

# РЕАКЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) РЕКИ КЕРЕТЬ НА ИНВАЗИЮ ПАРАЗИТА *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG

© 2011 Артамонова В.С.<sup>1</sup>, Махров А.А.<sup>1</sup>, Шульман Б.С.<sup>2</sup>,  
Хаймина О.В.<sup>3</sup>, Лайус Д.Л.<sup>4</sup>, Юрцева А.О.<sup>4</sup>,  
Широков В.А.<sup>5</sup>, Щуров И.Л.<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, [valar99@mail.ru](mailto:valar99@mail.ru), [makhrov12@mail.ru](mailto:makhrov12@mail.ru)

<sup>2</sup> Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН, [shulman\\_vermes@zin.ru](mailto:shulman_vermes@zin.ru)

<sup>3</sup> Российский государственный гидрометеорологический университет, [khaimina@rshu.ru](mailto:khaimina@rshu.ru)

<sup>4</sup> С.-Петербургский Государственный Университет, [ayurtseva@mail.ru](mailto:ayurtseva@mail.ru), [dlajus@yahoo.com](mailto:dlajus@yahoo.com)

<sup>5</sup> Северный НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского Государственного Университета, [shurov@research.karelia.ru](mailto:shurov@research.karelia.ru), [shirokov@research.karelia.ru](mailto:shirokov@research.karelia.ru)

Поступила в редакцию 04.10.2010

Многолетний комплексный мониторинг популяции атлантического лосося р. Кереть (бассейн Белого моря) показал, что после того как около 1992 г. здесь появился паразит *G. salaris*, численность популяции резко сократилась, а в ее фенотипе и генофонде произошли значительные изменения.

У дикой молоди (в отличие от молоди из других рек) отмечен более высокий уровень флуктуирующей асимметрии костей черепа по сравнению с искусственно выращенной молодью, в реке обнаружены особи с гетероплазмией и гибриды атлантического лосося и кумжи, *S. trutta*. Судя по характеру распределения аллозимных маркеров в группах рыб, на ряде порогов в отдельные годы происходил нерест только одной пары производителей. В популяции также отмечен отбор в пользу одного из гаплотипов митохондриальной ДНК.

Результаты, полученные в настоящей работе, дают все основания считать, что популяция ни в коей мере не является объектом, реагирующим на изменения окружающей среды пассивно. Она представляет собой систему с отрицательной обратной связью – процессы, нарушающие структуру популяции, вызывают мощные компенсаторные процессы, в том числе на генетическом уровне.

**Ключевые слова:** чужеродные виды, инвазия, адаптация, быстрая эволюция, генетические системы.

## Введение

Обычно в ходе изучения биологических инвазий основное внимание исследователей привлекает сам инвазионный вид, нередко обращают внимание также на изменения, которые происходят в экосистемах под влиянием вселенца. Однако появление в сложившейся экосистеме нового вида всегда вызывает ответ аборигенных членов сообщества. Этот ответ может задержаться, он

может быть неадаптивным, однако довольно часто возникает ситуация, когда реакция аборигенов сдерживает размножение вселенца, инвазионный вид находит себе ограниченную экологическую нишу и постепенно становится обычным компонентом экосистемы. Изучение механизмов нейтрализации вселенцев важно не только с практической точки зрения – это еще и важная теоретическая проблема экологии.

Кроме того, реакция аборигенных видов на вселение чужеродного – интереснейший пример эволюционного процесса, протекающего зачастую очень быстро, на глазах исследователей. В настоящее время биологические инвазии происходят достаточно часто, но лишь немногие из них описаны в современной литературе в качестве факторов эволюции аборигенных видов [обзор: Strauss et al., 2006]. Более того, даже в этом случае, исследователи, как правило, сосредотачивают внимание только на каком-то одном проявлении реакции аборигенных видов, в то время как ответ зачастую бывает комплексным.

В своей работе мы рассмотрим изменение комплекса биологических, морфологических и генетических признаков популяции атлантического лосося *Salmo salar* L. р. Кереть (бассейн Белого моря, Республика Карелия, Россия) в ответ на вселение опасного паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg. Настоящая работа обобщает результаты ряда предыдущих исследований.

### **Инвазия паразита *Gyrodactylus salaris***

Моногенетический сосальщик *G. salaris* паразитирует, как правило, на молоди атлантического лосося. Исходно он встречался только в бассейне Балтийского моря [обзоры: Malmberg, 1993; Kudersky et al., 2003] – широкому распространению паразита препятствовала его чувствительность к повышенной солености воды.

Однако в настоящее время *G. salaris* быстро распространяется по северу Европы из-за того, что при проведении рыбоводных работ не всегда удается осуществить адекватные меры безопасности. Вместе с искусственно выращенной молодь атлантического лосося из Швеции около 1975 г. он попал в реки Норвегии [обзор: Johnsen, Jensen, 2003], в результате чего погибли или оказались на грани гибели десятки природных популяций.

Особую роль в распространении *G. salaris* играет радужная форель (*Parasalmo mykiss*; в зарубежной

литературе последних лет этот вид относят к роду *Oncorhynchus*), которая не погибает при заражении этим паразитом, но становится его носителем. Видимо, именно вместе с ней паразит попал в Данию и Германию [обзор: Peeler et al., 2006]. Встречается он на радужной форели и в рыбоводных хозяйствах Финляндии [Keranen et al., 1992], Польши и Македонии [Ziętara et al., 2010].

