

## НЕКОНТРОЛИРУЕМЫЙ ОТБОР В МАТОЧНЫХ СТАДАХ СЕМГИ (*SALMO SALAR* L.)

В. С. АРТАМОНОВА, А. А. МАХРОВ, О. Н. ХОЛОД

*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва*

В работе выполнено сравнение частот аллелей пяти аллозимных локусов между выборками пестряток из реки Кереть (бассейн Белого моря), потомками производителей из этой реки, выращенными в искусственных условиях, а также потомками маточного стада, сформированного из заводских рыб, являющихся потомками производителей Керети. Показан отбор по локусам *IDHP-3\**, *IDDH-2\**, *MEP-2\** в условиях рыбоводных заводов. Обсуждается необходимость применения сохраняющего отбора при формировании маточных стад.

V. S. ARTAMONOVA, A. A. MAKHROV, O. N. KHOLOD. UNINTENTIONAL SELECTION IN ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) CAPTIVE BROODSTOCK

Allele frequencies of five allozyme loci were compared in samples of parr from River Keret' (White Sea drainage), hatchery-reared offspring of the spawners from this river, as well as offspring of the captive broodstock made up of hatchery-reared fishes represented by offspring of Keret' spawners. Selection at the loci *IDHP-3\**, *IDDH-2\**, *MEP-2\** under hatchery conditions is demonstrated. The necessity of conservation selection in the act of being formed captive broodstock is discussed.

---

### Введение

Множество популяций атлантического лосося (семги) поддерживается в настоящее время путем искусственного разведения. В рыбоводных хозяйствах многих стран создают маточные стада рыб этого ценного вида, как с целью сохранения генофонда отдельных популяций, так и для того, чтобы обеспечивать посадочным материалом товарные хозяйства. Однако при решении задачи создания маточных стад, предназначенных для сохранения природного генофонда, ученые и рыбоводы сталкиваются с целым рядом проблем.

Так, при искусственном воспроизводстве атлантического лосося довольно часто происхо-

дило ненаправленное изменение частот некоторых генов (по сравнению с таковыми для диких популяций), что было обусловлено недостаточным числом производителей, использованных в рыбоводном процессе (Cross, King, 1983; Stahl, 1983; Verspoor, 1988; Crozier, Moffett, 1989; Koljonen, 1989; Столь, 1991; Kazakov, Titov, 1993; Henricson et al., 1995; Tessier et al., 1995, 1997; Crozier, 1997; Danielsdottir et al., 1997; Martinez et al., 2000; Koljonen et al., 2002; Saisa et al., 2003). Однако в настоящее время разработана система мер, позволяющих предотвратить или, по крайней мере, существенно замедлить дрейф генов (Cross et al., 1993; Дихнич, 2004).

Другая проблема, возникающая при искусственном выращивании молоди атлантического

лосося – так называемый неконтролируемый отбор (Никоноров и др., 1989), то есть отбор на генетическую адаптацию к искусственным условиям обитания (Казаков и др., 1987; Васин, 1988; Офицеров и др., 1989; Crozier 1998; Артамонова, Махров, 2002). О его действии во время выращивания производителей в искусственных условиях свидетельствует повышенная скорость роста и созревания у потомков (Jonasson, 1993; Kallio-Nyberg, Koljonen, 1997; H. King, pers. comm., in: Thorpe, 2004), хотя на уровне отдельных генов такой отбор показан не был.

И, наконец, не всегда удается избежать селективности в процессе отлова производителей для искусственного воспроизводства, поскольку разные особи могут заметно различаться по своим рыбоводным параметрам. Между тем, для тихоокеанских лососей показано, что группы рыб разного размера или срока хода в реку могут различаться также и по своим генетическим характеристикам (Алтухов, 1974). Ряд авторов полагает, что аналогичные явления могут наблюдаться и у атлантического лосося (Дирин, 1977; Riddell, 1986; Зелинский, Смирнов, 1987; Динамика..., 2004), недавно получены прямые доказательства этого (Consuegra et al., 2005).

Целью настоящей работы было изучение неконтролируемого отбора в ходе формирования и выращивания маточных стад из потомков производителей реки Кереть (бассейн Белого моря) на двух рыбоводных заводах Карелии.

## Материалы и методы

**Природная популяция.** Река Кереть расположена на западном побережье Белого моря (рис. 1, А). Популяция атлантического лосося, обитающая здесь, включает в себя производителей как летней, так и осенней расы. До 1990 года численность нерестового стада этой реки составляла несколько тысяч производителей. Однако после того как в реку попал паразит *Gyrodactylus salaris* (предположительно в 1990 году), популяция лосося резко сократилась, на некоторых порогах дикая молодь встречается единично (Шульман и др., 1998).

**Заводское воспроизводство.** С 1967 года стадо атлантического лосося реки Кереть частично поддерживается путем искусственного воспроизводства молоди на Выгском и Кемском рыбоводных заводах (рис. 1, А). Молодь получают от диких производителей, ежегодно отлавливаемых в нижней части реки. Одновременно для рыбоводных работ используют более 100 про-

изводителей, однако все они являются рыбами летней расы, поскольку из-за климатических условий рыбоучетное заграждение может функционировать только в летние месяцы.

