воздействие о факторах, вызывающих мутационные изменения у рыб при рыбоводном процессе, до сих пор не сообщалось.

Из всего многообразия неконтролируемых генетических процессов у атлантического лосося хорошо изучен только дрейф генов, чего, разумеется, недостаточно, чтобы сохранять генетическое разнообразие стад ценного хозяйственного объекта, избегая тем самым вырождения популяций в условиях преимущественно искусственного воспроизводства.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы изучить генетические процессы, которые имеют место в искусственно поддерживаемых популяциях атлантического лосося и оценить вклад каждого из них в изменение генофонда при различных типах антропогенного воздействия на популяцию. Для достижения цели, в работе был поставлен ряд задач.

1. На основании собственных и литературных данных дать характеристику генофонда атлантического лосося европейского Севера России, для того, чтобы выявить популяции, в которых генофонд вида представлен наиболее полно и подлежит сохранению в первую очередь.
2. Оценить угрозу межвидовой гибридизации в связи с заводским воспроизводством атлантического лосося.
3. Оценить масштабы и последствия искусственного вселения чужеродной молоди в реки, где имеются собственные популяции (уровень потока чужеродных генов и последствия межпопуляционной гибридизации).
4. Оценить возможность неконтролируемого отбора и его интенсивность при заводском разведении атлантического лосося. Наметить пути предотвращения этого явления в случае, если оно имеет место.
5. Оценить относительный вклад каждого из неконтролируемых генетических процессов, имеющих место на рыбоводных заводах, в изменение генофонда искусственно поддерживаемых популяций.

Научная повизна

Методом ПЦР-ПДРФ анализа в работе изучено разнообразие мтДНК атлантического лосося 8-и рек Кольского полуострова, Карелии и Архангельской области, для которых подобные исследования ранее не проводили

На основании собственных и литературных данных по разнообразию аллозимных и митохондриальных маркеров предложена оригинальная модель заселения атлантическим лососем европейского Севера России в период отступления последнего ледника (10 000 – 7 000 лет назад) Показано, что максимальное генетическое разнообразие, наблюдаемое в популяциях баренцевоморского побережья Кольского полуострова, связано с историей заселения региона рыбами в послеледниковый период В этом районе выявлены популяции, которые являются, по существу, хранилищем генофонда вида в целом

Впервые сделаны оценки уровня межвидовой гибридизации атлантического лосося с близким видом — кумжей (*Salmo trutta*) при проведении рыбоводных работ (в период 1995-2003 г г) для всех 12 рыбоводных заводов Российской Федерации, воспроизводивших атлантического лосося в 1990-х–2000-х годах В случае шести заводов, для которых подобные оценки делали и ранее, новые данные сравнивали с литературными

Собраны и проанализированы архивные и литературные данные, касающиеся масштабов и географии вселения чужеродной молодежи атлантического лосося в реки европейского Севера России Ранее подобные сводки отсутствовали Сделаны оценки выживаемости молодежи атлантического лосося в чужих для нее реках, по сравнению с выживаемостью рыб из патиных популяций Для рек РФ таких оценок ранее не делали

Впервые проведены целенаправленные исследования для выявления неконтролируемого отбора по аллелям аллозимных локусов в маточных стадах атлантического лосося, выращиваемых в условиях рыбоводного завода

Приведены новые факты, доказывающие адаптивное значение полиморфизма белковых локусов у атлантического лосося

Практическая значимость

Полученные в работе данные о разнообразии мтДНК и вселении в реки чужеродной молодежи атлантического лосося уже активно используются исследователями, изучающими расселение атлантического лосося по территории европейского Севера России

Данные о снижении показателей работы лососевых рыбоводных заводов при выпуске в реки чужеродной молодежи доведены до сведения руководства Карелрыбвода, Севрыбвода, Мурманрыбвода и подведомственных им заводов В результате с 2002-2003 г г. вселение чужеродной молодежи атлантического лосося в реки, где существуют собственные

популяции, в основном, не практикуют, однако соответствующие рекомендации должны быть внесены в официальные рыболовные инструкции

Большой интерес для практики представляет метод однократной фотостимуляции икры или личинок лососевых рыб малыми дозами лазерного или магнитно-инфракрасно-лазерного излучения, который позволяет стабилизировать развитие рыб и, как было показано в работе, снизить тем самым избирательную смертность носителей определенных генотипов при длительном выращивании в искусственных условиях. Метод перспективен не только для снижения давления неконтролируемого отбора в искусственно поддерживаемых популяциях лососевых рыб, но и для сохранения разнообразия пород радужной форели. В настоящее время он проходит промышленные испытания на базе ФГУП «Племенной форелеводческий завод «Адлер»».

Основные положения, выносимые на защиту

1. Максимальное генетическое разнообразие атлантического лосося на всем его ареале наблюдается в популяциях Кольского полуострова, что объясняется историей заселения этого региона рыбами в послеледниковый период
2. В искусственно поддерживаемых популяциях атлантического лосося активно идут микрорезволюционные процессы, которые, в случае преобладания искусственного воспроизводства над естественным, могут менять генофонд искусственно поддерживаемых популяций. Ведущую роль в изменении генофонда играет при этом неконтролируемый отбор на устойчивость к факторам искусственной среды

Апробация работы

Материалы диссертации были представлены на Научно-практической конференции «Марикультура северо-запада России» (Мурманск, 25-27 октября 2000), на Научно-практической конференции «Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России» (г. Адлер, 24-27 сентября 2001); на Международной конференции «Биоразнообразие Европейского Севера» (г. Петрозаводск, 3-7 сентября 2001); на Научной генетической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А.Р. Жебрака и 70-летию образования кафедр генетики в Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева (г. Москва, 26-27 февраля 2002 г.); на Международном совещании по генетике атлантического лосося (г. Абердин, Великобритания (SALGEN Project Workshop, Aberdeen, UK), 12-15 июня 2002 г.), на Научной конференции «Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях» (г. Петрозаводск, 14-18 октября 2002), на IX Международной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря» (г. Петрозаводск, 11-14 октября 2004), на Международной конференции

«Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водосмов Европейского Севера» (Вологда, 5-10 декабря 2005), на Международной рабочей встрече по биологии атлантического лосося (*Salmo salar*) (Moscow Workshop on the Biology of Atlantic Salmon (*Salmo salar*)) (Москва, 29 ноября – 1 декабря 2005), на конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 17-20 сентября 2007)

По теме диссертации сделаны доклады на межлабораторном семинаре Института биологии внутренних вод им И.Д. Папанина РАН (пос. Борок Ярославской обл., 16 марта 2007 г.) и семинаре Отдела генетики животных Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН (Москва, 3 апреля 2007 г.).

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 20 печатных работ

Структура и объем работы

Диссертационная работа изложена на 197 страницах. Она состоит из введения, обзора литературы, глав «Материалы и методы», «Результаты», «Обсуждение», заключения, выводов, списка литературы, включающего 511 источников, и 4 приложений. Работа содержит 16 рисунков и 14 таблиц.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Материалы и методы

Лососевые рыболовные предприятия РФ

В России функционирует 11 государственных лососевых рыболовных заводов, еще один, Тайбольский, был закрыт в 2006 году. В их задачи входит поддержание запасов атлантического лосося в реках, где популяции находятся в угнетенном состоянии. Производителей (как правило, отловленных в реке) нерестят искусственно и снова выпускают в реку. Из оплодотворенной икры в заводских условиях получают молодь, которую содержат в бассейнах обычно до двух с половиной лет (2+), а затем используют для зарыбления водоемов. Товарное выращивание рыб на гос. заводах не практикуется. Местоположение действующих заводов, хозяйств, воспроизводивших атлантического лосося ранее, и предприятий, занятых товарным или экспериментальным выращиванием атлантического лосося, показано на Рис. 1.

Исследованные популяции атлантического лосося.

Различными методами в работе исследована 3031 особь атлантического лосося (68 выборок) из 24 популяций, а также выборка норвежского лосося, прошедшего не менее восьми поколений селекции. В хозяйствах собрано 2109 особей (работы

проводились на всех рыболовных предприятиях РФ, воспроизводивших атлантического лосося в 1995–2006 г.г.), 922 рыбы выловлены в реках. Местоположение рек, где обитают популяции атлантического лосося, исследованные в работе, см. на Рис. 1.