В 1992 г. *G. salaris* был обнаружен в России, в карельской р. Кереть. В последующие годы молодь атлантического лосося (семги) этой реки исследовали на предмет заражения *G. salaris* практически ежегодно, причем за весь период систематических наблюдений паразит не был зарегистрирован только в 2004 г. (с 2005 г. он снова выявлен в Керети) [Иешко и др., 2008; данные авторов].

*G. salaris* проник в Кереть, видимо, в результате того, что молодь от производителей этой реки некоторое время подращивали на Петрозаводском рыбоводном заводе в бассейне Онежского озера (где *G. salaris* встречается регулярно), а затем, в 1989 г., выпустили в родную реку [Артамонова, Махров, 2005].

Недавно *G. salaris* выявлен в еще одной карельской реке – в р. Писта, расположенной в верховьях Кеми [Шульман и др., 2007]. Существует вероятность, что паразит попал в Писту с молодь атлантического лосося, перевезенной из бассейна Балтики финскими рыбоводами, однако генетические исследования *G. salaris* дают основания считать, что он перешел на лосося с радужной форели, выращиваемой в бассейне этой реки на территории Финляндии [Meinila et al., 2004]. К сожалению, в последние годы, вследствие массовых закупок посадочного материала радужной форели в Финляндии, паразит проник во многие водоемы Карелии, в том числе в Сегозеро, находящееся в бассейне Белого моря [Евсеева, 2009; Евсеева и др., 2009].

### Динамика численности атлантического лосося р. Кереть

С 1967 г. популяция р. Кереть частично поддерживается путем искусственного воспроизводства молоди на Выгском и Кемском рыбоводных заводах. Производителей для заводов (как диких, так и заводского происхождения) ежегодно отлавливают при помощи рыбоучетного заграждения (РУЗ) в 1 км от устья реки (обычно не менее 100 особей). В период, когда рыбоводные работы только начинались, в Кереть иногда выпускали молодь, полученную от производителей других рек, однако уже более трех десятилетий сюда вселяют только потомков производителей керетской популяции [Артамонова, Махров, 2005].

Учет численности атлантического лосося в Керети ведется с 1969 г. Максимальная учетная численность производителей (1983 г.) составляла 4660 экземпляров. До 1991 г. только однажды на РУЗе было учтено менее тысячи рыб [Щуров, 1998]. С 1991 г. популяция атлантического лосося в реке значительно сократилась. Начиная с этого года, в Кереть заходит, как правило, не более одной тысячи производителей, причем подавляющее большинство среди них составляют рыбы заводского происхождения [данные Выгского рыбоводного завода].

После 1991 г. в Керети также резко (в десятки раз) упала плотность дикой молоди атлантического лосося, и она остается низкой до настоящего времени, хотя в годы с низкой зараженностью *G. salaris* отмечен некоторый рост численности молоди [Иешко и др., 2008; Махров и др., 2009].

Отметим, что столь же значительное падение численности атлантического лосося зарегистрировано и в 45 реках Норвегии, куда попал паразит. По стране в целом эта инвазия привела к снижению вылова лосося на 15 % [обзоры: Johnsen, Jensen, 2003; Peeler et al., 2006].

### Генетическая основа чувствительности атлантического лосося к *G. salaris*

Один из главных вопросов, вставших в ходе исследования инвазии паразита – причины повышенной чувствительности норвежских и беломорских популяций атлантического лосося к *G. salaris*. Хотя в ходе исследования была установлена несомненная связь вспышек численности паразита с понижением температуры воды, оказалось, что главную роль при заражении играют генетические особенности популяций.

Экспериментально показано, что атлантический лосось бассейна Балтики устойчив к заражению *G. salaris*, в отличие от популяций других регионов – Норвегии, Шотландии, Дании, юго-западной Швеции [Bakke et al., 1990; 2004; Jansen et al., 1991; Bakke, MacKenzie, 1993; Malmberg, 1993; Rintamaki-Kinnunen, Valtonen, 1996; Cable et al., 2000; Dalgaard et al., 2003, 2004; Karlsson et al., 2003; Lindenstrom et al., 2006; Olstad et al., 2007].

Мы сравнили чувствительность к заражению *G. salaris* сеголеток атлантического лосося из рек Кереть и Шуя (приток Онежского озера, бассейн Балтийского моря), выращенных в идентичных условиях. Эксперимент показал, что популяция атлантического лосося р. Кереть, как и большинство других популяций, расположенных вне Балтийского бассейна, гораздо более чувствительна к заражению этим паразитом [Хаймина и др., 2009].

### Отбор на устойчивость к паразиту

Сравнение методом ПЦР-ПДРФ анализа выборок дикой молоди атлантического лосося, собранных в разные годы в р. Кереть, показало, что с течением времени в них растет частота «балтийского» гаплотипа митохондриальной ДНК DBBAAV (порядок рестриктаз: *HaeIII*, *DraI*, *AvaII*, *HinfI*, *RsaI*). Различия в частотах гаплотипов между исследованными выборками высоко значимо ( $p < 0.001$ ),

причем аналогичная тенденция наблюдается и при сравнении выборок заводской молодежи разных лет генерации ( $p < 0.001$ ) [Артамонова и др., 2008].

