

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ БОРЬБЫ С ЧУЖЕРОДНЫМИ ВИДАМИ

© 2014 Махров А.А.<sup>1</sup>, Карабанов Д.П.<sup>2</sup>, Кодухова Ю.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва 119071, e-mail: [makhrov12@mail.ru](mailto:makhrov12@mail.ru)

<sup>2</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Борок 152742, e-mail: [dk@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:dk@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 7.09.2013

Управление численностью чужеродных видов является сложной, но важной задачей в комплексе мер по сохранению биологического разнообразия природных экосистем из-за значительного потенциального экономического и экологического ущерба от вселенцев. В работе рассматриваются методы профилактики образования популяций чужеродных видов в природе (стерилизация, выращивание однополых и условно-стерильных особей) и борьбы с уже возникшими популяциями этих видов («троянские» гены, гибридизация с генетически отличающимися формами, изменение генофонда хозяев для борьбы с патогенами). Делается вывод, что генетические методы борьбы с чужеродными видами, несмотря на перспективность, из-за недостаточного внимания со стороны учёных, хозяйствующих и правительственных организаций развиваются медленно.

**Ключевые слова:** биологические инвазии, контроль численности, паразиты, патогены, гибридизация, стерилизация, пол, «троянские» гены.

### Введение

За последние полвека крайне актуальной стала проблема проникновения и натурализации живых организмов за пределы их исторических ареалов. Немалую роль в этом процессе играет деятельность человека. Постоянно усиливающееся антропогенное преобразование естественной среды в совокупности с глобальными геоклиматическими изменениями, резко активизировавшимися с последних десятилетий XX в., вызвали расширение ареалов многих видов растений и животных [Элтон, 1960; Дгебуадзе, 2002; Биологические инвазии ..., 2004; Invasive species: Detection..., 2009; и др.].

Человек не только проводит массовую акклиматизацию определённых растений и животных, но и вызывает случайные интродукции «попутных» видов (перенос дрейссены судами, случайные интродукции рыб при акклиматизации объектов

аквакультуры). Также вследствие деятельности человека изменяются условия среды, в результате чего создаются условия для увеличения ареала некоторых видов (пример – экспансия черноморско-каспийской тюльки после строительства каскада водохранилищ на Волге [Карабанов, 2013]). Также в последние годы интенсивно развивается индустрия получения трансгенных организмов, которые всё чаще попадают в природную среду [Houdebine, 2003; Дромашко и др., 2011].

Непредсказуемы экологические последствия и экономический эффект от натурализации чужеродных объектов флоры и фауны. Например, широкое распространение аквакультуры и успешная интродукция камчатского краба и горбуши в Северо-Западном регионе России, кефали в Каспийском и пиленгаса в Азовском морях имеет важное экономическое и социальное значение [Россия..., 1999]. Вместе

с тем, только на территории США экономический ущерб от 50 тысяч чужеродных видов животных и растений составляет более 120 млрд долларов в год, а более 40% нативных видов находятся под неблагоприятным воздействием интродуцентов [Pimentel et al., 2005]. Около половины рыб ихтиофауны Австралии связаны своим происхождением и изменением ареала с деятельностью человека, а ущерб от интродуцентов биоразнообразию и экономике этой страны не менее серьёзен, чем в США [Lintermans, 2004].

Менее изучен, но не менее серьёзен экономический урон от чужеродных видов, вредителей и сорняков в Европе и России [Виноградова и др., 2009]. Наиболее остро стоит вопрос предотвращения и борьбы с последствиями интродукции растений в сельском хозяйстве. Неконтролируемая гибридизация, конкуренция между вселенцем и нативным видом, привнесённые заболевания и паразитарные инфекции, отсутствие контроля над распространением инвазивных растений приводит не только к снижению производства сельскохозяйственной продукции, но и деградации и так обеднённых агроэкосистем [Holzmueller, Jose, 2009].

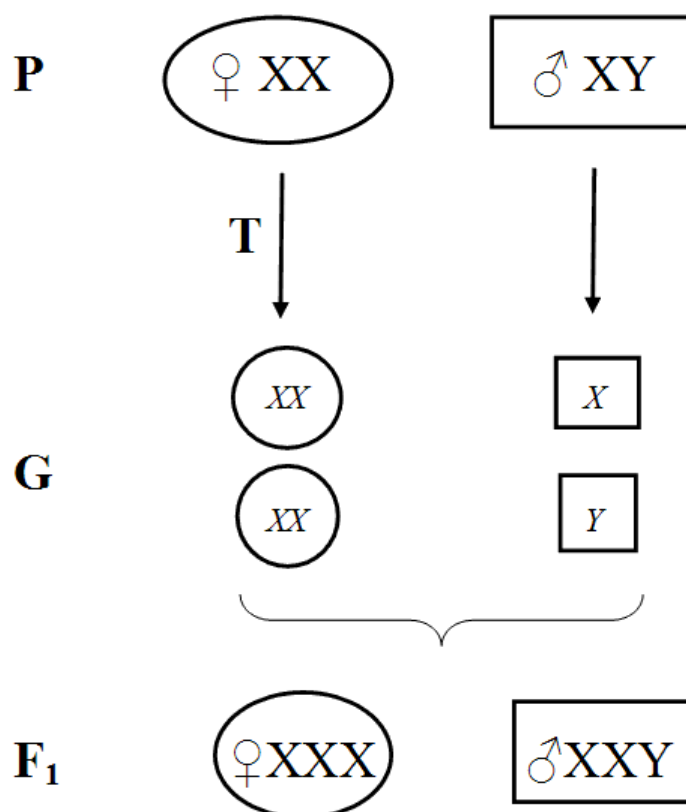
В 1992 г. в Рио-де-Жанейро была подписана международная Конвенция о биологическом разнообразии (КБР), ратифицированная Российской Федерацией в 1995 г. В соответствии с п.8(h) КБР страны-участники обязаны «предотвращать интродукции, контролировать или уничтожать те чужеродные виды, которые угрожают экосистемам, местам обитания или видам». В развитие этих решений на 6-й Конференции Сторон КБР (Решение VI/23, 2002, Гаага) утверждены «Руководящие принципы по предотвращению интродукций и уменьшению воздействий чужеродных видов, которые угрожают экосистемам, местообитаниям или видам». Не менее пристальное внимание к чужеродным