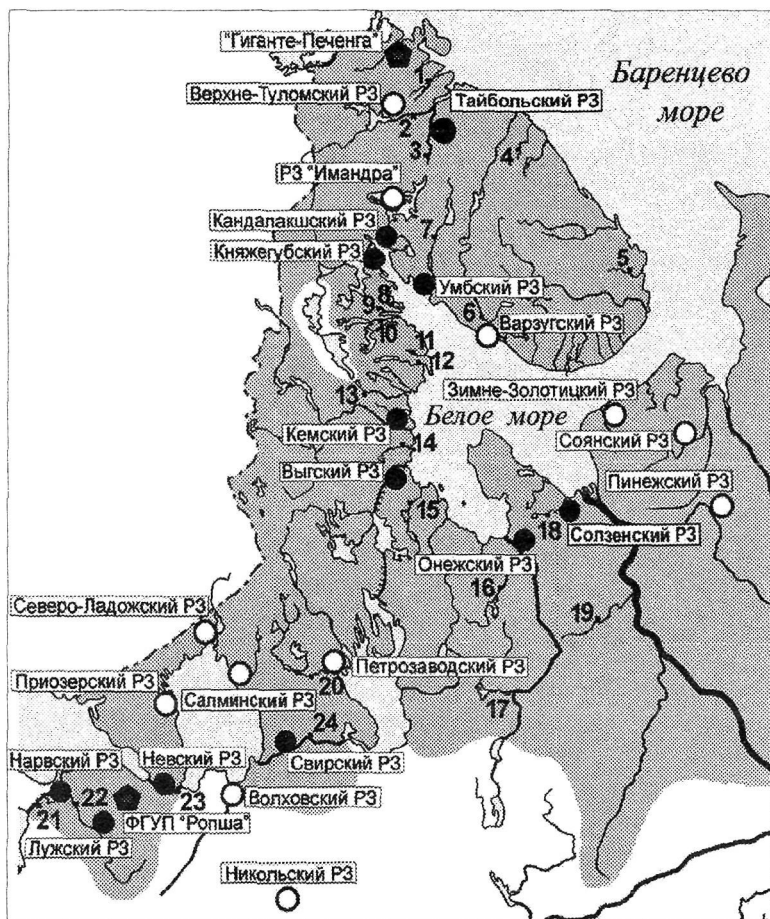


Рис. 1. Рыбоводные хозяйства Российской Федерации, задействованные в воспроизводстве атлантического лосося (до 2006 г. включительно) и реки, из которых происходят изученные популяции. Черными кружками обозначены гос. рыболовные заводы, функционировавшие в 1990-х — 2000-х годах, белыми — рыболовные заводы, занимавшиеся искусственным воспроизводством атлантического лосося до 1990-х годов, серые пятиугольники — экспериментальные и товарные хозяйства, выращивающие атлантического лосося, но не принимающие участия в поддержании его популяций. Цифрами обозначены следующие реки: 1 — Ура, 2 — Печла, 3 — Кола, 4 — Рында, 5 — Качковка, 6 — Варзуга, 7 — Умба, 8 — Нильма, 9 — Пулоньга, 10 — Кереть, 11 — Гридина, 12 — Калга, 13 — Поньгома, 14 — Шуя (Беломорская), 15 — Сума, 16 — Кожя (приток Онеги), 17 — Кена (приток Онеги), 18 — Солза, 19 — Емца (приток Северной Двины), 20 — Шуя (Онежская), 21 — Нарва, 22 — Луга, 23 — Нева, 24 — Свирь. Курсивом даны названия рек, популяции которых были представлены только выборками искусственно выращенной молоди.

Сбор информации о вселении чужеродной молодежи атлантического лосося в реки Европейского Севера России

В работе проанализированы литературные данные и все отчеты рыбоводных заводов, которые удалось найти в Государственных архивах Архангельской и Мурманской областей, Национальном архиве Республики Карелия или обнаружить непосредственно на восьми рыбоводных заводах, расположенных в бассейнах Белого и Баренцева морей (действовавших в период сбора материала) (Табл. 1) В ряде случаев в качестве источников информации использованы другие документы рыбоводных заводов.

Таблица 1 Годы работы государственных рыбоводных заводов и данные о годовых отчетах, проанализированных в работе

Рыбоводный завод	Годы работы	Проанализированные отчеты
Варзугский	1932-1960	1936-40, 1944-47
Выгский	1956-н.в.	1957-58, 1963-2000
Имандра	1975-?	1975-76
Кандалакшский	1957-н.в.	1958-2000
Кемский	1971-н.в.	1971-2000
Княжегубский	1961-н.в.	1961-99
Онежский	1933-н.в.	1939-54, 1956, 1961-2000
Петрозаводский	1977-1989	1977-1989
Пинежский	1932-?	1938, 1940-45, 1947-54, 1956
Солзенский	1985-н.в.	1985-2000
Соянский	1932-1964	1939-41, 1944-54, 1956, 1962-64
Тайбольский	1934-2006	1949-56, 1958-2000
Умбский	1932-н.в.	1965-2000

Обозначения: н.в. – работает по настоящее время

Аллозимный анализ

Электрофорез белков проводили в 13% крахмальном и 7,5% полиакриламидных гелях. В первом случае были использованы аминокпропилморфолин-ЭДТА-цитратная (CAME, pH 6,8) и трис-глицериновая (TG) буферные системы (Clayton, Tretiak, 1972; Holmes, Masters, 1970), во втором — трис-ЭДТА-бортная (ТЕВ) буферная система (Peacock et al., 1965). В Табл. 2 даны характеристики аллозимных локусов, исследованных в работе с целью определения видового статуса рыб и оценки генетического разнообразия в выборках атлантического лосося.

При изучении генетического разнообразия аллозимных локусов сравнение частот аллелей в выборках проводили на основании критерия χ^2 и метода Монте-Карло (Roff & Bentzen, 1989) с использованием программы CHIRXC (Zaykin & Pudovkin, 1993). Значимость различий в значениях гетерозиготности между выборками оценивали с применением u -критерия (Биометрия, 1982). Для расчета использовали компьютерную программу, составленную Б.А. Калабушкиным (ИОГен РАН).

Таблица 2 Характеристика аллозимных локусов, изучавшихся в работе

Е С NO	Фермент	Четвертичная структура	Изученные локусы ¹	Ткань ²	Буферная система	Цель анализа ³	Встретившиеся аллели <i>Salmo salar</i>	Встретившиеся аллели <i>Salmo trutta</i> ⁴
5 3 1 9	Глюкозофосфат-изомерераза	димер	<i>GPI-A*</i>	мышцы	ТЕВ	ВГ	100*	70*
5 3 1 8	Маннозофосфат-изомерераза	мономер	<i>MPI*</i>	мышцы	ТЕВ	ВГ	100*	70*, 95*
5 4 2 2	Фосфоглюкомутаза	мономер	<i>PGM-1*</i> <i>PGM-2*</i>	мышцы	ТЕВ	ВГ	100* 100*	220* 200*
3 1 1 -	Эстераза	мономер	<i>EST-2*</i>	мышцы	ТЕВ	ВГ	100*	85*
3 1 - -	Эстераза Д	димер	<i>ESTD*</i>	мышцы	ТЕВ	ВГ, Р	100*, 80*	65*
1 1 1 37	Малат-дегидрогеназа	димер	<i>sMDH-B1*</i>	мышцы	ТЕВ	Р	100*, (75*)	не изучали
1 1 1 4 0	Малик-энзим (НАДФ-зависимый)	димер	<i>mMEP-2*</i>	мышцы	CAME	Р	100*, 125*	не изучали
2 6 1 1	Аспаратамино-трансфераза	димер	<i>sAAT-4*</i>	печень	CAME	Р	100*, 50*	не изучали
1 1 1 42	Изоцитрат-дегидрогеназа	димер	<i>sIDHP-3*</i>	печень	CAME	Р	100*, 116*	не изучали
1 1 1 14	Идитол-дегидрогеназа	тетрамер	<i>IDDH-2*</i>	печень	TG	Р	A*, B*, C*	не изучали

Примечания и условные обозначения:

¹ обозначения приводятся согласно Shaklee et al , 1990

² указаны ткани, исследованные в работе (в ряде случаев данные локусы экспрессируются и в других тканях)