Особенно показательные результаты были получены при анализе выборок диких рыб генерации 2002 г., собранных в 2003, 2004 и 2005 гг. на Морском пороге в возрасте 0+, 1+ и 2+ соответственно. В 2003 и 2005 гг. здесь было зарегистрировано заражение части особей *G. salaris*. Оказалось, что у рыб 2002 г. генерации с этого порога с течением времени значимо ( $p < 0.001$ ) увеличивалась доля особей, которые были носителями гаплотипа DBBAB [Артамонова и др., 2008], что можно объяснить только более высокой устойчивостью носителей гаплотипа DBBAB к заражению *G. salaris* по сравнению с носителями других гаплотипов. В результате избирательной смертности рыб, то есть отбора в пользу носителей гаплотипа DBBAB, частоты этого гаплотипа у молодежи, обитающей в реке, быстро растут с возрастом.

Избирательная смертность молодежи в реке и отсутствие таковой в условиях рыбоводного завода ведет к тому, что рост частоты этого гаплотипа в группах заводской молодежи последовательных генераций происходит с запозданием. Это запоздание имеет место потому, что дикие особи, прошедшие отбор, возвращаются на нерест, созревают и могут быть использованы в качестве производителей при рыбоводных работах только спустя несколько лет.

Наши выводы о ведущей роли митохондриального генома в обеспечении устойчивости атлантического лосося к *G. salaris* косвенным образом подтверждает и анализ данных по разнообразию митохондриальной ДНК (мтДНК) атлантического лосося, приведенных в ряде работ [Verspoor et al., 1999; Nilsson et al., 2001; Asplund et al., 2004; Makhrov et al., 2005]: устойчивость популяции к паразиту коррелирует, как оказалось, с преобладанием в ней гаплотипа DBBAB.

Разумеется, результаты наших исследований ни в коей мере не опровергают сообщений об участии ядерных генов в обеспечении устойчивости рыб к *G. salaris*, которых становится все больше. Так, показана разная устойчивость потомков от скрещивания самок лосося из норвежской реки Imsa с самцами той же популяции и самцами из Невы [Jansen et al., 1991], а поскольку мтДНК передается только по материнской линии, участие ядерных генов в обеспечении устойчивости к паразиту в данном случае сомнений не вызывает. Еще один пример – популяции рек Нева и Morrum (Швеция), которые близки по частотам гаплотипов мтДНК [Nilsson et al., 2001], но несколько различаются по устойчивости к *G. salaris* [Dalgaard et al., 2004].

В недавних работах имеются даже указания на конкретные ядерные гены, способствующие такой устойчивости, или на локусы, сцепленные с ними [Gilbey et al., 2006; Lindenstrom et al., 2006; Matejusova et al., 2006; Collins et al., 2007]. В то же время, ни в одной из этих работ, в отличие от наших исследований по мтДНК, не наблюдалось отбора по ядерным локусам.

### **Гибридизация атлантического лосося и кумжи**

Значительную роль генов, локализованных в мтДНК, в обеспечении устойчивости к *G. salaris* убедительно подтверждают также опыты по заражению этим паразитом гибридов атлантического лосося и близкого вида – кумжи (*Salmo trutta* L.), которая гораздо менее чувствительна к гиродактилезу. Оказалось, что устойчивость гибридов к заражению в значительной степени зависит от видовой принадлежности матери: потомки самок кумжи более устойчивы к заражению, чем потомки самок атлантического лосося из норвежской реки Alta [Bakke et al., 1999].

Таким образом, не удивительно, что в норвежских популяциях атлантического лосося, где балтийские гаплотипы мтДНК практически отсутствуют [Verspoor et al., 1999; Asplund et al., 2004], отбор на устойчивость к *G. salaris* пошел в ином направлении. В этих популяциях стала расти доля гибридов атлантического лосося и кумжи, причем у большинства обнаруженных гибридов матерью была именно кумжа. В норвежских реках были обнаружены даже триплоидные гибриды атлантического лосося и кумжи, способные, видимо, размножаться путем гиногенеза. Анализ их мтДНК показал, что они также ведут свое происхождение от самок кумжи [Johnsen et al., 2005].

В Керети гибриды атлантического лосося и кумжи были отмечены только в одной выборке – собранной на одном из порогов в 1995 г. [Махров и др., 1998]. На Кемском и Выгском рыбозаводах гибриды этих видов никогда не обнаруживались [Махров и др., 2004; неопубл. данные].

#### **Дрейф генов в популяции р. Кереть**

Резкое падение численности популяции атлантического лосося в Керети имело еще одно следствие для генофонда. Судя по характеру распределения аллозимных маркеров в группах рыб, на ряде порогов в отдельные годы происходил нерест только одной пары производителей. Как следствие низкой численности нерестового стада, выборки молоди, собранные на одном и том же пороге в разные годы, порой значительно различались по частотам встречаемости аллелей некоторых генов, хотя для популяции в целом частоты аллелей генов оставались достаточно стабильными. Это свидетельствует о дрейфе генов (который пока еще остается скомпенсированным для популяции в целом) и отсутствии в настоящее время субпопуляций, приуроченных к отдельным порогам Керети [Артамонова и др., 2005].