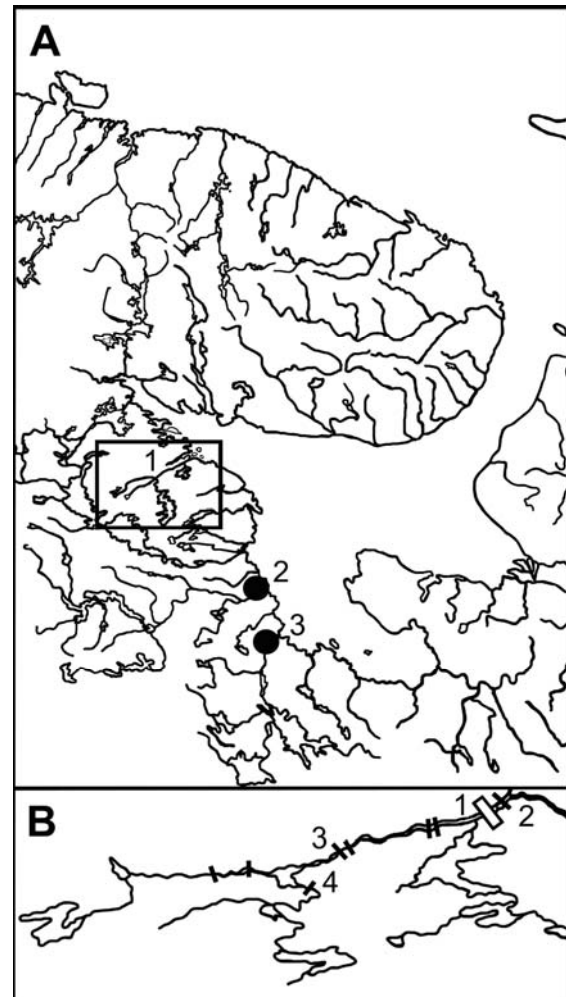


Рис. 1. А: Бассейн Белого моря; 1 – река Кереть, 2 – Кемский рыбоводный завод, 3 – Выгский рыбоводный завод. В: Бассейн реки Кереть; 1 – рыбоучетное заграждение, 2 – порог ниже заграждения (Морской порог), 3, 4 – пороги выше заграждения

В первые годы рыбоводных работ в Кереть иногда выпускали молодь, полученную от производителей из других рек (Артамонова, Махров, 2005), однако уже более трех десятилетий чужеродную рыбу в реку не выпускают.

**Маточные стада и их потомство.** Для получения собственного маточного стада около 200 экземпляров молоди атлантического лосося выращивали на Выгском рыбоводном заводе в течение пяти лет. Все это время маточное стадо содержали в пресной воде, несмотря на то, что эти рыбы были потомками проходных особей реки Кереть. Самки созрели на пятом году жиз-

ни, осенью 2000 года, и тогда же от рыб маточного стада было получено потомство (Крамаренко и др., 2002). Это потомство использовали для восстановления полностью исчезнувших популяций атлантического лосося на территории Карелии. Часть молоди (около 2/3) выпустили в реки после первого года жизни, при этом на заводе была оставлена только партия самой крупной рыбы.

На Кемском рыбоводном заводе в течение трех лет выращивали экспериментальную партию атлантического лосося генерации 2000 года, также полученную от производителей реки Кереть. Более подробно этот эксперимент и его результаты описаны нами в другой работе (Попова и др., 2005).

*Сбор проб.* В работе исследованы выборки молоди (включая потомство маточного стада) с Выгского и Кемского рыбоводных заводов. Ино-

гда наряду с выборками живых рыб анализировали выборки погибших рыб (отход) из той же группы особей (табл. 1). Кроме того, мы исследовали диких пестряток, выловленных выше и ниже рыбоучетного заграждения при помощи электролова в 2001 и 2003-04 годах (рис. 1,В). Образцы белых мышц и печени перевозили в лабораторию в жидком азоте.

*Электрофорез белков* проводили по ранее описанным методикам (Skaala et al., 1998). В работе исследовали пять локусов, кодирующих белки, о которых было известно, что они полиморфны в других популяциях атлантического лосося бассейна Белого моря (Skaala et al. 1998), а именно: аспаратаминотрансферазу (*AAT-4\**), эстеразу-Д (*ESTD\**), изоцитратдегидрогеназу (*IDHP-3\**), сорбитолдегидрогеназу (*IDDH-2\**) и малик-энзим (*MEP-2\**).