видом уделено в «Стратегическом плане 2011–2020» КБР (Решение X/2, 2010, Нагойя).

Для борьбы с чужеродными видами в настоящее время широко используются уничтожение ядами, вселение патогенных для инвайдера организмов или хищников, для чужеродных растений также – ручной или машинный сбор, выжигание, для животных – отлов [обзоры: Invasive alien species..., 2001; Invasive species management..., 2009; Saunders et al., 2010; Britton et al., 2011].

Хотя успехи в борьбе с чужеродными видами есть, перечисленные методы, как правило, обеспечивают истребление только изолированных популяций на небольшой территории. При попытках уничтожения крупных популяций обычно хотя бы несколько особей выживают, и численность чужеродного вида может довольно быстро восстановиться. Генетические особенности видов-инвайдеров обеспечивают им малую чувствительность к инбридингу и быструю адаптацию к изменению условий обитания [обзоры: Sax et al., 2007; Dlugosch, Parker, 2008; Орлова, 2011].

Поскольку человек пока проигрывает большинство сражений с инвайдерами, логичным кажется «учиться воевать у врага» и постараться использовать для борьбы с чужеродными видами генетические методы. Эти методы, хотя и перспективны, но недостаточно разработаны, а публикации, посвящённые данной проблеме, не систематизированы. В частности, вопрос о борьбе с чужеродными видами не рассматривается даже в весьма содержательном обзоре по практическим приложениям теории эволюции [Bull, Wichman, 2001] и в монографиях и обзорных статьях, посвящённых генетическим процессам в ходе биологических инвазий [The genetics..., 1965; Cox, 2004; Sax et al., 2007; Орлова, 2011].



**Рис. 1.** Схема получения триплоидных рыб. P – родительские особи, G – гаметы, F<sub>1</sub> – гибриды первого поколения. T – термошок, блокирует второе деление мейоза в икринке.

Задача нашей работы – восполнить имеющийся в литературе пробел, систематизировать и детально рассмотреть как уже применяющиеся, так и разрабатываемые в настоящее время генетические методы борьбы с чужеродными видами.

## 1. Профилактические методы

### 1.1. Стерилизация выпускаемых в природу организмов

Один из наиболее простых и эффективных методов стерилизации – триплоидизация (рис. 1). Технология массового получения триплоидов позволяет создавать организмы, которые можно без опасения выпускать в естественные водоёмы. Гонады триплоидных самок большинства видов рыб практически не развиваются, а гонады самцов-триплоидов имеют массу аномалий развития. Даже в случае успешного нереста потомство

триплоидных рыб, как правило, нежизнеспособно [обзоры: Гомельский, Грунина, 1988; Tiwary et al., 2004].

В отличие от высших позвоночных у рыб второе деление мейоза завершается вне организма самки [Кирпичников, 1987]. Для получения триплоидов шоковое воздействие на икринку происходит в тот момент, когда ядро сперматозоида ещё обособлено, а хромосомы ооцита не успели разойтись. Таким образом разрушается веретено деления и ядро икринки остаётся диплоидным. После слияния ядер половых клеток получается триплоидная зигота, из которой развиваются триплоидные мальки.

Для получения рыб-триплоидов применяют различные шоковые воздействия на икру рыб вскоре после оплодотворения. Для каждого конкретного вида вселенцев данные параметры должны подбираться

эмпирически. Также следует учитывать, что при использовании термошока даже на хорошо изученных лососёвых видах рыб, наблюдается значительный отход икры, а выход триплоидов в массе не превышает 80% [Гомельский, Грунина, 1988; Benfey, 2009]. Преимуществом получения триплоидов в массовых количествах служит простота работы и отсутствие сложного оборудования, что позволяет минимизировать расходы на данную деятельность.