Заводские рыбы, в отличие от диких, происходят от достаточно большого числа производителей, и в выборках, собранных на рыбозаводах, дрейфа генов не отмечено. Однако в искусственных условиях выращивания у атлантического лосося идет неконтролируемый отбор по ряду генов, кодирующих белки. Поскольку заводские рыбы играют очень существенную роль в поддержании численности популяции Керети, отбор на рыбозаводах уже начинает оказывать влияние и на частоты аллелей всей популяции [Артамонова и др., 2005; Artamonova et al., 2010].

Таким образом, популяция атлантического лосося Керети в целом дрейфу генов не подвержена, но в ней идут медленные процессы изменения генофонда из-за адаптации отдельных групп особей к искусственным условиям обитания, в которых они пребывают вплоть до периода смолтификации. В то же время, наши предварительные данные позволяют предположить, что дрейф генов может влиять на популяцию атлантического лосося р. Писта, которая искусственно не поддерживается.

#### **Гетероплазмия**

При изучении разнообразия мтДНК у одной рыбы заводского происхождения, выловленной в Керети, выявлена гетероплазмия (она сочетает гаплотипы DBBAB и DBBBB) [Артамонова и др., 2008]. Выявление гетероплазмии в этой популяции может быть показателем усиления мутационного процесса – ранее гетероплазмия у атлантического лосося не наблюдали [Артамонова, 2007].

Пока мы не можем сказать однозначно, является ли гетероплазмия следствием точечной мутации в ДНК одной из митохондрий или же она возникла в результате переноса в икринку отцовской митохондрии со сперматозоидом. К тому же, поскольку особь – носительница гетероплазмии – имела заводское происхождение, нельзя

полностью исключить, что решающую роль в возникновении гетероплазмии сыграл не контакт с *G. salaris*, а процесс искусственного осеменения икры, хотя ранее подобных фактов при искусственном разведении атлантического лосося не отмечали.

Возможно, в популяции Керети происходят и другие мутации, но специального изучения мутагенеза мы не проводили. Нет таких данных и в других отечественных и зарубежных исследованиях.

#### **Флуктуирующая асимметрия молодежи атлантического лосося**

Флуктуирующая асимметрия (ФА) – это ненаправленные отклонения от полной, обычно билатеральной симметрии, вызванное нарушением стабильности развития [Захаров, 1987].

В большинстве изученных популяций лососевых рыб ФА искусственно выращенной молодежи оказывается выше, чем ФА дикой молодежи, что обычно связывают с пониженным давлением отбора против асимметричных особей в искусственных условиях и отклонением условий выращивания от оптимума [Казаков и др., 1989; Казаков, 1990; Vollestad, Hindar, 1997; Moran et al., 1997; Sánchez-Galán et al., 1998; Романов, 2001]. Однако популяция Керети является исключением – ФА морфометрических признаков костей дикой молодежи здесь значимо выше, чем ФА этих признаков у молодежи, выращиваемой на рыбноводном заводе [Yurtseva et al., 2010].

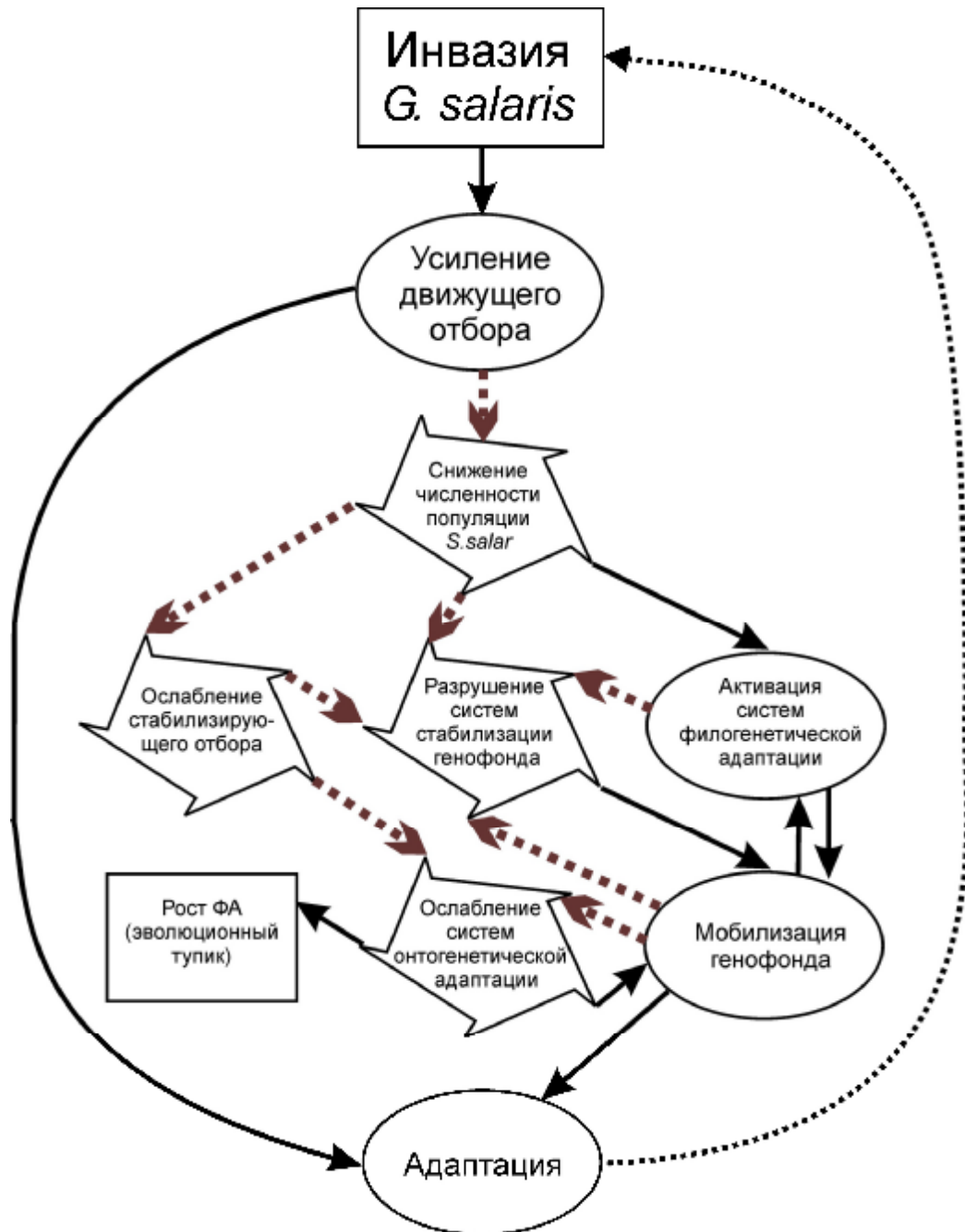
В цитируемой выше работе мы предположили, что причиной повышенной ФА дикой молодежи Керети могло стать непосредственное влияние паразита, а также инбридинг. Однако более детальный анализ ситуации заставляет предполагать, что это не