Таблица 1. Частоты аллелей \*100 в изученных выборках

Место сбора материала, генерация	Возраст	n	Частоты аллелей *100				
			<i>AAT-3*</i>	<i>ESTD*</i>	<i>IDDH-2*</i>	<i>IDHP-3*</i>	<i>MEP-2*</i>
<i>Река Кереть</i>							
Выше перекрытия, сборы 2001 г.	0+ - 2+	24	0,896	0,646	0,636	0,875	0,562
Выше перекрытия, сборы 2003-2004 гг.	0+ - 2+	63	0,889	0,754	0,635	0,492	0,270
Ниже перекрытия	0+ - 2+	65	0,939	0,846	0,554	0,515	0,427
<i>Кемский завод</i>							
1998	2.	57	0,939	0,900	0,588	0,386	0,351
2000	1.	70	0,899	0,964	0,594	0,500	0,364
2000(отход)	1.	73	0,906	0,966	0,672	0,438	0,356
2000	2+	60	0,875	0,892	0,642	0,550	0,458
2000	3+	60	0,900	0,925	0,625	0,508	0,500
<i>Выгский завод</i>							
1998*	0+	50	0,939	0,870	0,676	0,320	0,420
1998	2+	73	0,938	0,930	0,523	0,480	0,377
2000	0+	50	0,969	0,970	0,614	0,470	0,450
2000	1.	70	0,979	0,936	0,657	0,450	0,436
2000(отход)	1.	70	0,971	0,921	0,681	0,464	0,429
2000	1+	55	0,955	0,927	0,610	0,564	0,491
2000	2.	54	0,944	0,972	0,583	0,593	0,472
<i>Потомство маточного стада (Выгский завод)</i>							
2000	0+	50	0,941	0,950	0,564	0,511	0,190
2000	1.	70	0,971	0,971	0,600	0,464	0,371
2000	1+	50	0,930	0,990	0,510	0,420	0,260
2000	2.	50	0,950	0,980	0,530	0,500	0,310

Примечание. \* личное сообщение Е. К. Пономаревой.

*Статистический анализ.* Во всех выборках оценивали частоты аллелей и соответствие рас-

пределения частот генотипов уравнению Харди-Вайнберга. Для расчетов применяли компьютер-

ную программу BIOSYS (Swofford and Selander 1981). Гетерогенность частот аллелей оценивали согласно (Roff, Bentzen, 1989) с помощью компьютерной программы CHIRXC (Zaykin, Pudovkin, 1993).

## Результаты

*Генетическое разнообразие дикой молодежи реки Кереть.* Все исследованные нами локусы оказались полиморфными во всех изученных выборках. Помимо аллелей, электрофоретическую подвижность которых принимали за «100», мы выявили следующие аллельные варианты: *AAT-4\*75*, *ESTD\*94*, *IDHP-3\*117*, *MEP-2\*135*, *IDDH-2\*-90* и *IDDH-2\*40*.

В таблице 1 представлены частоты аллелей для двух групп диких рыб, – пойманных в р. Кереть выше и ниже перекрытия. Судя по распределению генотипов пяти исследованных локусов, вся молодежь, пойманная в отдельные годы на некоторых верхних порогах, была представлена потомками единственной пары производителей. При анализе полученных результатов выборки, собранные на всех верхних порогах в один и тот же сезон, объединяли.

Сравнение генетических характеристик группы рыб, собранных в 2003-04 годах в верхнем течении с аналогичными характеристиками группы молодежи, собранной в это же время в нижнем течении Керети, показало, что значимых различий в частотах аллелей исследованных локусов между ними нет. В то же время совокупные выборки, собранные в разные годы в верхнем течении р. Кереть, различались между собой по частотам аллелей локусов *IDHP-3\** ( $p < 0,001$ ) и *MEP-2\** ( $p < 0,001$ ). Для ниж-

него течения Керети межгодовых сравнений провести не удалось, поскольку выборка, со-

Таблица 2. Локусы, по которым отмечены значимые различия между выборками молодежи семги из р. Кереть и выборками, собранными на рыбоводных заводах

Выборки	Кереть, 2001 г., выше перекрытия	Кереть, 2003-04 г., выше перекрытия	Кереть, 2003-04 г., ниже перекрытия
Выгский завод, Генерация 1998, 0+	<i>ESTD*</i> , $p < 0,001$ <i>IDHP-3*</i> , $p < 0,001$	<i>IDHP-3*</i> , $p < 0,016$ <i>MEP-2*</i> , $p < 0,025$	<i>IDHP-3*</i> , $p < 0,01$
Выгский завод, Генерация 2000, 0+	<i>ESTD*</i> , $p < 0,001$ <i>IDHP-3*</i> , $p < 0,001$	<i>ESTD*</i> , $p < 0,001$ <i>MEP-2*</i> , $p < 0,007$	<i>ESTD*</i> , $p < 0,006$
Кемский завод, Генерация 2000, 1,	<i>ESTD*</i> , $p < 0,001$ <i>IDHP-3*</i> , $p < 0,001$ <i>MEP-2*</i> , $p < 0,026$	<i>ESTD*</i> , $p < 0,001$	<i>ESTD*</i> , $p < 0,007$

В первом случае мы сравнивали между собой сеголеток, то есть молодежь, которая практически

бранная здесь в 2001 году, была крайне мала (включала всего 6 рыб).