Другим, более продуктивным методом, всё чаще используемым в аквакультуре, является метод шока путём повышения гидростатического давления [Piferrer et al., 2009]. По этой методике оплодотворённую икру помещают в барокамеру и после формирования веретена деления мейоза разрушают его путём резкого повышения давления. Время инкубации, величина давления и экспозиция подбираются для разных видов экспериментально. При применении этого метода отход икры и доля аберраций значительно меньше, чем при применении термошока, тогда как выход триплоидов при обоих способах примерно одинаков. Широкое применение метода гидростатического давления пока сдерживается дороговизной используемого специализированного оборудования, сложностью подбора условий и контроля работ. Вместе с тем, для целенаправленной борьбы с массовыми рыбами-вселенцами это один из наиболее перспективных и оправданных методов.

К сожалению, у большинства высших организмов триплоиды нежизнеспособны. Но у многих беспозвоночных триплоидов успешно получают [Dunham, 2011]. Триплоидные рыбы и беспозвоночные достаточно широко используются в мировой аквакультуре [Piferrer et al., 2009]; в России в настоящее время ведутся производственные эксперименты по получению триплоидных лососёвых рыб: радужной форели (*Parasalmo*

*mykiss*), кумжи (*Salmo trutta*) и их гибридов [Махров и др., 2011].

В последние годы интенсивно развиваются методы получения стерильных насекомых с помощью генетической инженерии (о некоторых из них будет сказано в разделе 1.3.) [обзор: Catteruccia et al., 2009]. Надо также отметить, что кроме генетических, имеются и ряд других методов стерилизации – в частности, с использованием ионизирующего излучения [обзор: Robinson, 2002].

Стерилизация позвоночных возможна с помощью иммунологических методов. В настоящее время с помощью генетической инженерии созданы организмы, синтезирующие белки, которые подавляют созревание млекопитающих. В частности, в Австралии таким путём получен вирус *Мухота*, при заражении стерилизующий самок кроликов. Правда, применение его в природе оказалось неэффективным, поскольку не заражённые вирусом самки увеличивали плодовитость и компенсировали ущерб для популяции. Однако работы в этом направлении продолжают [обзор: Parkes, Nygent, 2009].

### 1.2. Однополое потомство

У ряда групп организмов известны формы, представленные только самками. Представители таких форм чаще всего размножаются путём партеногенеза (без участия самцов) или гиногенеза (сперма самцов близкого вида используется только для активации яйцеклеток). У некоторых видов возможен андрогенез – развитие яйцеклетки с ядром, принесённым спермием [монографии: Гребельный, 2008; Avise, 2008].

Для некоторых насекомых разработаны методы искусственного партеногенеза и андрогенеза [Струнников, 1978], для ряда рыб – методы искусственного гиногенеза [Devlin, Nagahama, 2002], эти работы энергично продолжают и в настоящее время. Однако эти методы обычно

сложны технически и, поскольку обычно предусматривают шоковые (термические или химические) воздействия на яйцеклетки, ведут к повышенному отходу. Поэтому в последние годы для изменения пола используют обычно гормональное воздействие, проводимое на ранних этапах развития организма.

В отличие от высших позвоночных, генетический пол у рыб не очень жёстко соответствует фенотипическому, и под воздействием некоторых факторов среды пол может быть переопределён. Это означает, что у рыбы с генотипом самки (XX) могут развиваться молоки, а носитель генотипа самца (XY) может созреть как самка. Более того, не так уж редко у той же радужной форели встречаются особи-гермафродиты, у которых одна гонада развита как гонада самки, а другая – как гонада самца, а изредка даже часть гонады представляет собой ястык с икрой, а часть – молоку.

В экспериментах наиболее детально был разработан метод переопределения пола на ранних стадиях развития рыб путём гормонального воздействия – микродозы гормонов добавляют в корм личинкам или прямо в воду.

Обычно, из-за высокого спроса на икру, рыбоводы заинтересованы в увеличении доли самок в товарном стаде, поэтому для переопределения пола часто применяли женские половые гормоны – эстрогены, что позволяло сдвинуть соотношение полов в пользу самок у радужной форели и атлантического лосося (*Salmo salar*). Однако оказалось, что применение эстрогенов иногда заметно увеличивало не только долю самок, но и долю гермафродитов [обзор: Devlin, Nagahama, 2002], да к тому же прямое гормональное воздействие на рыб, предназначенных в пищу, крайне нежелательно из-за жёстких санитарных норм, предъявляемых к продуктам питания.

Обойти все эти трудности удалось, используя рыб с переопределённым полом не в качестве товара, а в качестве производителей. Переопределяя пол

генетических самок с помощью синтетических аналогов мужского полового гормона [Devlin, Nagahama, 2002] удаётся получать самцов с генотипом XX у атлантического лосося, кумжи и радужной форели. Такие самцы при скрещивании с обычными самками дают потомство, представленное только самками.

При гормональном воздействии аналогов мужских половых гормонов на личинок лососёвых соотношение полов всегда смещается в сторону самцов. При этом среди рыб могут появиться гермафродиты, а некоторая часть фенотипических самцов имеет гонады характерной округлой формы, без выводных протоков. Оказалось, что именно особи с необычными гонадами и есть генотипические самки. В потомстве большинства из них самцы отсутствовали [Devlin, Nagahama, 2002]. И хотя качество спермы у самцов с генотипом XX, как было показано для разных видов рыб, как правило хуже, чем у самцов с генотипом XY [Geffen, Evans, 2000; Fitzpatrick et al., 2005; Casselman et al., 2006], их использование оказалось экономически оправданным.