³ ВГ — определение видовой принадлежности или гибридного статуса, Р — изучение генетического разнообразия

⁴ подвижности аллелей *Salmo trutta* указаны по отношению к аллелю 100* *Salmo salar*

ПЦР-ПДРФ анализ мтДНК

Тотальную клеточную ДНК выделяли из замороженных или фиксированных этанолом (1:5) тканей методом фенол-хлороформной экстракции (<http://www.fermentas.com/techinfo/modifyingenzymes/protocols>) Для ПДРФ-анализа амплифицировали фрагмент длиной около 1400 п.н., содержащий наиболее полиморфный участок мтДНК часть гена, кодирующего 16S РНК и ген ND-1 NADH-дегидрогеназного комплекса Амплификацию проводили с применением праймеров, рекомендованных Веспуром с соавторами (Verspoot et al, 1999) F 5'-GGTATGAGCCCGATAGCTTA-3', R 5'-ACGTGACTGAGTTCAGAACGG-3' в соответствии с программой, использованной в этой работе. Полиморфизм длин рестриктивных фрагментов изучали при помощи рестриктаз *Ava* II, *Dra* I, *Hae* III, *Hinf* I и *Rsa* I разделяя фрагменты, генерируемые ферментами в 1,7% (*Hinf* I) и 2,1% (*Dra* I) агарозных гелях или в 6% полиакриламидном

геле (*Ava* II, *Haе* III, *Rsa* I) Агарозные и полиакриламидные гели окрашивали бромистым этидием (0,5 мкг/мл, 15–20 мин) и фотографировали в ультрафиолете ($\lambda=312$ нм) На основании полученных данных составляли комплексные гаплотипы для каждого образца в соответствии с обозначениями, принятыми в работе (Verspoor et al, 1999) Порядок рестриктаз в составе комплексных гаплотипов *Ava*II, *Dra*I, *Hae*III, *Hinf*I, *Rsa*I

Результаты и обсуждение

Особенности генофонда атлантического лосося европейского Севера России

При изучении популяций атлантического лосося Северной Америки и южной части ареала в Европе неоднократно отмечали, что популяции двух континентов сильно различаются по частотам встречаемости аллелей ряда белок-кодирующих локусов Так, было продемонстрировано, что в американских популяциях почти фиксирован аллель *ESTD**80, а в большинстве европейских фиксирован аллель *ESTD**100 На территории Европы альтернативный аллель был обнаружен только в нескольких популяциях рек Кольского полуострова и рек, впадающих в Белое море (Семенова, 1988) Столь же существенная дивергенция между лососями двух континентов наблюдалась и по мтДНК, но опять же, в одной из популяций Кольского полуострова были обнаружены гаплотипы мтДНК, характерные для лососей Северной Америки (Verspoor et al., 2002)

Таким образом, к началу данной работы стало складываться впечатление, что плохо изученные популяции европейского Севера России принципиально отличаются по своим генетическим особенностям от других европейских популяций атлантического лосося (в том числе, от популяций северной Норвегии), однако степень их отличия и границы региона, имеющего генетическую специфику, были неясны. В настоящей работе было детально проанализировано распределение разных вариантов *ESTD** и вариантов (гаплотипов) наиболее высокополиморфного локуса мтДНК (16S PНК–ND-1) в популяциях атлантического лосося арктического побережья России

Локус *ESTD** оказался полиморфным в 15 из 18 изученных выборок, представляющих популяции рек бассейнов Белого и Баренцева морей Аллельный вариант *80 отсутствовал только в трех популяциях из рек южной части Белого моря — Суме, Онеге и Емце (приток Сев. Двины) Отклонений от равновесия Харди-Вайнберга нигде не обнаружено.

Гетерогенность между всеми популяциями по локусу *ESTD** была высоко значимой ($P<0,001$), и при этом частота аллельного варианта *80 оказалась наиболее высокой в популяциях Кольского полуострова (в среднем 0,210) В популяциях, приуроченных к западному берегу Белого моря и южной части исследованного района,

средняя частота данного аллеля составила всего 0,072, так что гетерогенность частот аллелей между двумя группами выборок оказалась высоко значимой ($P < 0.001$)

Вариабельность участка мтДНК исследовали для выборок из восьми рек (Рында, Качковка, Варзуга, Умба, Пулонга, Поньгома, Кожа (приток Онеги) и Солза), в анализ были включены также данные по двум популяциям, охарактеризованным ранее р.Печа (Verspoor et al , 1999) и р Нильма (Nilsson et al , 2001)

Гаплотип NANAB, типичный для популяций Северной Америки (Клох et al , 2002, Verspoor et al , 1999), был обнаружен в реках Печа, Рында и Качковка, расположенных на Баренцевоморском побережье Кольского полуострова, причем со значительной частотой (0,114–0,160) В популяции реки Печа ранее был найден и другой «североамериканский» гаплотип митохондриальной ДНК — NANAA (Verspoor et al , 1999) При этом оказалось, что на севере Кольского полуострова встречаются и все остальные гаплотипы мтДНК (АВААА, АВАВА, АВААВ, ДВВВВ, ДВВВВ), характерные для популяций Европы В других выборках найдены только гаплотипы, типичные для европейских популяций

В комплексе с литературными данными для других частей арсала, полученные в настоящей работе материалы показывают, что больше нигде в мире не наблюдается такого большого генетического разнообразия, как в популяциях рек Кольского полуострова Здесь найдены семь гаплотипов мтДНК из девяти известных, и к тому же здесь встречаются аллели аллозимных локусов *ESTD*80* и *GPI-A*110* (Осинов, 1999), типичные для популяций Северной Америки, но не Европы Здесь найден также вариант гена гормона роста, отличающийся одной нуклеотидной заменой от варианта, характерного для лососей Северной Америки (Ruuzanen, Primmer, 2004)

Таким образом, популяции Кольского полуострова представляют исключительную ценность с точки зрения сохранения генофонда вида и могут быть использованы для восстановления популяций в реках, где атлантический лосось исчез Они также имеют наилучший в мире генетический потенциал в качестве исходного материала для селекции К счастью, в настоящее время эти популяции находятся, в основном, в хорошем или удовлетворительном состоянии

Заселение атлантическим лососем европейского Севера России в послеледниковый период

Согласно собственным и литературным данным в Европе аллель *ESTD*80* присутствует только в популяциях Кольского полуострова и нескольких рек северной Норвегии, соседствующих с этим регионом, при продвижении на юг вдоль западного берега Белого моря он постепенно исчезает Существенно, что никаких данных о вселении человеком североамериканских лососей в реки Арктического побережья Европы нет, из

чего следует, что данный аллель появился в реках региона благодаря проникновению сюда природных мигрантов — носителей данного аллеля. Что же касается североамериканских гаплотипов мтДНК, то они встречаются лишь в тех популяциях, где присутствует аллель *ESTD*80*, хотя последний распространен шире.

Совместное распространение ядерных и митохондриальных маркеров, идентичных североамериканским, нельзя объяснить случайными причинами. При этом следует обратить внимание, что территория, где встречаются нетипичные для Европы генетические варианты, была полностью покрыта льдом во время последнего оледенения. Таким образом, ее заселение атлантическим лососем могло начаться не раньше, чем 10 000 лет назад, когда Кольский полуостров, отделенный в ту пору от континента проливом в районе озера Имандра, первым освободился ото льда (Елина и др., 2000).

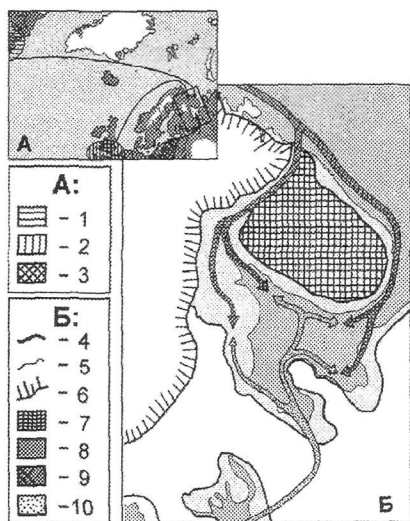


Рис. 2. Схема заселения атлантическим лососем европейского Севера России в послеледниковый период (7 000 - 10 000 лет назад).