единственные факторы, вызывающие понижение стабильности развития у рыб в естественных условиях. Дело в том, что влияние паразитизма и инбридинга является, скорее всего, довольно слабым. Хотя на некоторых порогах вся дикая молодежь оказывалась потомками только одной пары производителей, эти производители, скорее всего, не были родственны друг другу, поскольку в естественном нересте участвуют не только малочисленные потомки диких рыб, но и достаточно многочисленные рыбы заводского происхождения. Что касается влияния паразита, то значительная доля изученных рыб не была заражена *G. salaris*.

Возможно, более значимым фактором роста ФА у дикой молодежи атлантического лосося Керети является общее снижение коадаптации в процессе серьезных генетических преобразований популяции. Тому может быть целый ряд причин – и направленный отбор популяции к устойчивости к паразиту, и гибридизация с кумжей, и снижение стабилизирующего отбора из-за ослабления внутривидовой конкуренции.

#### **Состояние генетических систем в эволюционирующей популяции**

Для выявления взаимосвязи процессов, происходящих в настоящее время в популяции атлантического лосося Керети, мы используем представление о трех группах генетических систем: систем филогенетической адаптации, систем онтогенетической адаптации [Жученко, 2004] и систем стабилизации генофонда [Артамонова, Махров, 2008]. Падение численности популяции запускает процесс перестройки всех трех групп генетических систем (рис.).



**Рис.** Генетические процессы в популяции атлантического лосося р. Кереть (не показаны процессы, идущие в искусственных условиях обитания [Artamonova et al., 2010]). Пунктирные стрелки обозначают подавление, сплошные – активацию.

В первую очередь, падение численности резко ослабляет системы стабилизации генофонда. При этом ослабление систем репродуктивной изоляции ведет к межвидовой гибридизации, разрушение популяционных систем усиливает обмен генов между субпопуляциями, ослабление систем репарации вызывает рост числа мутаций, разрушение систем скрещивания усиливает дрейф генов, а

разрушенные в результате всех этих событий системы сбалансированного полиморфизма больше не тормозят движущий отбор.

С другой стороны, снижение численности популяции активирует систему филогенетической адаптации, включающую систему рекомбинации, а также, по-видимому, систему белков теплового шока, систему мобильных генетических элементов и некоторые

другие системы, способствующие увеличению внутривидового разнообразия как на морфологическом, так и на генетическом уровне. Мы не исследовали данные системы непосредственно, однако из литературы известно, что межвидовая и внутривидовая гибридизация ведут к усилению генетической рекомбинации и росту числа транспозиций мобильных генетических элементов [обзор: Fontdevila, 1992].

При снижении численности популяции интенсивность стабилизирующего отбора падает из-за отсутствия внутривидовой конкуренции. У выживших носителей менее сбалансированных генотипов хуже функционируют системы онтогенетической адаптации. Однако при этом некоторые из генотипов, не элиминированных стабилизирующим отбором, могут быть поддержаны движущим отбором и впоследствии распространиться в популяции.

Таким образом, изменение всех трех групп генетических систем, вызванное падением численности популяций, ведет к мобилизации резервов генетического разнообразия вида [Гершензон, 1941; Шмальгаузен, 1968]. При достаточных резервах, заложенных в генофонде вида и данной конкретной популяции, такая мобилизация дает материал для отбора, который приводит, в конечном счете, к тому, что популяция адаптируется к фактору, выведшему ее из равновесия.