В рыбоводстве активно используются однополые атлантический лосось и радужная форель. Последняя форма выращивается в России, обычно из импортной икры; но получение однополой радужной форели осваивается и на ФГУП «Племенной форелеводческий завод Адлер».

У насекомых для получения однополых партий используется целый ряд генетических методов. Так, выведены линии с различием в окраске или с разной чувствительностью особей разных полов к температуре или химикатам [обзор: Robinson, 2002]. Выведена порода тутового шелкопряда, сбалансированная по двум неаллельным сцепленным с полом рецессивным леталем; самцы этой породы при скрещивании с самками других пород дают в потомстве только самцов [Струнников, 1978].

Разработанные в последние годы методы генетической инженерии позволили вводить в геном насекомых гены флуоресцентного белка вместе с промотором, обеспечивающим его экспрессию в семенниках; это позволяет отбирать самцов с помощью автоматического сортера [обзор: Parathanos et al., 2009].

Метод, предусматривающий использование однополых особей, имеет свои ограничения. Он не может предотвратить гибридизацию вселённого вида с родственными аборигенными, и неэффективен для организмов, способных размножаться вегетативно.

### **1.3. «Условно-стерильные» и «условно-жизнеспособные» особи**

Особую озабоченность у экологов вызывает возможность побегов из садков генетически модифицированных рыб. Для контроля за распространением трансгенных организмов было предложено включать в их геном дополнительный ген, блокирующий размножение или раннее развитие организма таким образом, чтобы блокировку можно было снять только искусственно, в условиях рыбоводного хозяйства.

С целью реализации этой программы была получена радужная форель, в геном которой был включён ген, кодирующий последовательность РНК, комплементарную информационной РНК гонадотропин-рилизинг гормона (то есть, искусственно синтезированный ген, кодирующий антисмысловую РНК). По замыслу исследователей, взаимодействие смысловой и антисмысловой РНК должно было приводить к отсутствию в клетках свободной РНК-матрицы для синтеза гонадотропин-рилизинг гормона, а при отсутствии данного гормона созревание рыб становится невозможным. Однако эксперимент показал, что наши знания, касающиеся процесса регуляции созревания у рыб пока ещё неполны. Хотя включённый в геном ген экспрессировался, удалось

добиться лишь незначительного нарушения процесса созревания экспериментальных рыб. Более удачны были аналогичные опыты с тилапией (*Oreochromis niloticus*) и карпом (*Cyprinus carpio*), но и в них не удалось добиться полной стерильности трансгенных особей [обзор: Wong, Van Eenennaam, 2008].

В экспериментах австралийских исследователей [Thresher et al., 2009] удалось добиться частичной гибели на ранних стадиях развития модельных организмов (рыбки данио, *Danio rerio*; канального сомика, *Ictalurus punctatus*; гигантской устрицы, *Crassostrea gigas*), развивающихся в среде без доксициклина (doxycycline).

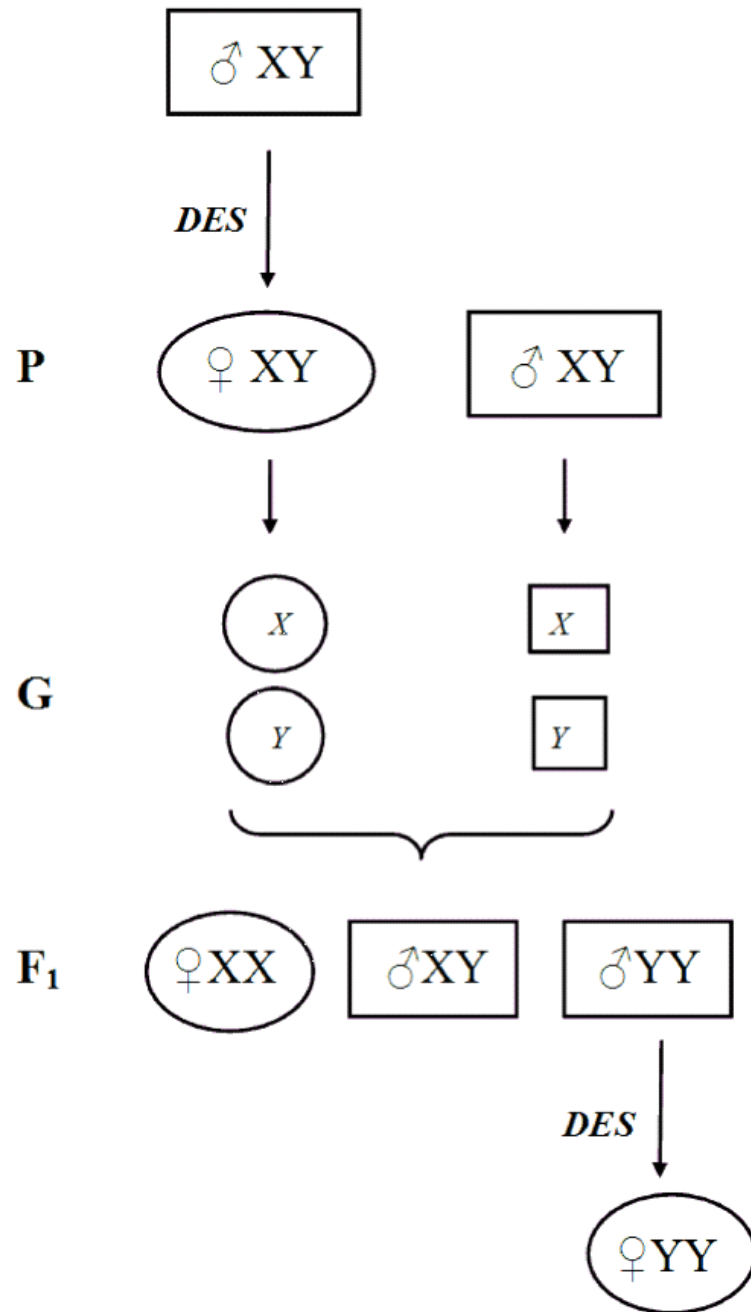
Более успешно подобные методы использованы в работе с насекомыми. Получены особи, плодовитые при содержании на среде с тетрациклином, но стерильные в природных условиях, в отсутствие тетрациклина. Более того – существует модификация этого метода, вызывающая гибель на среде без тетрациклина исключительно самок [обзор: Parathanos et al., 2009].