*Генетические различия между выборками дикой и заводской семги.* Частоты аллелей \*100 аллозимных локусов для выборок заводской молодежи семги представлены в таблице 1. Чтобы выявить первоначальные генетические различия между дикими и заводскими рыбами, мы сравнили частоты в выборках сеголеток (1998 и 2000 годов генерации) Выгского завода и в выборке годовиков Кемского завода с частотами аллелей в каждой из трех выборок диких пестряток реки Кереть. Результаты анализа приведены в таблице 2.

*Временная динамика генофонда внутри групп заводской молодежи.* Для того чтобы проверить, имеют ли место генетические изменения внутри каждой конкретной группы рыб в процессе их выращивания в искусственных условиях, мы ежегодно собирали выборки молодежи из каждой исследуемой группы, и сравнили эти выборки между собой. При этом мы обнаружили значимые различия в частотах аллелей локусов *IDHP-3\** ( $p < 0,03$ ) и *IDDH-2\** ( $p < 0,026$ ) между двумя выборками молодежи генерации 1998 года с Выгского завода. Одна из этих выборок была собрана в 1999 году (возраст 0+), а другая – в 2001 году (возраст 2+). Значимых различий в аллельных частотах между выборками живых рыб и отхода ни в одной из исследованных групп молодежи нам обнаружить не удалось, однако следует отметить, что для рыб генерации 1998 года анализ отхода мы не проводили.

*Различия между генерациями.* Значимые различия по частотам аллелей локуса *IDHP-3\** были зарегистрированы между выборками рыб, принадлежащих к генерациям 1998 и 2000 годов как на Выгском ( $p < 0,047$ ), так и на Кемском ( $p < 0,03$ ) заводах.

не подвергалась еще действию неконтролируемого отбора, а во втором случае – двухгодови-

ков и трехлеток, что было обусловлено отсутствием данных для рыб младших возрастов в случае генерации 1998 года. Кроме того, две выборки молоди, выращенной на Выгском заводе, различались также по частотам аллелей локуса *ESTD\** ( $p < 0,023$ ). При этом значимых различий между группами рыб одной генерации, но с разных заводов ни по одному из исследованных локусов обнаружено не было.

*Генетические особенности маточного стада и его потомства.* Мы обнаружили, что частоты аллелей для локуса *MEP-2\** значимо различаются в выборках сеголеток, полученных от производителей р. Кереть, отловленных на перекрытии, и сеголеток – потомков маточного стада ( $p < 0,001$ ). При этом следует отметить, что обе исследованные группы рыб принадлежали к генерации 2000 года и были выращены на Выгском рыболовном заводе. Сравнение между собой всей совокупности выборок молоди разного возраста, являющейся потомством маточного стада, показало, что между выборками существуют значимые различия в частотах аллелей локуса *MEP-2\** ( $p < 0,032$ ).

Выборка рыб генерации 2000 года, возраста 3+, выращенных на Кемском заводе, значимо ( $p < 0,037$ ) отличалась от выборки годовиков той же генерации: частота «медленного» аллеля *MEP-2\** здесь выросла (подробности см.: Попова и др., 2005).

## Обсуждение

*Состояние генофонда семги популяции р. Кереть.* В выборках, собранных на некоторых порогах, расположенных выше перекрытия, распределение генотипов молоди позволяло иногда предположить, что здесь нерестилась только одна пара лососей. Таким образом, генетический анализ позволил зарегистрировать недостаток производителей в верховьях реки, что объясняется, по-видимому, тем, что в настоящее время большая часть проходных рыб изымается на перекрытии для заводского воспроизводства или вылавливается браконьерами, а карликовые самцы гибнут из-за заражения паразитом *Gyrodactylus salaris*.

Вывод о недостатке производителей в верховьях реки косвенным образом подтверждает и то обстоятельство, что выборки диких пестряток, собранные в разные годы в верхнем течении р. Кереть, различаются по частотам некоторых генов. Кроме генетического дрейфа на это об-

стоятельство указывает также присутствие в реке гибридов семги и кумжи (Махров и др., 1998), которые, помимо Керети, были обнаружены нами и в соседней реке Нильма, где численность популяции семги также сильно уменьшилась, хотя и по другим причинам (Пономарева и др., 2002).

Исходно между дикой и заводской молодью имелись значимые генетические различия. Наиболее ярко они проявлялись для локуса *ESTD\**, о чем свидетельствуют данные, представленные в таблице 2, а также различия, обнаруженные между выборками, собранными в реке и на Выгском заводе в 1995 году (наши неопубл. данные). Скорее всего, эти различия объясняются тем, что для заводского воспроизводства используют только рыб определенного срока хода. Такое предположение представляется тем более обоснованным, что ранее были отмечены различия по частотам аллелимов между группами производителей, мигрирующих в другие реки бассейна Белого моря в разное время. Различия касались, в том числе, и локуса *ESTD\** (Семенова, 1988).

Показательно, что в последние годы частоты аллельных вариантов разных генов у дикой молоди Керети становятся более сходными с частотами, характерными для заводской молоди. Это связано, по-видимому, с тем, что естественное воспроизводство семги в Керети обеспечивается в значительной степени рыбами заводского происхождения.