### Заключение

Результаты, полученные в настоящей работе, дают все основания считать, что популяция ни в коей мере не является объектом, реагирующим на изменения окружающей среды только пассивно (к сожалению, возможность «активного» ответа популяции не отражена даже в таком авторитетном руководстве, как работа Ли [1978]). Благодаря наличию генетических систем она представляет собой систему с отрицательной обратной связью –

процессы, нарушающие равновесие в популяции, вызывают мощные компенсаторные процессы, в том числе на генетическом уровне. Если генетический потенциал популяции оказывается достаточным, ее генофонд довольно быстро перестраивается, в результате чего популяция переходит в новое равновесное состояние, отличное от предыдущего.

### Благодарности

Выполнение многолетних мониторинговых работ на р. Кереть было бы невозможно без помощи сотрудников Карелрыбвода; авторы особенно признательны В.Е. Гилеппу, О.В. Ефимовой, Н.П. Ивановой, В.В. Игнатенко, И.Я. Крамаренко, Н.И. Лапочкиной, В.А. Мовчану, Т.А. Нечаевой, А.С. Резанову. Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Генофонды и генетическое разнообразие») и грантом РФФИ № 11-04-00697-а.

### Литература

- Артамонова В.С. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.). II. Анализ последовательностей ДНК // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 437–450. (Artamonova V.S. 2007. Genetic markers in population studies of Atlantic salmon *Salmo salar* L.: analysis of DNA sequences // Russian Journal of Genetics. V. 43. P. 341–353.)
- 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: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2005. С. 144–157.
- Артамонова В.С., Махров А.А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической



- эволюции: труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007, г. Москва. М., 2008. С. 381–403.
- Артамонова В.С., Махров А.А., Холод О.Н. Неконтролируемый отбор в маточных стадах семги (*Salmo salar* L.) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2005. С. 3–12. (<http://www.krc.karelia.ru/publ.php?plang=r&id=1426>)
- Артамонова В.С., Хаймина О.В., Махров А.А., Широков В.А., Шульман Б.С., Щуров И.Л. Эволюционные последствия вселения паразита (на примере атлантического лосося, *Salmo salar* L.) // Доклады Академии Наук. 2008. Т. 423. № 2. С. 275–278. (Artamonova V.S., Khaimina O.V., Makhrov A.A., Shirokov V.A., Shulman B.S., Shurov I.L. Evolutionary consequences of parasite invasion: A case study of Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Doklady Biological Sciences. 2008. V. 423. P. 412–415.
- Гершензон С.М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 85–107.
- Евсеева Н.В. Распространение моногены *Gyrodactylus salaris* в садковой аквакультуре Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII междунар. конф. 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск, 2009. С. 206–209.
- Евсеева Н.В., Барская Ю.Ю., Лебедева Д.И. Первый случай гиродактилеза радужной форели в аквакультуре Карелии // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2009. Вып. 338. С. 71–76.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика): В 2 т. М.: ООО «Издательство Агрорус», 2004. 690 с. (1 т.), 466 с. (2 т.).
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 215 с.
- Иешко Е.П., Шульман Б.С., Щуров И.Л., Барская Ю.Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 6. С. 486–496.
- Казаков Р.В. Искусственное формирование популяций проходных лососевых рыб. М.: Агропромиздат, 1990. 239 с.
- Казаков Р.В., Ляшенко А.Н., Титов С.Ф. Использование показателей флуктуирующей асимметрии для контроля за эколого-генетическим состоянием популяций атлантического лосося и кумжи // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 169–178.
- Ли Ч.Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 556 с.
- Махров А.А., Артамонова В.С., Христофоров О.Л., Мурза И.Г., Алтухов Ю.П. Гибридизация атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*S. trutta* L.) при искусственном воспроизводстве // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1523–1529. (Makhrov A.A., Artamonova V.S., Christoforov O.L., Murza I.G., Altukhov Yu. P. Hybridization between Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *S. trutta* L. upon artificial propagation // Russian Journal of Genetics. 2004. V. 40. No. 11. P. 1258–1263.)
- Махров А.А., Иешко Е.П., Щуров И.Л., Барская Ю.Ю., Лебедева Д.И., Новохацкая О.В., Широков В.А. Оценка состояния популяций европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*) Северной Карелии с использованием данных о численности и зараженности рыб-хозяев // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 12. С. 1425–1432. (Makhrov A.A., Ieshko E.P., Shchurov I.L., Shirokov V.A. Distribution of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Republic of Karelia (north-western Russia) // Toxicological and Environmental Chemistry. 2010. (in press)