Таким образом, интересная идея о стерилизации или уничтожении трансгенных организмов с помощью трансгенеза («вышибания клином клина») в некоторых случаях применена на практике.

## **2. Методы борьбы с вселенцами**

### **2.1. «Троянские» гены**

Крайне перспективный, но ещё практически не опробованный метод подавления популяций чужеродных рыб – метод нарушения полового состава популяции путём внедрения особей, несущих «троянскую» Y-хромосому. По этой технологии (рис. 2) в водоёмы, заселённые чужеродными видами, вселяют рыб с двумя Y-хромосомами, но фенотипических самок. Изменение пола обеспечивается обработкой икринок синтетическими эстрогенами, например DES – диэтилстильбэстролом [Gutierrez, Teem, 2006].



**Рис. 2.** Получение особей, несущих «троянскую» Y-хромосому [по: Gutierrez, Teem, 2006]. P – родительские особи, G – гаметы, F<sub>1</sub> – гибриды первого поколения, DES – синтетический эстроген диэтилстильбэстрол, приводящий к инверсии пола у рыб.

Предложенный этими авторами метод включает в себя два этапа феминизации рыб, в генотипе которых присутствует Y-хромосома. Вначале обычных самцов инвертируют в самок, затем проводят скрещивание с нормальными самцами. Из этого потомства отбирают диплоидных «суперсамцов» – рыб с генотипом YY (может составлять до четверти потомства).

На следующем этапе суперсамцов фертилизуют, превращая в самок с генотипом YY. К настоящему времени эта технология дополнена методом добавочного отбора и по аутосомам, несущим половые гены [Cotton, Wedekind, 2007], что позволяет ещё более эффективно применять этот метод для борьбы с чужеродными видами. Как показывают расчёты авторов исследования [Gutierrez, Teem, 2006],

в потомстве рыб, несущих «троянскую» Y-хромосому, должны появляться только диплоидные самцы и суперсамцы, в результате чего сильный дисбаланс в соотношении полов должен привести к падению численности популяции.

Несмотря на отличные перспективы, данный метод имеет ряд существенных ограничений. В первую очередь, это ограничения методического плана: предложенная технология крайне трудоёмка. Две последовательные феминизации и сложности отбора суперсамцов позволяют обеспечить относительно небольшой конечный выход рыб с «троянской» Y-хромосомой. Кроме того, предложенная технология требует экспериментальной апробации.

Для борьбы с инвазионным видом – комаром *Aedes aegypti* (основной переносчик вируса, вызывающего тропическую лихорадку (dengue)) использованы методы генетической инженерии. Исследователями [Fu et al., 2010] была создана линия, в которой самки, вырастающие в диких условиях, лишены крыльев и поэтому практически не способны к размножению.

## 2.2. Гибридизация с генетически отличающимися формами

*Использование искусственно полученных форм.* Ещё в начале XX в. в ходе экспериментов на дрозофиле была разработана методика получения особей с хромосомными перестройками, в частности, с транслокациями (перемещениями участка одной хромосомы на другую хромосому). Около половины потомков особей, гетерозиготных по транслокации, имеют неполный набор генов и поэтому нежизнеспособны.

А.С. Серебровским [1940] был предложен транслокационный метод борьбы с вредными насекомыми, предусматривающий массовое получение гомозиготных по транслокациям особей и их выпуск в районы обитания популяций уничтожаемого вида.

В монографии [Серебровский, 1971] рассмотрен ряд вариантов этого метода и показано, что наибольший эффект должен был быть получен при выпуске линий, гомозиготных сразу по нескольким транслокациям.