А: 1 - Североамериканский рефугиум; 2 - Европейский Атлантический рефугиум; 3 - Балтийский рефугиум;

Б: 4 - береговая линия в период отступления ледника; 5 - современная береговая линия; 6 - край отступающего ледника; 7 - "Кольский остров", заселенный атлантическим лососем; 8 - поток генов из Европейского Атлантического рефугиума; 9 - смешивание потока генов из Европейского Атлантического рефугиума с потоком генов из Североамериканского рефугиума; 10 - поток генов из Балтийского рефугиума

Недавние исследования показывают, что лососи Северной Америки иногда нагуливаются в европейском секторе Северной Атлантики (Tucker et al., 1999), и это может объяснить заход североамериканских рыб в европейские реки в далеком прошлом. К тому же древние миграционные потоки из Северной Америки в Северную Европу прослеживаются и для других видов рыб (Ludwig et al., 2003).

Если же учесть, что потомки мигрантов у лососевых (см. ниже) выживают хуже, чем потомки нативных особей, можно предположить, что лососи Северной Америки колонизировали реки европейской части Арктики сразу после отступления ледника, причем или до европейских лососей или одновременно с ними. Ведь только в ситуации,

когда реки были уже пригодны для обитания, но еще необитаемы, гены даже нескольких первопоселенцев из Америки могли распространиться столь широко

Есть все основания считать, что в заселении атлантическим лососем рек Кольского полуострова принимали участие рыбы из всех трех основных приледниковых рефугиумов. Североамериканского, Европейского Атлантического и Балтийского (Рис 2) Так, в популяциях Беломорского побережья Кольского полуострова преобладают гаплотипы DBBAB и DBBBB, которые типичны для балтийского лосося (Verspoor et al, 1999, Nilsson et al, 2001) и доминируют в самой южной части Белого моря. А вот на севере Кольского полуострова и вдоль западного берега Белого моря распространены гаплотипы АВААА, АВАВА и АВААВ, типичные для популяций восточной Атлантики

Наблюдаемое распределение гаплотипов позволяет предложить схему заселения атлантическим лососем европейского Севера России (Рис 2) Она согласуется с ранее выдвинутым предположением, что балтийский лосось проник в реки южной части Белого моря в процессе послеледникового расселения (Зелинский, 1975), когда две современные водные системы были объединены цепочкой приледниковых озер (Квасов, 1975)

Межвидовая гибридизация при искусственном воспроизводстве атлантического лосося

Чтобы оценить опасность загрязнения генофонда из-за гибридизации атлантического лосося с близким видом, кумжей (*Salmo trutta*), при искусственном воспроизводстве, был выполнен поиск гибридов в выборках молоди, собранных на всех 12-и государственных рыбоводных заводах РФ, функционировавших в 1990-е—2000-е годы. Проанализированы также выборки молоди из товарных и экспериментальных хозяйств и пробы тканей производителей рек бассейна Балтики, отлавливавшихся для рыбоводных работ

Видовую принадлежность рыб (или их гибридный статус) определяли, анализируя локус *ESTD**. Однако если в какой-либо выборке обнаруживались гибриды, проводился дополнительный анализ всех выборок, происходящих из того же морского бассейна, еще по 4-5 аллозимным локусам (*EST-2**, *GPI-3**, *MPI**, *PGM-1** и *PGM-2**) с целью выявления гибридов второго поколения или возвратных гибридов

Оказалось, однако, что одни особи (диагностируемые как гибриды первого поколения) имели гибридный генотип по всем 5–6 изученным локусам, а другие — генотипы, свойственные одному из видов. Таким образом, гибридов второго поколения или возвратных гибридов выявлено не было

Показано, что на рыбоводных заводах побережий Белого и Баренцева морей, где воспроизводят только атлантического лосося, межвидовая гибридизация в настоящее время отсутствует. Однако гибриды были обнаружены в выборках молоди на Лужском (38%), Свирском (43%) и Нарвском (1,6 %) рыбоводных заводах Балтийского региона

Цифры, полученные на молоди, однако, заведомо являются завышенными – сбор материала на заводах Ленинградской области осуществлялся таким образом, что на анализ брали, в первую очередь, молодь, гибридного происхождения которой можно было предполагать на основании ее морфологии. Что касается производителей, то здесь сбор материала для генетического анализа не был избирательным. В итоге, один гибрид был выявлен среди 28 производителей, отловленных в реке Нарва. В реках Свирь, Нева, Луга и Шуя того же морского бассейна гибриды среди 70 исследованных производителей отсутствовали.

Таким образом, гибридизация имеет место на заводах, где раньше воспроизводили одновременно и атлантического лосося, и кумжу. Однако доля гибридов за последние 15-20 лет снизилась и здесь (до 3,6%) – в 1979 году среди производителей на Нарвском рыбоводном заводе было 31,4% гибридов, в 1980 году — 18,8% (Семенова, Слынько, 1988б). Это, по-видимому, результат работ по исключению из рыбоводного цикла производителей с выраженными гибридными признаками, проводившихся в 1990-е годы на рыбоводных заводах Ленинградской области Группой мониторинга СПбГУ, а также прекращения заводского воспроизводства кумжи р. Нарвы (Christoforov et al., 1995).

Вселение чужеродной молоди атлантического лосося в реки европейского Севера России: масштабы и последствия перевозок

Вселение молоди атлантического лосося в чужие для нее реки. Сведения о вселении в реки европейского Севера России чужеродной молоди атлантического лосося (семги), почерпнутые из отчетов рыбоводных заводов за восемь десятилетий их существования, а также литературные данные суммированы на Рис 3.

Анализ архивных материалов показывает, что основной причиной перевозок были ошибки в проектировании рыбоводных заводов, связанные с недоучетом популяционной структуры семги ихтиологами. Исследования, в которых продемонстрированы различия между популяциями атлантического лосося и отчасти показано их адаптивное значение, начались относительно недавно. А в прежние годы даже в работах таких замечательных ученых, как И.Ф. Правдин (1946) и В.Н. Евсин (1972), можно было встретить предложения о поддержании некоторых популяций семги за счет выпуска в реки чужеродной молоди. Допускали выпуск молоди семги и прямо в море (Привольнев, 1964).

Руководствуясь рекомендациями ученых, рыбоводы систематически выпускали молодь атлантического лосося, выращенного на рыбоводных заводах, в чужие для него реки, а также в Белое море. Аналогичные процессы имели место и за рубежом. И хотя в более поздних работах отечественные специалисты выражали недовольство сложившимся положением дел (Смирнов, 1979; Казаков, 1990; Кудерский, 2001), оно так и не реализовалось в конкретных рекомендациях и инструкциях.