- Махров А.А., Кузицин 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. (Makhrov A.A., Kuzishchin K.V., Novikov G.G. Natural Hybrids of *Salmo salar* with *Salmo trutta* in the Rivers of the White Sea Basin // Journal of Ichthyology. 1998. V. 38. P. 61–66.)
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 1. С. 328–335.
- Хаймина О.В., Шульман Б.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Махров А.А., Игнатенко В.В., Артамонова В.С. Различие в устойчивости к паразиту *Gyrodactylus salaris* атлантического лосося (*Salmo salar*) двух популяций бассейнов Белого и Балтийского морей // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2009. Вып. 338. С. 205–209.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шульман Б.С., Щуров И.Л., Широков В.А., Гайда Р.В. Паразитофауна молоди пресноводного лосося (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) реки Писта (бассейн Белого моря) // Паразитология. 2007. Т. 41. № 1. С. 72–77.
- Щуров И.Л. Атлантический лосось реки Керети (естественное и искусственное воспроизводство) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 51–63.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Popova E.K. Unintentional Selection in Captive Broodstocks Intended for Restoring Natural Populations: Description of the Phenomenon and a Novel Method of Controlling It // Stream Restoration: Halting Disturbances, Assisted Recovery and Managed Recovery / Eds. G.D. Hayes and T.S. Flores. Hauppauge NY: Nova Science Publishers, Inc. 2010. (in press).
- Asplund T., Veselov A., Primmer C.R. et al. Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // Annales Zoologici Fennici. 2004. V. 41. P. 465–475.
- Bakke T.A., Jansen P.A., Hansen L.P. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Journal of Fish Biology. 1990. V. 37. P. 577–587.
- Bakke T.A., Harris P.D., Hansen H., Cable J., Hansen L.P. Susceptibility of Baltic and East Atlantic salmon *Salmo salar* stocks to *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) // Diseases of Aquatic Organisms. 2004. V. 58. P. 171–177.
- Bakke T.A., MacKenzie K. Comparative susceptibility of native Scottish and Norwegian stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., to *Gyrodactylus salaris* Malmberg: Laboratory experiments // Fisheries Research. 1993. V. 17. P. 69–85.
- Bakke T.A., Soleng A., Harris P.D. The susceptibility of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) x brown trout (*Salmo trutta* L.) hybrids to *Gyrodactylus salaris* Malmberg and *Gyrodactylus derjavini* Mikailov // Parasitology. 1999. V. 199. P. 467–481.
- Cable J., Harris P.D., Bakke T.A. Population growth of *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) on Norwegian and Baltic Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains // Parasitology, 2000. V. 121. P. 621–629.
- Collins C.M., Olstad K., Sterud E. et al. Isolation of a FIP2-like gene from Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), found up-regulated following infection with the monogenean parasite *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Fish and Shellfish Immunology. 2007. V. 22. P. 282–288.
- Dalgaard M.B., Larsen T.B., Jorndrup S., Buchmann K. Differing resistance of Atlantic salmon strains and rainbow trout to *Gyrodactylus salaris* infection // Journal of Aquatic Animal Health. 2004. V. 16. P. 109–115.
- Dalgaard M.B., Nielsen C.V., Buchmann K. Comparative susceptibility of two races

- of *Salmo salar* (Baltic Lule river and Atlantic Conon river strains) to infection with *Gyrodactylus salaris* // Diseases of Aquatic Organisms. 2003. V. 53. P. 173–176.
- Fontdevila A. Genetic instability and rapid speciation: are they coupled? // Genetica. 1992. V. 86. P. 247–258.
- Gilbey J., Verspoor E., Mo T.A., et al. Identification of genetic markers associated with *Gyrodactylus salaris* resistance in Atlantic salmon *Salmo salar* // Diseases of Aquatic Organisms. 2006. V. 71. P. 119–129.
- Jansen P.A., Bakke T.A., Hansen L.P. Resistance to *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea) in *Salmo salar*: a genetic component // Bulletin of the Scandinavian society for parasitology. 1991. V. 1. P. 50.
- Johnsen B.O., Hindar K., Balstad T., Hvidsten N.A., Jensen A.J., Jensas J.G., Syversveen M., Ostborg G. Atlantic salmon and *Gyrodactylus* in the river Vefsna and Driva // NINA rapport. 2005. V. 34. 33 p. (English Abstract).
- Johnsen B.O., Jensen A.J. *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // Atlantic salmon: biology, conservation and restoration. Petrozavodsk: Institute of Biology KRC RAS. 2003. P. 38–44.
- Karlsson L., Kollberg S., Olstad K., Mo T.A. Kanslighet hos lax fran Enningdalsalven, Gullspangsalven, Rolfsan och Drammenselva for parasiten *Gyrodactylus salaris* i laboratorieforsok. Rapport till Fiskeriverket och lansstyrelsen I Halland, 2003-01-16, 2003. P. 1–32.
- Keranen A.-L., Koski P., Kulonen K. et al. Occurrence of infectious fish diseases in fish farms in Northern Finland // Acta. Vet. Scand. 1992. V. 33. P. 161–167.
- Kudersky L.A., Ieshko E., Shulman B. Distribution range formation history of the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 – a parasite of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758 // Atlantic salmon: biology, conservation and restoration. Petrozavodsk: Institute of Biology KRC RAS. 2003. P. 77–83.
- Lindenstrom T., Sigh J., Dalgaard M.B., Buchmann K. Skin expression of IL-1b in East Atlantic salmon, *Salmo salar* L., highly susceptible to *Gyrodactylus salaris* infection is enhanced compared to a low susceptibility Baltic stock // Journal of Fish Diseases. 2006. V. 29. P. 123–128.
- Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // Journal of Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 68–79.
- Malmberg G. Gyrodactylidae and gyrodactylosis of Salmonidae // Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture. 1993. V. 328. P. 5–46.
- Matejusova I., Felix B., Sorsa-Leslie T. et al. Gene expression profiles of some immune relevant genes from skin of susceptible and responding Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) infected with *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) revealed by suppressive subtractive hybridization // International Journal of Parasitology. 2006. V. 36. P. 1175–1183.
- Meinila M., Kuusela J., Zietara M.S., Lumme J. Initial steps of speciation by geographic isolation and host switch in salmonid pathogen *Gyrodactylus salaris* (Monogenea: Gyrodactylidae) // International Journal of Parasitology. 2004. V. 34. P. 515–526.
- Moran P., Izquierdo J.I., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E. Fluctuating asymmetry and isozyme variation in Atlantic salmon: relation to age of wild and hatchery fish // Transactions of the American Fisheries Society. 1997. V. 126. P. 194–199.
- Nilsson J., Gross R., Asplund T. et al. Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // Molecular Ecology. 2001. V. 10. P. 89–102.
- Olstad K., Robertsen G., Bachmann L., Bakke T.A. Variation in host preference within *Gyrodactylus salaris* (Monogenea): an experimental approach // Parasitology. 2007. V. 134. P. 589–597.