*Временная динамика генофонда внутри групп заводской молоди.* Мы исследовали две генерации атлантического лосося (1998 и 2000 годов) с Выгского рыболовного завода, собрав выборки рыб несколько раз за период выращивания (табл. 1). Для обеих генераций молоди было обнаружено, что частота «быстрого» аллеля *IDHP-3\** уменьшается в выборках рыб старших возрастов, причем в случае генерации 1998 года различия в аллельных частотах между сеголетками и трехлетками становились значимыми.

Интересно, кроме того, что сеголетки 1998 года генерации имели значимо более высокую частоту «быстрого» аллеля *IDHP-3\** по сравнению с молодью того же возраста, но 2000 года генерации. Исходя из того, что в настоящее время заводское воспроизводство в популяции реки Кереть существенно преобладает над естественным и составляет около 90%, нельзя исключить, что наблюдаемая тенденция является следствием отбора против «быстрого» аллеля в заводских условиях, в результате которого

частоты аллелей этого локуса изменились уже и у производителей.

С достаточно высокой частотой «быстрый» аллель *IDHP-3\** встречается только в популяциях, обитающих вдоль западного берега Белого моря (Семенова, 1988; Офицеров и др., 1989; Kazakov, Titov, 1993; Skaala et al., 1998) и весьма вероятно, что его присутствие здесь является следствием локальных адаптаций к условиям некоторых рек. В заводских условиях присутствие данного аллеля снижает, по-видимому, жизнеспособность его носителей, поскольку уменьшение его частоты в выборках рыб старших возрастов регистрировали и ранее, а именно, – у молоди семги реки Лувеньга, выращиваемой на Кандалакшском рыбоводном заводе (Офицеров и др., 1989).

Следует принять во внимание, что отбор по другим аллозимным локусам, возможно, также имеет место на рыбоводных заводах, однако мы не можем выявить его из-за небольшого объема исследуемых выборок. Так, в предыдущем исследовании мы выявили отбор против гетерозигот по локусу *ESTD\** на Умбском рыбоводном заводе в летний период, когда наблюдалась массовая гибель рыб, сопутствовавшая аномальному повышению температуры воды (Артамонова и Махров, 2002). Ранее другими исследователями было отмечено изменение частот аллелей локуса *AAT-4\** в ходе выращивания молоди на Нарвском рыбоводном заводе в Ленинградской области (Казиков и др., 1987).

Тем не менее, к сообщениям, касающимся отбора против конкретных аллелей в заводских условиях, следует подходить с осторожностью. Наша практика показывает, что при работе с заводской молодью большое значение имеет методика сбора материала. Группы рыб, содержащиеся в разных бассейнах, могут оказаться потомками двух разных групп производителей, состоящих не более чем из десятка особей каждая, и при этом можно наблюдать порой значимые различия в частотах аллельных вариантов между молодью из разных бассейнов. Ошибок в оценке частот удастся избежать только при сборе материала таким способом, который гарантирует равномерную представленность потомства всех имевшихся производителей.

В связи с этими обстоятельствами затруднителен также и анализ литературных источников с целью выявления отбора на рыбоводных заводах: анализируемые данные должны давать возможность отсекалть влияние дрейфа генов, гарантировать отсутствие селективности при сборе

материала и его «загрязнение» рыбами иного происхождения.

По этим причинам представляется сомнительным, например, предположение об отборе в заводских условиях против одного из аллелей локуса триозофосфатизомеразы *TPI-3\** (ошибочно названного в работе *TFI-3\**) (Новиков, Кузьмичев, 2003). Здесь при анализе литературных данных авторы ошибочно относят к заводским те выборки, которые охарактеризованы в оригинальной работе (Bourke et al., 1997) как выборка диких рыб и выборки смешанного происхождения.

Критически следует отнестись и к сообщению о снижении уровня гетерозиготности по ряду аллозимных локусов у молоди семги в условиях Кандалакшского рыбоводного завода (Евсюков и др., 2002), поскольку при анализе авторы объединяли выборки рыб разных генераций. Различия в частотах между выборками молоди, происходящей от разных производителей, при этом не учитывались, а потому, в данном случае, наблюдавшийся недостаток гетерозигот объясняется, скорее всего, не отбором против таких особей, а эффектом Валунда.

*Генетические особенности потомков заводских производителей и рыб из формируемых маточных стад.* Отличительной особенностью потомства маточного стада, выращенного на Выгском заводе, является аномально высокая частота «быстрого» аллеля локуса *MEP-2\**. Ряд фактов свидетельствует об адаптивном значении полиморфизма по этому локусу. В частности, было показано, что носители разных генотипов *MEP-2\** отличаются друг от друга по скорости роста и развития (обзор: Verspoor et al., 2005), хотя различий по выживаемости между ними ранее известно не было. Нами такие факты были выявлены.

В процессе роста рыб частота «быстрого» аллеля во всех исследованных группах заводской молоди имела тенденцию к уменьшению за единственным исключением: она значимо возросла у потомства маточного стада, когда после сортировки молоди для дорастивания на заводе была оставлена только 1/3 часть рыб, причем самых крупных.