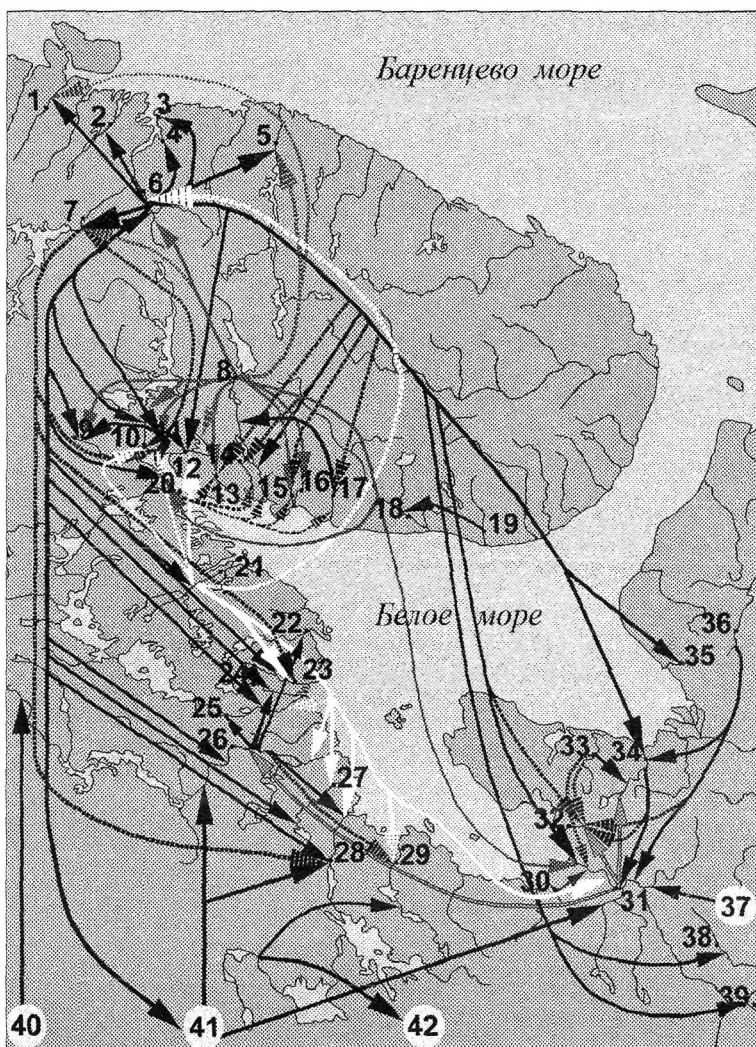


Рис.3. Схема вселения чужеродной молоди атлантического лосося в реки европейского Севера России. Стрелками показаны направления перевозок. Цифрами обозначены следующие реки: 1 – Титовка, 2 – Ура, 3 – Тюва-губа, 4 – Ваенга, 5 – Воронья, 6 – Кола, 7 – Тулома, 8 – Умба, 9 – Канда, Ковда и мелкие притоки Кандалакшского залива, 10 – Нива, 11 – Лувеньга, 12 – Колвица, 13 – Порья, 14 – Пила, 15 – Кузрека, 16 – Хлебная, 17 – Оленица, 18 – Варзуга, 19 – Чавага, 20 – Княжая губа, 21 – Кереть, 22 – Калга, 23 – Воньга, 24 – Кузема, 25 – Поньгома, 26 – Кемь, 27 – Шуя (Беломорская), 28 – Выг с притоками, 29 – Сума, 30 – Нименьга, 31 – Онега, 32 – Тамница, 33 – Сюзьма, 34 – Солза, 35 – Мудьюга, 36 – Сояна. Притоки Северной Двины: 37 – Юла, 38 – Емца, 39 – Пукса. Бассейн Балтийского моря: 40 – притоки озера Сайма, 41 – Шуя (Онежская), 42 – Кумса (приток Онежского озера)

Отечественная рыбоводная практика опередила такие рекомендации. И сейчас рыбоводные заводы осуществляют перевозки молоди семги, как правило, только с целью восстановления исчезнувших популяций в реках Нива, Кемь, Выг, Сегежа. Рыбоводы при этом интуитивно используют технологию, близкую к разработочной специалистами Института общей генетики для тихоокеанских лососей (Алтухов, Салменкова, 1991)

Можно утверждать, что именно благодаря усилиям рыбоводов, корректировавших рыбоводную практику в соответствии с собственными наблюдениями, состояние генофонда популяций атлантического лосося европейского Севера России лучше, чем где-либо в мире. Обнаружен только один факт изменения генетической структуры популяции из-за перевозок. В р. Онега с небольшой частотой появился аллель *sIDHP-3*116* (Пономарева, 2007), который раньше здесь, по-видимому, отсутствовал (Семенова, 1988). За рубежом перевозки рыб из одних водоемов в другие не прекращаются и в настоящее время. Кроме того, в бассейне Атлантического океана появляется все больше лососей, убежавших из прибрежных садковых хозяйств (обзор Youngson, Verspoor, 1998)

Эффективность перевозок. В ходе работы были собраны имеющиеся в литературе данные о промысловом возврате семги заводского происхождения, а по отчетам рыбоводных заводов удалось установить популяционную принадлежность производителей, от которых получена каждая группа молоди (Табл. 4)

Таблица 4. Оценка эффективности работы семужьих рыбоводных заводов по возврату в реки производителей от выпусков "своей" и "чужой" молоди

Рыбоводный завод	Генерация молоди	Происхождение производителей	Место выпуска молоди	Промысловый возврат
Кандалакшский	1968-1972	р Кола + р Лувеньга	р Лувеньга	0,100 %
	1975-1977	р Кола + р Умба	р Лувеньга	0,020 %
	1979-1985	р Кола + р Лувеньга	р Лувеньга	0,100 %
Кемский + Выгский	до 1980	р Кола + р Кемь + р Кереть	р Поньгома	0,003 %
	1973-1975	р Кереть	р Кереть	0,420–0,610 %
	1980	р. Кереть	р Кереть	0,560 %
	1981	р Кереть	р Кереть	1,340 %
Тайбольский	1960-1980	р Кола	р Кола	0,440–2,080 %
Умбский	1994-1995	р Умба	р Умба	0,47 %

Сопоставление двух массивов данных позволило выявить тенденцию резкого падения возврата при выпуске молоди в чужие для нее реки – не менее чем в 5–10 раз. Аналогичные данные были получены для атлантического лосося других регионов, а теперь удалось показать, что та же самая тенденция имеет место и в случае популяций европейского Севера России. Таким образом, перевозка лососей из одной реки в другую, где есть собственная популяция, не только опасна с точки зрения разрушения природного генофонда, но и нецелесообразна с хозяйственной точки зрения.

Неконтролируемый отбор на рыбоводных заводах и его влияние на генофонд популяций

Отбор против гетерозигот по локусу *ESTD**

Изменение генетической структуры популяций, поддерживаемых искусственно, может быть вызвано избирательной гибелью в искусственных условиях носителей некоторых генотипов. Поэтому для выявления фактов отбора мы обратили внимание на заболевания, которые встречаются у рыб только в заводских условиях, но не в природе.

Таблица 5 Частоты (p) *100-аллелей различных белковых локусов в выборках молоди семги генерации 1998 года с Умбского рыбоводного завода, ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность для этих выборок

Дата сбора материала	Объем выборки	Частоты *100-аллелей и показатели гетерозиготности							
		sAAT-4*		sIDHP-3*		mMEP-2*		ESTD*	
		p	H_o/H_e	p	H_o/H_e	p	H_o/H_e	p	H_o/H_e
10-15 08 2000 (здоровые рыбы)	32	0,77	0,324 0,281	0,80	0,324 0,344	0,58	0,481 0,484	0,72	0,404 0,375
10-15 08 2000 (отход)	69/66	0,85	0,254 0,239	0,87	0,233 0,239	0,47	0,498 0,382	0,65	0,453 0,569
4-5 06 2001	50	0,80	0,295 0,280	0,86	0,241 0,240	0,52	0,499 0,480	0,70	0,420 0,320

Примечание: Серым цветом выделены значимые отклонения от равновесия Харди-Вайнберга

Так, в августе 2000 г. температура воды на Умбском заводе была аномально высокой ($> +20^\circ$) Корм быстро портился, что, по мнению ихтиопатологической службы Главрыбвода, и спровоцировало повышенный отход рыб из-за дегенеративного заболевания печени. В начале заболевания для анализа были собраны выборки погибших двухлеток семги и их здоровых ровесников. После прекращения отхода собрана контрольная выборка молоди. Аллельные частоты, а также гетерозиготность (ожидаемая и наблюдаемая) для четырех аллозимных локусов приведены в Табл. 5 (провести сравнения для *IDDH-2** оказалось невозможно из-за плохой сохранности печени погибших рыб).

Значимых различий аллельных частот между двумя выборками, собранными в 2000 г., не наблюдалось ни по одному локусу, однако в выборке отхода по *ESTD** был зарегистрирован значимый ($p < 0,01$) избыток гетерозигот. Для здоровых рыб отклонений от равновесия Харди-Вайнберга не обнаружено. В выборке, собранной после прекращения заболевания, зарегистрирован дефицит гетерозигот по локусу *ESTD**. Он, правда, не достиг значимых величин, поскольку отход по причине заболевания составил лишь около 20 %, и для регистрации значимого отклонения требовалась, вероятно, выборка большего объема. Тем не менее, различия в гетерозиготности по локусу *ESTD** между контрольной выборкой и отходом были значимы ($p < 0,01$). Аллельные частоты *ESTD** в контрольной выборке не имели значимых отличий от частот в первых двух выборках (см. Табл. 5).

Таким образом, было показано, что от заболевания, связанного с дегенерацией печени, гетерозиготы по локусу *ESTD** погибают чаще, чем гомозиготы обоих типов. При этом было замечено, что среди отхода преобладают крупные особи (показатель средней массы рыб в отходе оказался выше (9,8 г и 10,3 г для здоровых рыб и для отхода соответственно)). Полученный результат хорошо согласуется с данными о том, что такой адаптивно-важный признак, как скорость роста, может отличаться у носителей различных генотипов целого ряда аллозимных локусов.