- Peeler E., Thrush M., Paisley L., Rodgers C. An assessment of the risk of spreading the fish parasite *Gyrodactylus salaris* to uninfected territories in the European Union with the movement of live Atlantic salmon (*Salmo salar*) from coastal waters // *Aquaculture*. 2006. V. 258. P. 187–197.
- Rintamaki-Kinnunen P., Valtonen E.T. Finnish salmon resistant to *Gyrodactylus salaris*: a long-term study at fish farms // *International Journal of Parasitology*. 1996. V. 26. P. 723–732.
- Sánchez-Galán S., Linde A.R., Izquierdo J.I., Garcia-Vazquez E. Micronuclei and fluctuating asymmetry in brown trout (*Salmo trutta*): complementary methods to biomonitor freshwater ecosystems // *Mutation research*. 1998. V. 412. P. 219–225.
- Strauss S.Y., Lau J.A., Carroll S.P. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. P. 357–374.
- Verspoor E., McCarthy E.M., Knox D., Bourke E.A., Cross T.F. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16sRNA region of the mtDNA // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1999. V. 68. P. 129–146.
- Vøllestad L.A., Hindar K. Developmental stability and environmental stress in *Salmo salar* (Atlantic salmon) // *Heredity*. 1997. V. 78. P. 215–222.
- Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia // *Journal of Applied Ichthyology*. 2010. V. 26. P. 307–314.
- Ziętara M.S., Rokicka M., Stojanovski S., Lumme J. Introgression of distant mitochondria into the genome of *Gyrodactylus salaris*: Nuclear and mitochondrial markers are necessary to identify parasite strains // *Acta Parasitologica*. 2010. V. 55. No. 1. P. 20–28.

# RESPONSE OF THE ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) POPULATION OF THE KERET' RIVER ON THE INVASION OF PARASITE *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG

© 2011 Artamonova V.A.<sup>1</sup>, Makhrov A.A.<sup>1</sup>, Shulman B.S.<sup>2</sup>,  
Khaimina O.V.<sup>3</sup>, Lajus D.L.<sup>4</sup>, Yurtseva A.O.<sup>4</sup>,  
Shirokov V.A.<sup>5</sup>, Shurov I.L.<sup>5</sup>

<sup>1</sup> A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russia, [valar99@mail.ru](mailto:valar99@mail.ru), [makhrov12@mail.ru](mailto:makhrov12@mail.ru)

<sup>2</sup> Zoological Institute RAS, Russia, [shulman\\_vermes@zin.ru](mailto:shulman_vermes@zin.ru)

<sup>3</sup> Russian State Hydrometeorological University, Russia, [khaimina@rshu.ru](mailto:khaimina@rshu.ru)

<sup>4</sup> St. Petersburg State University, Russia, [ayurtseva@mail.ru](mailto:ayurtseva@mail.ru), [dlajus@yahoo.com](mailto:dlajus@yahoo.com)

<sup>5</sup> Northern Research Institute of Fisheries, Russia, [shurov@research.karelia.ru](mailto:shurov@research.karelia.ru),  
[shirokov@research.karelia.ru](mailto:shirokov@research.karelia.ru)

Since 1992, most juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* from the Keret' River (White Sea basin) have been infected with the dangerous parasite *G. salaris* almost every year. Decreasing the population size, *G. salaris* affected salmon gene pool. Wild juveniles from the Keret', in contrast to juveniles from other rivers, were found to have a higher fluctuating asymmetry of skull bones in comparison with cultivated juveniles. Hybrids between the Atlantic salmon and brown trout (*S. trutta*) were found in the river. Based on analysis of the patterns of allozyme marker distribution, one may conclude there were rapids where only one pair of Atlantic salmon spawned in some years. At the same time, we have found an increase in frequency of one haplotype of mitochondrial DNA. The response has likely an adaptive character.

**Key words:** alien species, invasion, adaptation, rapid evolution, genetic systems.