Перевод статьи А.С. Серебровского 1940 г. на английский язык [Serebrovsky, 1969] стимулировал развитие и практическое применение транслокационного метода. Выпуск особей с транслокациями успешно применялся для борьбы с вредными насекомыми, в частности, с *Lucilia cuprina* в Австралии [ссылки см. в работе: Robinson, 2002].

Основной недостаток этого метода – необходимость создавать и содержать искусственные популяции определённой генетической структуры, что требует значительных финансовых затрат. Кроме того, в подобных популяциях идёт неконтролируемый отбор, в результате которого особи теряют способность выживать и размножаться в природе [Салманова и др., 1992; см. также ссылки в работе: Артамонова, Махров, 2006].

*Использование естественных популяций.* Для борьбы с чужеродными видами могут быть использованы и естественные популяции, относящиеся к тому же или к близкому виду, и дающие при гибридизации с вселенцем нежизнеспособное или стерильное потомство. Гибридизация родственных форм, ведущая к возникновению нежизнеспособного, ослабленного или стерильного потомства – обычное явление, оно описано в ряде обзоров [Заславский, 1967; Rhymer, Simberloff, 1996; Levin, 2002]. Классическим примером использования такого метода стал эксперимент по гибридизации двух видов мухи-цеце (*Glossina*) [Vanderplank, 1944].

Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) идёт на нерест ровно через два года после нереста своих родителей и полностью погибает после нереста. Таким образом, линии горбуши, нерестящиеся в чётные и нечётные



годы, репродуктивно изолированы. Искусственно полученные (с помощью криоконсервации спермы) гибриды  $F_1$  не отличаются по выживаемости от родительских форм, но гибриды  $F_2$  имеют существенно меньшую выживаемость [Gharrett, Smoker, 1991; Gharrett et al., 1999].

В Белом море интродуцированы обе линии горбуши, но чётная имеет значительно меньшую численность, чем нечётная. Н.В. Гордеевой [2010] предложено получить чётную линию горбуши из нечётной в условиях этого региона. Таким путём этот автор предполагает увеличить численность чётной линии беломорской горбуши. Однако описанные выше экспериментальные результаты показывают, что реализация этого предложения приведёт, скорее всего, к гибридизации «старой» и «новой» чётных линий горбуши и к их репродуктивному самоуничтожению.

Наряду с достоинствами, описанный в этом разделе метод имеет целый ряд недостатков. Он требует хорошего знания популяционной генетики вида или специального получения генетически изменённых линий. Как показано А.С. Серебровским [1971], необходимо чётко соблюдать баланс численности двух вселяемых форм. Кроме того, в некоторых случаях при скрещивании родственных форм, кроме стерильных диплоидных, могут появляться фертильные полиплоидные гибриды, среди которых есть активные инвайдеры [Arnold, 2006].

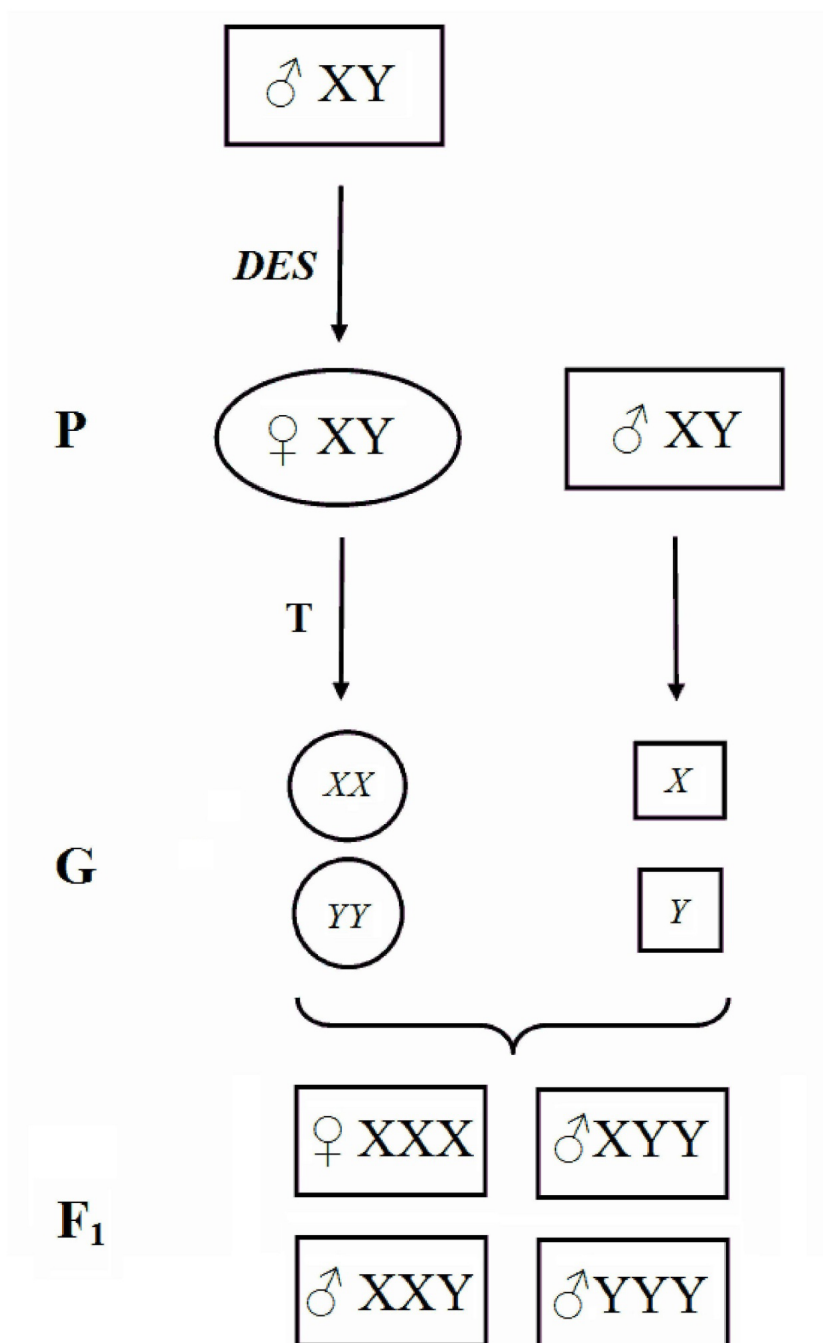
*Использование самцов с неполноценными сперматозоидами.* Перечисленных недостатков лишена модификация транслокационного метода, также предложенная А.С. Серебровским [1971]. В этом случае для уничтожения природных популяций производится массовый выпуск самцов, несущих генетически неполноценные сперматозоиды. Если число выпущенных самцов будет значительно превышать число диких, то большая часть самок будет скрещиваться с