Изменение частот аллелей в группах молоди и маточных стадах атлантического лосося, выращиваемых в искусственных условиях

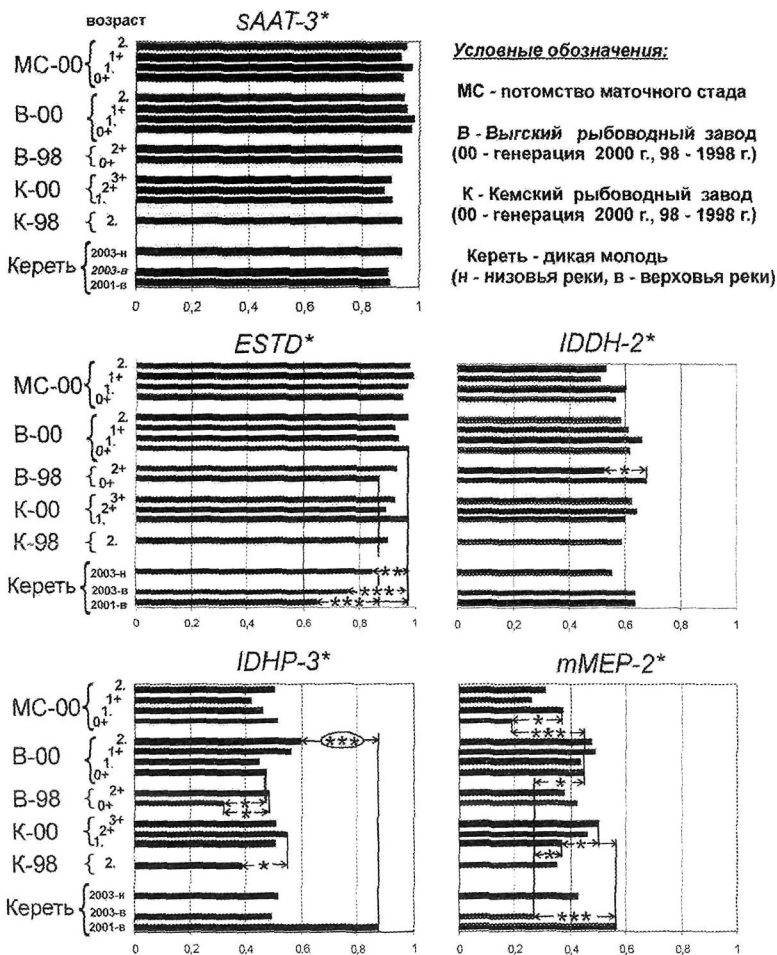
В нашей стране формирование маточных стад атлантического лосося (семги) находится в стадии эксперимента, но уже сейчас такие резервные стада становятся необходимыми для сохранения генофонда популяций, находящихся под угрозой исчезновения. К их числу относится популяция р. Кереть, куда около 1990 года попал опасный паразит *Gyrodactylus salaris*.

С 1967 г. это стадо поддерживается путем искусственного воспроизводства молоди на Выгском и Кемском рыбободных заводах. Молодь получают от диких производителей, ежегодно отлавливаемых в верхней части реки. Одновременно для рыбободных работ используют более 100 лососей, но все они — рыбы летней расы, поскольку рыбоучетное загрязнение (РУЗ) может функционировать только в летние месяцы. Уже более трех десятилетий чужеродную рыбу в реку не выпускают.

Экспериментальное маточное стадо, сформированное из потомков проходных производителей Керети, было создано после появления в реке *Gyrodactylus salaris*. С этой целью около 200 экземпляров семги выращивали на Выгском заводе в течение пяти лет (в пресной воде). Самки созрели осенью 2000 г., и от маточного стада было получено потомство. Часть молоди (около 2/3) выпустили в реку после первого года жизни, на заводе оставили только самую крупную рыбу.

Наряду с потомством маточного стада в тот же период на Выгском и Кемском заводах выращивали и молодь, полученную от производителей, отловленных на РУЗе.

Таким образом, в работе исследованы две генерации семги с Выгского и Кемского заводов (1998 г. и 2000 г.), а также потомство маточного стада, причем выборки рыб из всех этих групп собирали несколько раз за период выращивания. Генетические характеристики выборок, собранных с целью изучения неконтролируемого отбора в заводских условиях, представлены на Рис. 4. Здесь же даны характеристики выборок дикой молоди, собранных выше и ниже РУЗа в начале 2000-х годов.



Примечание: В-98 (0+) – данные из работы (Пономарева, 2007)

Рис.4. Генетические характеристики выборок (частоты аллелей *100), собранных с целью выявления фактов неконтролируемого отбора по аллелям аллозимных локусов. * – значимые различия, $p=0,01-0,05$; ** – значимые различия $0,01 < p < 0,001$; *** – значимые различия, $p < 0,001$; (***) – выборка «Кереть-2001-в» значительно отличается от всех остальных выборок

Генетическое разнообразие дикой молоди семги р. Кереть. Пять аллозимных локусов были высокополиморфными во всех выборках как заводской, так и дикой молоди. Помимо аллелей *100 были выявлены варианты: *sAAT-4*50*, *ESTD*80*, *sIDHP-3*116*,

*mMEP-2*125*, *IDDH-2*B*, *IDDH-2*C*. Кроме того, среди дикой молоди, собранной в июле 2004 г., обнаружена единственная гетерозигота по *sMDH-B1** (*75/*100).

Аллозимный анализ позволил зарегистрировать недостаток производителей в верховьях реки. судя по распределению генотипов для пяти локусов, можно предположить, что вся молодь, пойманная в отдельные годы на некоторых верхних порогах, была представлена потомками единственной пары производителей. Это вполне объяснимо, если учесть, что в начале 2000-х годов большая часть проходных рыб изымалась на РУЗе для заводского воспроизводства.

Сравнение выборок, собранных в 2003-04 г в верхнем и нижнем течении Керети, показало отсутствие значимых различий между ними, несмотря на недостаток производителей в верховьях. Однако выборки, собранные в верховьях в разные годы, (для нижнего течения межгодовых сравнений провести не удалось) различались по частотам аллелей *sIDHP-3** ($p < 0.001$) и *mMEP-2** ($p < 0.001$) (Рис 4), что говорило о нестабильности генетической структуры популяции во времени. Причины явления удалось понять, изучив генетические процессы, происходящие на рыболовных заводах.

Отбор по локусам *sIDHP-3 и *IDDH-2** на Выгском заводе.** Характерно, что динамика частот для этих локусов имела одинаковую направленность для генераций 1998 и 2000 года, а также то, что отбор по *sIDHP-3** регистрировали и ранее (Офицеров и др., 1989). Частота аллеля *sIDHP-3*116* уменьшалась у рыб старших возрастов, и в случае генерации 1998 г различия между сеголетками и трехлетками становились значимыми ($p < 0.03$). Показательно, что молодь генерации 1998 г имела значимо более высокую частоту аллеля *sIDHP-3*116* на обоих заводах по сравнению с рыбами того же возраста генерации 2000 г. При этом значимых различий между рыбами одной генерации с разных заводов ни по одному из локусов не обнаружено. Такое снижение частоты *sIDHP-3*116* объясняется, вероятно, тем, что в настоящее время искусственное воспроизводство в популяции Керети существенно преобладает над естественным (почти 90%), и процессы, происходящие на заводах, отражаются на состоянии генофонда популяции в целом.

Что касается локуса *IDDH-2**, то для рыб генерации 1998 г. по нему зарегистрированы различия ($p < 0.026$) в частотах аллелей между выборками сеголеток и трехлеток. Тенденция к уменьшению частоты аллеля *IDDH-2*A* имела место на этом заводе и для генерации 2000 г, но к моменту выпуска молоди в реку различия между исходной и итоговой частотами *IDDH-2*A* значимых величин не достигли.

Отбор по локусу *mMEP-2 на Кемском рыболовном заводе** выразился в том, что по мере выращивания рыб, в группе генерации 2000 г (за генерацией 1998 года проследить не удалось) постоянно падала частота аллеля *mMEP-2*125*. Для рыб четырехлетнего

возраста (3+), оставленных на заводе в порядке эксперимента, отличия от годовиков достигли значимых величин ($p < 0,032$), а это означает, что в условиях Кемского завода локус *mMEP-2** находится под отбором. Однако следует обратить внимание, что эта тенденция при стандартных условиях выращивания рыб (до возраста 2+) выражена слабо. Изменения частот аллелей для других локусов на Кемском заводе не зарегистрировано.