Таким образом, имеются все основания предполагать, что носители «быстрого» аллеля *MEP-2\** имели в заводских условиях пониженную жизнеспособность, однако именно они отличались высокой скоростью роста и были отобраны в свое время при создании маточного стада. Ранее высокие частоты «быстрого» аллеля *MEP-2\** были отмечены у линий лососей, пред-

назначенных для товарного выращивания (Youngson et al., 1991) и прошедших отбор на высокую скорость роста (Cross et al., 1993).

Избирательная гибель носителей «быстрого» аллеля в условиях Кемского и Выгского заводов объясняется, возможно, тем, что оба завода расположены значительно южнее Керети: в литературе имеются данные о том, что в реках с более теплой водой преобладает «медленный» аллель (обзор: Verspoor et al., 2005).

Что же касается преобладания «быстрого» аллеля МЕР-2\* в потомстве маточного стада, то помимо сортировки рыб по размерам, определенную роль могло сыграть и то обстоятельство, что при создании маточного стада на Выгском заводе потомков проходных производителей содержали до созревания в пресной воде.

Анализ как литературных, так и собственных данных показывает, что в пресноводных популяциях атлантического лосося «быстрый» аллель МЕР-2\* представлен более широко, чем в проходных. Например, в жилой популяции лососей реки Намсен (Норвегия) он встречается с более высокой частотой, чем в проходной популяции этой реки (Vuorinen, Berg, 1989). Высокая частота данного аллеля выявлена в выборках молоди лосося из притоков некоторых озер бассейна Белого моря (Tonteri et al., 2005; наши неопубл. данные). Таким образом, вполне вероятно, что некоторые генетические процессы, имеющие место в процессе создания пресноводного маточного стада, могут служить моделью, описывающей формирование жилых популяций атлантического лосося.

*Доказательство адаптивности генетического полиморфизма.* Уже несколько десятилетий в литературе продолжается дискуссия об адаптивности или нейтральности генетического полиморфизма (монографии: Левонтин, 1978; Кимура, 1985; Алтухов, 2003). Нами и нашими коллегами получены экспериментальные свидетельства того, что полиморфизм, выявленный у атлантического лосося по всем пяти изученным локусам, кодирующим белки, может иметь адаптивное значение.

*Проблема сохранения генофонда в процессе разведения атлантического лосося с целью сохранения популяций.* С генетической точки зрения сохранение популяции — это сохранение набора адаптаций, типичных для нее. В нашем исследовании мы представили доказательства того, что в процессе искусственного разведения атлантического лосося с целью поддержания популяции, в группе искусственно выращиваемых рыб может происходить не-

контролируемый отбор. Эта проблема весьма актуальна для российских рыболовных заводов. Из-за низкой температуры воды рыболовный цикл здесь оказывается продолжительным (более двух лет) и за это время сдвиг аллельных частот в группах заводской молоди иногда достигает значимых величин.

Таким образом, если естественный нерест в реке по каким-то причинам не эффективен и популяция поддерживается, в основном, за счет заводского воспроизводства, с течением времени возможно существенное изменение генофонда популяции. При этом не исключено, что если сдвиг превысит некоторое критическое значение, то после прекращения искусственного воспроизводства такая популяция не сможет самовоспроизводиться естественным путем, даже если для этого будут созданы необходимые условия.

Из этого следует, что для сохранения генетического разнообразия (а значит и присущего популяции набор адаптаций) в ходе искусственного разведения, необходимы специальные меры (обзор: Алтухов, 2003). Комплекс этих мер можно назвать сохраняющей селекцией. Такая селекция для атлантического лосося должна включать, в частности, меры по предотвращению отбора рыб по размерам в процессе формирования маточных стад и контроль за состоянием генофонда в процессе выращивания рыб, особенно в тех случаях, когда наблюдается массовый отход.

Необходимо также уделять внимание разработке мер, способствующих неизбирательному повышению жизнестойкости рыб на всех стадиях рыболовного цикла. Так, например, сохранению генофонда семги при заводском выращивании способствует кратковременное воздействие на личинок лазерного излучения (Попова и др., 2005).

Авторы благодарны за помощь в сборе материала для работы Э. К. Поповой, В. А. Широкову, И. Л. Щурову, З. Н. Юдиной, сотрудникам Карелрыбвода, Кемского и Выгского рыболовных заводов. Работа была поддержана Фондом содействия отечественной науке, РФФИ (проект № 05-04-49232), Программой поддержки ведущих научных школ (НШ-1698.2003.4), программами «Научные основы сохранения биоразнообразия России» (Госконтракт № 103), «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (Госконтракт № 10002-251), «Происхождение и эволюция биосферы» и «Динамика генофондов растений, животных и человека».