выпущенными самцами и не даст потомства. Повторение таких выпусков в течение нескольких поколений полностью уничтожит популяцию.

В настоящее время известен ряд методов получения активно участвующих в размножении, но дающих неполноценное потомство самцов. В частности, как упоминалось выше, неполноценную сперму производят триплоидные самцы рыб [обзор: Гомельский, Грунина, 1988]. Перспективным представляется повышение активности и агрессивности таких самцов в период нереста. В этом случае они будут более успешно конкурировать с нормальными самцами, и число выпускаемых триплоидов можно существенно снизить. Возможный способ достижения этого – получение триплоидных суперсамцов (рис. 3).

Один из способов получения таких самцов потребует создания маточного стада тетраплоидных самцов. Их можно получить из диплоидной зиготы, если подавить первое деление зиготы повышенным гидростатическим давлением или тепловым шоком. Однако выживаемость икры и созревание тетраплоидов довольно низка [Komen, Thorgaard, 2007]. При скрещивании тетраплоидных самцов и обычных самок треть самцов из потомства будет представлена триплоидными суперсамцами с генотипом  $XYY$ . Более простой и эффективный метод получения таких рыб представлен на рис. 3. В данном случае вначале пол обычного самца с помощью диэтилстильбэстрола инвертируется, и получившаяся самка с генотипом  $XY$  скрещивается с обычным самцом. Триплоидизация потомства проводится путём термошока, который блокирует второе деление мейоза в икринке. В таком случае в потомстве с равной частотой появятся особи  $XXX$ ,  $XXY$ ,  $YYY$ ,  $XYY$ .

Хотя специальных исследований, направленных на изучение поведения особей с разным хромосомным набором



**Рис. 3.** Методы получения триплоидных суперсамцов. P – родительские особи, G – гаметы, F<sub>1</sub> – гибриды первого поколения, T – шоковое воздействие, блокирует второе деление мейоза в икринке, DES – синтетический эстроген диэтилстильбэстрол, приводящий к инверсии пола у рыб. Пояснения в тексте.

на рыбах не проводилось, но есть множество аналогичных работ, выполненных на млекопитающих. Косвенно наше предположение о повышенной агрессивности суперсамцов подтверждается данными из поведенческой генетики человека. У этого вида наличие добавочной Y-хромосомы, как правило, коррелирует

с агрессивным поведением [Фогель, Мотульски, 1990]. Разумеется, предлагаемая нами технология нуждается в экспериментальной проверке.

В настоящее время выпуск стерильных самцов (*sterile-male-release*) успешно применяется в борьбе с насекомыми [обзоры: Dame et al., 2009; Ткачук и др., 2011] и морской миногой

(*Petromyzon marinus*), вселившейся в Великие озёра Северной Америки [Bergstedt, Twohey, 2007]. Надо отметить, что в ходе осуществления этих программ для стерилизации применяют не генетические методы, а радиационное облучение или химическую стерилизацию. На наш взгляд, в этом случае были бы востребованы именно генетические методы, позволяющие получать однополое потомство (см. выше).

### 2.3. Изменение генофонда хозяев для борьбы с патогенами

Один из наиболее эффективных методов борьбы с патогенными организмами, давно применяемый в сельском хозяйстве – создание пород и сортов, устойчивых к патогенам. У специалистов, разрабатывающих методы защиты природных популяций от чужеродных болезнетворных агентов и паразитов, также появляется сильное искушение «прилить кровь» более устойчивых популяций к менее устойчивым. Так, в работе [Allendorf et al., 2001] приводятся ссылки на публикации, где предлагается для повышения устойчивости диких форелей (*Parasalmo*) к вертежу (*whirling*), вызываемому паразитом *Myxobolus cerebralis*, выявлять «устойчивые» к нему популяции и гибридизировать их с «неустойчивыми» популяциями.