Генетические особенности потомства маточного стада. При сравнении выборок сеголеток, полученных от производителей, отловленных на РУЗе, и сеголеток — потомков маточного стада выяснилось, что эти группы рыб сильно различаются по частотам аллелей локуса *mMEP-2** (для *100-аллеля 0,45 и 0,19 соответственно, $p < 0,001$), хотя обе они принадлежали к генерации 2000 г и были выращены в идентичных условиях.

Характерно, что в процессе выращивания рыб частота *mMEP-2*125* во всех группах заводской молоди имела тенденцию к уменьшению за единственным исключением: она значимо возросла ($p < 0,032$) у потомства маточного стада, когда после сортировки на заводе осталась только самая крупная рыба. Это может означать, что против носителей *mMEP-2*125* в заводских условиях идет отбор, однако именно их отличает высокая скорость роста, и потому они были отобраны в свое время для создания маточного стада. Характерно, что высокие частоты аллеля *mMEP-2*125* отмечали ранее у товарных лососей (Youngson et al., 1991), прошедших отбор на высокую скорость роста (Cross et al., 1993).

Интересно и то, что в пресноводных популяциях атлантического лосося «быстрый» аллель *mMEP-2** представлен более широко, чем в проходных (Vuorinen and Berg, 1989). Таким образом, вполне вероятно, что некоторые генетические процессы, имеющие место при создании пресноводного маточного стада (как это было в случае маточного стада Выгского завода), могут служить моделью, описывающей формирование жилых популяций атлантического лосося.

Вся совокупность имеющихся данных позволяет предполагать, что на рыбодных заводах может иметь место отбор не только по *sIDHP-3**, *IDDH-2**, *mMEP-2** и *ESTD**, но и по другим локусам, просто мы не всегда можем выявить его из-за ограниченного объема выборок. Так, ранее было отмечено изменение частот аллелей локуса *sAAT-4** в ходе выращивания молоди на Нарвском рыбодном заводе (Казаков и др., 1987).

Тем не менее, к сообщениям об отборе против конкретных аллелей в заводских условиях следует подходить с осторожностью. Практика показывает, что при работе с заводской молодежью большое значение имеет методика сбора материала. Ошибок в оценке частот удается избежать только при таком подходе, который гарантирует пропорциональную представленность потомства всех использованных производителей.

Стабилизация генетического разнообразия в группах молоди семги
в результате фотобиологической стимуляции личинок

Экспериментальные данные свидетельствуют, что полиморфизм по всем изученным локусам может иметь адаптивное значение, а это создает проблемы при разведении атлантического лосося с целью сохранения популяций. Ведь с генетической точки зрения сохранение популяции — это сохранение набора адаптаций, типичных для нее, а значит адекватная представленность всех аллельных вариантов генов. Для решения этой задачи следует уделять внимание неизбирательному повышению жизнестойкости рыб, и одной из мер может стать однократное кратковременное воздействие на рыб в раннем онтогенезе лазерного или магнитно-инфракрасно-лазерного излучения. Фотобиологическая стимуляция имеет пролонгированное действие, способствуя общему повышению жизнестойкости рыб и снижению отходов в процессе выращивания (Попова, 2004).

В период 2001-2004 годов на Кемском рыбноводном заводе под руководством Э.К. Поповой (к.б.н., зам. директора по науке Государственного природного заповедника «Кивач», Республика Карелия) проводился эксперимент по влиянию фотобиологической стимуляции на рост и развитие семги популяции р. Кереть.

Таблица 6. Частоты аллелей 100* полиморфных аллозимных локусов в контрольной и двух экспериментальных группах молоди семги

Год сбора материала, возраст	Варианты опыта	Объем выборки	AAT-4*	ESTD*	IDDH-2*	s/DHP-3*	mMEP-2*
2002, 1	Контроль	70	0 899	0 964	0 594	0 500	0 364
	Отход контроля	73	0 906	0 966	0 672	0 438	0 356
2003, 2+	Контроль	60	0 875	0 892	0 642	0 550	0 458
	МИЛТА	54	0 898	0 935	0 676	0 500	0 407
	Лазер	58	0 914	0 957	0 698	0 500	0 405
	В целом	172	0 895	0 927	0 672	0 517	0 424
2004, 3+	Контроль	60	0 900	0 925	0 625	0 508	0 500
	МИЛТА	55	0 909	0 964	0 609	0 473	0 400
	Лазер	50	0 900	0 890	0 650	0 500	0 440
	В целом	165	0 903	0 927	0 627	0 494	0 448

Через несколько дней после выклева предличинок, на них воздействовали излучением гелий-неонового лазера с энергетической экспозицией $E=3,0 \cdot 10^{-2}$ Дж/см² ($E=W/S \times t$, где W – мощность, S – площадь, t – время воздействия) или магнитно-инфракрасно-лазерным излучением аппарата «МИЛТА», с частотой импульсов 5 Гц и мощностью 20 мВт (время воздействия 5-7 минут). Молодь, не подвергавшаяся таким воздействиям и развивавшаяся в тех же условиях, служила контролем.

В процессе выращивания молоди для аллозимного анализа были трижды собраны пробы от рыб контрольной группы и дважды от рыб экспериментальных групп. Результаты анализа представлены в Таблице 6.

Между совокупными выборками, собранными в разные годы, различий в частотах аллелей исследованных локусов выявлено не было. Однако в совокупной выборке 2004 года был зарегистрирован значимый дефицит гетерозигот по локусу *mMEP-2** ($p < 0,01$), который свидетельствовал о процессах неконтролируемого отбора по данному локусу. Дальнейший анализ показал, что наиболее ярко процесс отбора проявлялся в контрольной группе. Выборка из контроля, взятая в 2004 году (3+), значимо ($p = 0,037$) отличалась от выборки, взятой в 2002 году (1), а в экспериментальных группах семги отличия от контрольной выборки, собранной в 2002 году, значимых величин не достигали.

Повышенную смертность гетерозигот по локусу *mMEP-2** в условия рыбоводных заводов отмечали и ранее (Семенова и др., 1981), однако о возможности значимых изменений частот аллелей в результате этого процесса ранее не сообщалось. При этом фотобиологическая стимуляция личинок атлантического лосося лазерным или магнитно-инфракрасно-лазерным излучением позволяла замедлить процесс неконтролируемого отбора по локусу *mMEP-2**.

Выводы

1. Наибольшее генетическое разнообразие атлантического лосося на территории России и всего ареала в целом наблюдается в популяциях семги рек Кольского полуострова, что связано с историей заселения региона в послеледниковый период. Здесь встречается семь из девяти комплексных гаплотипов мтДНК, известных у атлантического лосося, и обнаружены аллели аллозимных локусов североамериканского происхождения, которые исходно не встречаются в других районах Европы.
2. Межвидовая гибридизация атлантического лосося с кумжей в условиях рыбоводных заводов, судя по данным аллозимного анализа, в настоящее время отсутствует в большинстве хозяйств Севера и Северо-запада России. Среди молоди гибридные особи были обнаружены только на Свирском и Лужском заводах Севзапрыбвода. В реке Нарва число гибридов среди производителей уменьшилось с 18,8-31,4% в 1970-80-х гг. до 3,6% в 1995-1998 годах.
3. Вселение чужеродной молоди заводского происхождения практиковалось повсеместно, и за 75 лет существования рыбоводных заводов не менее 35-и водосмов европейского Севера России. Однако выживаемость чужеродной молоди в реках была крайне низкой. Данные аллозимного анализа и анализа мтДНК свидетельствуют, что перемешивания генофондов в большинстве рек не произошло. Сравнение выживаемости «своей» и «чужой» молоди по промозврату позволило зарегистрировать различия между ними по данному показателю в 10 и более раз.