## Литература

- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 247 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
- Артамонова В. С., Махров А. А. Адаптивная роль гетерозиготности по локусу *ESTD\**, проявляющаяся у семги (*Salmo salar* L.) в условиях рыбного завода // Материалы научн. генетич. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А. Р. Жебрака и 70-летию образования кафедр генетики в Московской сельскохоз. академии имени К. А. Тимирязева (26-27 февраля 2002 г.). М., 2002. С. 17-19.
- Артамонова В. С., Махров А. А. Популяционная структура семги (*Salmo salar* L.) и ее изменение под влиянием рыбоводства // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. Апатиты. 2005. С. 144-157.
- Васин О. П. Изменчивость генетической структуры популяций заводской молоди балтийского лосося // Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тез. III Всес. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, март 1988 г. Тольятти. 1988. с. 54-55.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука. 2004. 619 с.
- Дирин Д. К. Биологические аргументы против промысла лососей сплошным перекрытием рек // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера. 10-я Сессия Ученого Совета. Тез. докл. Сыктывкар, 1977. С. 87-91.
- Дихнич А. В. Биологические основы формирования маточных стад атлантического лосося *Salmo salar* L. в заводских условиях. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 2004. 24 с.
- Евсюков А. Н., Офицеров М. В., Кононов И. В. Анализ корреляции длины тела и генетического полиморфизма локусов *ESTD-1* и *IDHP-3* семги (*Salmo salar*) // Генетика. 2002. Т. 38, № 7. С. 965-971.
- Зелинский Ю. П., Смирнов Ю. А. Вопросы охраны генофонда при интенсификации хозяйственного использования запасов атлантического лосося // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 5-8.
- Казаков Р. В., Христофоров О. Л., Мурза И. Г., Ильенкова С. А., Титов С. Ф. Использование сбросных теплых вод для совершенствования технологии выращивания молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск. 1987. С. 79-95.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 394 с.
- Крамаренко И. Я., Лапочкина Н. И., Артамонова В. С., Махров А. А. 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, 2002. С. 68-72.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Махров А. А., Кузищин К. В., Новиков Г. Г. Естественные гибриды атлантического лосося *Salmo salar* с кумжей *Salmo trutta* в реках бассейна Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1998. т. 38. № 1. с. 67-72.
- Никоноров С. И., Офицеров М. В., Витвицкая Л. В., Лоевко А. А. Неконтролируемый генетический отбор лососей // Рыбное хозяйство. 1989. № 1. С. 54-55.
- Новиков Г. Г., Кузьмичев С. А. Некоторые особенности генетической изменчивости атлантического лосося *Salmo salar* по локусу триозофосфатизомеразы (*TFI-3\**) // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43, № 2. С. 237-241.
- Офицеров М. В., Голованова Т. С., Витвицкая Л. В., Никоноров С. И. Влияние заводского выращивания на генетическое разнообразие молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопросы ихтиологии. 1989. т. 29. вып. 5. с. 871-874.
- Пономарева Е. В., Пономарева М. В., Кузищин К. В., Махров А. А., Афанасьев К. И., Новиков Г. Г. Межгодовые изменения структуры популяции и генетическая изменчивость атлантического лосося *Salmo salar* реки Нильмы (Белое море) // Вопросы ихтиологии. 2002. т. 42. № 3. с. 347-355.
- Попова Э. К., Артамонова В. С., Холод О. Н., Махров А. А. Стабилизация фенотипического и генотипического разнообразия молоди семги (*Salmo salar* L.) в аквакультуре путем кратковременного воздействия на личинок лазерным излучением // Проблемы изучения, рац. использования и охраны ресурсов Белого моря. Петрозаводск. 2005. С. 263-268.
- Семенова С. К. Генетическая дифференциация популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-западной части СССР. Дисс. ... канд. биол. наук. М. ИОГен АН СССР. 1988. 108 с.
- Столь Г. Генетическая структура популяций атлантического лосося // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М.: Агропромиздат. 1991. С. 155-176.
- Шульман Б. С., Иешко Е. П., Щуров И. Л. 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 ПИИРО, 1998. С. 97-102.
- Bourke E. A., Coughlan J., Jansson H., Galvin P., Cross T. F. Allozyme variation in populations of Atlantic



- salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish // *ICES Journal of Marine Science*. 1997. V. 54. P. 974-985.
- Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Serdio A., Verspoor E.* Selective exploitation of early running fish may induce genetic and phenotypic changes in Atlantic salmon // *J. Fish. Biology*. 2005. V. 67. Suppl. A. p. 129-145.
- Cross T., Bailey J., Friars G., O'Flynn F.* Maintenance of genetic variability in reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks // *Salmon in the sea and new enhancement strategies*. 1993. Ed. D. Mills. Fishing News Books, London. P. 356-366.
- Cross T. F., King J.* Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon // *Aquaculture*. 1983. V. 33. P. 33-40.
- Crozier W. W.* Genetic heterozygosity and meristic character variance in a wild Atlantic salmon population and a hatchery strain derived from it // *Aquaculture International*. 1997. V. 5. P. 407-414.
- Crozier W.W.* Genetic implications of hatchery rearing in Atlantic salmon: effects of rearing environment on genetic composition // *Journal of Fish Biology*. 1998. V. 52. P. 1014-1025.
- Crozier W.W., Moffett I.J.J.* Amount and distribution of biochemical-genetic variation among wild populations and a hatchery stock of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from north-east Ireland // *Journal of Fish Biology*. 1989. V. 35. P. 665-677.
- Danielsdottir A. K., Marteinsdottir G., Arnason F., Gudjonsson S.* Genetic structure of wild and reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations in Iceland // *ICES Journal of Marine Science*. 1997. V. 54. P. 986-997.
- Henricson J., Jansson H., Ring O., Andersson T.* Rearing of a hatchery strain of the landlocked Gullspang salmon at Kalarne, Sweden: history, genetic characterization, and establishment of a new broodline / *Information fran Sotvattenslaboratoriet*. 1995. 1. P. 1-11. (in Swedish, English summary)
- Jonasson J.* Selection experiments in salmon ranching. I. Genetic and environmental sources of variation in survival and growth in freshwater // *Aquaculture*. 1993. V. 109. P. 225-236.
- Kallio-Nyberg I., Koljonen M.-L.* The genetic consequence of hatchery-rearing on life-history traits of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a comparative analysis of sea-ranched salmon with wild and reared parents // *Aquaculture*. 1997. V. 153. P. 207-224.
- Kazakov R. V., Titov S. F.* Population genetics of salmon, *Salmo salar* L., in northern Russia // *Aquaculture and Fisheries Management*. 1993. V. 24. P. 495-506.
- Koljonen M.-L.* Electrophoretically detectable genetic variation in natural and hatchery stocks of Atlantic salmon in Finland // *Hereditas*. 1989. V. 110. P. 23-35.
- Koljonen M.-L., Tahtinen J., Saisa M., Koskiniemi J.* Maintenance of genetic diversity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by captive breeding programs and the geographic distribution of microsatellite variation // *Aquaculture*. 2002. V. 212. P. 69-92.
- Martinez J. L., Gephard S., Juanes F., Garcia-Vazquez E.* The use of microsatellite loci for genetic monitoring of Atlantic salmon populations // *North Amer. J. Aquaculture*. 2000. V. 62. P. 285-289.
- Riddell B. E.* Assessment of selective fishing on the age at maturity in Atlantic salmon (*Salmo salar*): a genetic perspective // *Salmonid Age at Maturity*. D.J. Meerburg (Ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1986. 89. P. 102-109.
- Roff D. A., Bentzen P.* The statistical analysis of mitochondrial DNA polymorphisms: X2 and the problem of small samples // *Mol. Biol. Evol.* 1989. V. 6. P. 539-545.
- Saisa M., Koljonen M.-L., Tahtinen J.* Genetic changes in Atlantic salmon stocks since historical times and the effective population size of a long-term captive breeding programme // *Conservation Genetics*. 2003. V. 4. P. 613-627.
- Skaala O., Makhrov A. A., Karlsen T., Jorstad K. E., Altukhov Y. P., Politov D. V., Kuzishin K. V., Novikov G. G.* Genetic comparison of salmon from the White Sea and north-western Atlantic Ocean // *J. Fish Biology*. 1998. V. 53. P. 569-580.
- Stahl G.* Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon // *Aquaculture*. 1983. V. 33. P. 23-32.
- Swofford D.L., Selander R. B.* BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *J. Heredity*. 1981. V. 72. P. 281-283.
- Tessier N., Bernatchez L., Presa P., Angers B.* 1995. Gene diversity analysis of mitochondrial DNA, microsatellites and allozymes in landlocked Atlantic salmon // *J. Fish Biology*. 1981. V. 47. P. 156-163.
- Tessier N., Bernatchez L., Wright J. W.* Population structure and impact of supportive breeding inferred from mitochondrial and microsatellite DNA analyses in land-locked Atlantic salmon *Salmo salar* L. // *Mol. Ecol.* 1997. V. 6. P. 735-750.
- Thorpe J.E.* Life history responses of fishes to culture // *J. Fish Biology*. 2004. V. 65. Suppl. A. P. 263-285.
- Tonteri A., Titov S., Veselov A., Zubchenko A., Koskinen M.T., Lesbarreres D., Kaluzhin S., Bakhmet I., Lumme J., Primmer C.R.* Phylogeography of anadromous and non-anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) from northern Europe // *Ann. Zool. Fennici*. 2005. v. 42. p. 1-22.
- Verspoor E.* Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1988. V. 45. P. 1686-1690.
- Verspoor E., Beardmore J. A., Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Hindar K., Jordan W. C., Koljonen M.-L.,*

- Makhrov A. A., Paaver T., Sanchez J. A., Skaala O., Titov S., Cross T. F.* Population Structure in the Atlantic Salmon: Insights From 40 Years of Research into Genetic Protein Variation // *J. Fish Biology*. 2005. v. Suppl. A. P. 3-54.
- Vuorinen J., Berg O. K.* Genetic divergence of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the river Namsen, Norway // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. V. 46. P. 406-409.
- Youngson A. F., Martin S. A. M., Jordan W. C., Ver-spoor E.* Genetic protein variation in Atlantic salmon in Scotland: comparison of wild and farmed fish // *Aquaculture*. 1991. V. 98. P. 231-242.
- Zaykin D. V., Pudovkin A. I.* Two programs to estimate Chi-square values using pseudo-probability test // *J. Heredity*. 1993. V. 84. P. 152.