- 4 Главным фактором, оказывающим влияние на генофонд искусственно поддерживаемых популяций атлантического лосося европейского Севера России, в настоящее время является неконтролируемый отбор на устойчивость к факторам искусственной среды. В процессе формирования маточных стад и выращивания молоди на рыбоводных заводах этот отбор может изменять частоты генотипов изоцитратдегидрогеназы, идиолдегидрогеназы, малик-энзима и эстеразы Д. В случае преобладания заводского воспроизводства над естественным, он может менять аллельные частоты генов для популяции в целом.
5. Снижение давления неконтролируемого отбора на группы искусственно выращиваемой молоди атлантического лосося может быть достигнуто с помощью дозированного облучения личинок лазерным или магнитно-инфракрасно-лазерным излучением за счет стабилизации развития рыб и повышения их общей жизнестойкости.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Глава в коллективной монографии

- 1 **Артамонова В.С., Махров А.А.** 2005 Популяционная структура семги (*Salmo salar* L.) и ее изменение под влиянием рыбоводства // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы Апатиты с 144-157

Статьи в рецензируемых научных журналах

- 2 **Артамонова В.С., Махров А.А., Крылова С.С., Лазарева Л.В., Прищепа Б.Ф.** 2002 Выпуск молоди семги в "чужие" реки и эффективность работы рыбоводных заводов // Вопросы рыбоводства т. 3 № 3. с 463-473
- 3 **Махров А.А., Артамонова В.С., Христофоров О.Л., Мурза И.Г., Алтухов Ю.П.** 2004 Гибридизация атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*S. trutta* L.) при искусственном воспроизводстве // Генетика т. 40. № 11. с. 1523-1529
- 4 **Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M.** 2005. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // J Fish Biology v 67 Suppl. A p 68-79
- 5 **Артамонова В.С., Махров А.А.** 2006 Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика т. 42 № 3 с 310-324
- 6 **Артамонова В.С.** 2007 Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.) I. Признаки кариотипа и аллозимы // Генетика т. 43 № 3 с 293-307
- 7 **Артамонова В.С.** 2007 Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.) II Анализ последовательностей ДНК // Генетика т. 43 № 4 с 437-450

Статьи в научных сборниках

- 8 **Артамонова В.С., Махров А.А., Холод О.Н.** 2005 Неконтролируемый отбор в маточных стадах семги (*Salmo salar* L.) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии Петрозаводск с 3-13
- 9 **Попова Э.К., Артамонова В.С., Холод О.Н., Махров А.А.** 2005 Стабилизация фенотипического и генотипического разнообразия молоди семги (*Salmo salar* L.) в аквакультуре путем кратковременного воздействия на личинок лазерным излучением // Проблемы изучения, разведения и охраны ресурсов Белого моря. Матер. IX междунар. конф., 11-14 октября 2004 г., г. Петрозаводск. Петрозаводск с 263-268

Тезисы и материалы докладов на конференциях

10. Махров А А, **Артамонова В.С.**, Пономарева Е В 2001. Перевозки заводской молоди семги в "чужие" реки и их влияние на генетическую структуру популяций // Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России. Матер докл научно-практ конф Сентябрь, 24-27, 2001 г Адлер, Россия. Краснодар с 74-75
11. Махров А А, Верспур Э, **Артамонова В.С.**, О'Салливан М 2001 Поток генов из североамериканских в североευропейские популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L) // Биоразнообразие Европейского Севера Тез докл межд конф , 3-7 сентября 2001 г Петрозаводск с 109
12. Христофоров О Л, **Артамонова В.С.**, Махров А А, Мурза И Г 2001 Гибридизация атлантического лосося (*Salmo salar* L) и кумжи (*Salmo trutta* L.) при заводском разведении и в природных условиях // Биоразнообразие Европейского Севера Тез докл межд конф , 3-7 сентября 2001 г Петрозаводск с 190-191
13. **Артамонова В.С.**, Махров А А 2002 Адаптивная роль гетерозиготности по локусу *ESTD**, проявляющаяся у семги (*Salmo salar* L) в условиях рыбоводного завода // Материалы научн генетич конф , посвящ 100-летию со дня рождения АР Жебрака и 70-летию образования кафедр генетики в Московской сельскохозяйственной академии имени К А Тимирязева 26-27 февраля 2002 г М с 17-19
14. Крамаренко И Я, Лалочкина Н И, **Артамонова В.С.**, Махров А А 2002 Опыт создания пресноводного маточного стада семги (*Salmo salar* L) // Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях Матер научн конф 14-18 октября 2002 г Петрозаводск с 68-72
15. **Артамонова В.С.**, Холод О Н 2004 Неконтролируемые генетические процессы в популяциях атлантического лосося, поддерживаемых искусственно // Генетика в XXI веке современное состояние и перспективы развития Тез докл третьего съезда ВОГИС Москва, 6-12 июня 2004 г т 1 М с 25
16. Махров А А, **Артамонова В.С.**, Болотов И Н 2005 Пути заселения пресных вод Европейского Севера обзор молекулярно-генетических исследований // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера Сборник материалов IV (XXVII) междунар конф 5-10 декабря 2005 г Вологда, Россия часть 1 Вологда с 289-291.
17. Aitukhov Yu , Makhrov A A, **Artemonova V.S.**, Salmenkova E A 2006. Ecological Issues for Cultured Atlantic Salmon // Abstracts of the Moscow Workshop on the Biology of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Moscow, Russian Federation 29 November – 1 December 2005 Paris Organisation for Economic Co-operation and Development p 18-19
18. **Артамонова В.С.**, Махров А А 2007. Генетические процессы в популяционных системах растений, животных и человека факторы стабильности и эволюции основные факторы эволюции генофонда // Программа фундаментальных исследований РАН № 11 «Биоразнообразие и динамика генофондов» Подпрограмма II «Динамика генофондов» Матер отчет конф , посвящ памяти акад Ю П Алтухова М с 53-54
19. **Артамонова В.С.**, Махров А А 2007 Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования // Современные проблемы биологической эволюции Матер конф К 100-летию Гос. Дарвиновского музея 17-20 сентября 2007, г Москва М Изд-во ГДМ с 136-137.
20. **Артамонова В.С.**, Махров А А., Холод О.Н. 2007. Изучение закономерностей динамики генофондов естественных и искусственно поддерживаемых популяций на основе системного подхода // Программа фундаментальных исследований президиума РАН № 11 «Биоразнообразие и динамика генофондов». Подпрограмма II «Динамика генофондов». Сборник материалов М ФИАН с. 12-13

Артамонова Валентина Сергеевна (Россия)

**Генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях
атлантического лосося (*Salmo salar* L.)**

В работе показано, что максимальное генетическое разнообразие на всем ареале атлантического лосося наблюдается в популяциях Кольского полуострова и это связано с историей заселения региона рыбами в послеледниковый период. Уникальные популяции Кольского полуострова находятся в настоящее время в хорошем состоянии. Однако в связи с тем, что в качестве основной меры охраны вида практикуется искусственное поддержание популяций, в работе были исследованы генетические процессы, имеющие место в ходе искусственного воспроизводства атлантического лосося: отбор на устойчивость к искусственным условиям выращивания (неконтролируемый отбор), гибридизация с близким видом – кумжей, перемешивание популяций. Показано, что в настоящее время основное влияние на генофонд искусственно поддерживаемых популяций оказывает неконтролируемый отбор. По материалам диссертации опубликовано 20 печатных работ.

Valentina S. Artamonova (Russia)

**Genetic processes in artificial maintenance of populations
of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.)**

The study demonstrated that Atlantic salmon (*Salmo salar*) of Kola Peninsula has the greatest observed genetic diversity among all populations across the entire geographical range of the species, which is related to the history of colonization of this region after the ice age. The unique populations of Kola Peninsula are currently in a good state. However, due to the widely accepted practice of artificial maintenance of populations for conservational purposes, we studied genetic processes that take place in the course of artificial cultivation of Atlantic salmon such as: genetic adaptation to the conditions of artificial rearing (unintentional selection), hybridization with a closely related species (brown trout, *S. trutta*), mixing of populations. It has been shown that the main factor affecting the gene pool of artificially maintained populations at present is unintentional selection. Based on materials of this study, 20 refereed articles and conference papers have been published.

Напечатано с готового оригинал-макета

Издательство ООО "МАКС Пресс"

Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.

Подписано к печати 10.06.2008 г.

Формат 60x90 1/16. Усл.печ л. 1,5. Тираж 100 экз. Заказ 461.

Тел. 939-3890. Тел./Факс 939-3891.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова,
2-й учебный корпус, 627 к.