Некоторые российские специалисты, узнав, что атлантический лосось Балтийского бассейна значительно устойчивее к паразиту *Gyrodactylus salaris*, чем атлантический лосось бассейна Белого моря – сёмга [Хаймина и др., 2009], в частных разговорах предлагали вселять в заражённые паразитом сёмужьи реки лосося из Балтийского бассейна. Однако, в упоминаемой выше работе [Allendorf et al., 2001] обоснованно критикуют подобные предложения. Так, возрастание устойчивости к одному патогену часто снижает устойчивость к другим. Это справедливо и в отношении

других адаптивных признаков – генетическая структура природной популяции, как правило, отражает адаптацию к целому ряду факторов, и резкое изменение этой структуры в результате вселения рыб из другой популяции нарушит эту систему адаптаций, причём есть примеры низкой выживаемости потомков вселенцев [Алтухов, 2003].

Таким образом, даже если вселение опасного болезнетворного агента заставляет решиться на изменение генетической структуры природной популяции, очень важно минимизировать такое изменение. Это возможно, если идентифицирован ген, в значительной степени определяющий устойчивость к патогену, и организовано искусственное воспроизводство популяции. В этом случае можно целенаправленно выпускать в природу особей с «устойчивым» генотипом, добиваясь снижения численности патогенного организма или даже его полной гибели. Содержание в искусственных условиях маточного стада, сохраняющего генофонд исходной популяции позволит после гибели патогена восстановить исходную генетическую структуру природной популяции.

Например, в настоящее время идентифицирован гаплотип митохондриальной ДНК атлантического лосося, носители которого устойчивы к паразиту *Gyrodactylus salaris* [Артамонова и др., 2011] и организовано в искусственных условиях маточное стадо атлантического лосося р. Кереть, куда попал паразит [Махров и др., 2013]. На рыбоучётном заграждении на р. Кереть, через которое проходит большинство производителей, можно организовать отбор самок с «устойчивым» гаплотипом. Это позволит снизить заражённость паразитом в реке и в перспективе добиться полной его элиминации.

Отметим также, что современные биотехнологии позволяют достаточно легко вводить чужеродные

митохондрии в икринки рыб [Абрамова и др., 1979]. Таким образом, с целью защиты атлантического лосося от паразита может оказаться целесообразным трансплантировать митохондрии рыб, устойчивых к гиродактилёзу, в икринки рыб из популяций, подвергшихся заражению [Артамонова и др., 2010]. Этот способ привлекателен тем, что позволяет сохранить практически весь набор генетических адаптаций, уже имеющихся в популяции, и добавить к ним новую адаптацию. Однако следует иметь в виду, что в данном случае идёт речь о создании трансгенного организма.

Разрабатывается также методика создания трансгенных насекомых, не способных переносить опасные заболевания – малярию или лихорадку денге. Обычно выживаемость таких трансгенных организмов понижена, но для её повышения планируется создание генетических конструкций, использующих механизмы, аналогичные способствующим распространению в популяциях одного из транспозонов [обзор: Ткачук и др., 2011]. Очевидно, что вопрос о возможности вселения подобных организмов в природу должен быть предметом тщательных исследований.

### Заключение

Приходится с сожалением констатировать, что генетические методы борьбы с чужеродными видами в настоящее время ещё недостаточно развиты, а многие из них не вышли из стадии теоретических разработок и экспериментов. Между тем, многие из описанных в нашей работе методов вполне перспективны, и недостаточное их развитие лишь следствие недостатка внимания со стороны научного сообщества, хозяйствующих субъектов и правительственных организаций.

Специалисты сельского хозяйства нацелены на изменение генофонда хозяйственно-ценных организмов. Специалисты по охране природы и природоохранной генетике

констатируют распространение чужеродных видов и фиксируют изменение генофонда природных популяций. Необходимо соединение усилий двух этих мощных направлений и создание новой научной специальности – природоохранной селекции, использующей те же методы, что традиционная селекция и генетическая инженерия, но нацеленной не на изменение, а на сохранение природного генофонда.

Работа поддержана Советом по грантам Президента РФ (проект МК-2049.2013.4), РФФИ (грант № 11-04-00697), программой «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов»).

### Литература

- Абрамова Н.Б., Буракова Т.А., Корж В.П., Нейфах А.А. Инъекция митохондрий в ооциты и оплодотворенные яйца // *Онтогенез*. 1979. Т. 10. № 4. С. 401–404.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях: 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с. (Altukhov Yu.P. Intraspecific Genetic Diversity. Monitoring, Conservation and Management. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 2006. P. 1–438. DOI: 10.1007/3-540-30963-2)
- Артамонова В.С., Махров А.А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // *Генетика*. 2006. Т. 42. № 3. С. 310–324. (Artamonova V.S., Makhrov A.A. Unintentional genetic processes in artificially maintained populations: proving the leading role of selection in evolution // *Russian Journal of Genetics*. 2006. V. 42. № 3. P. 234–246. DOI: 10.1134/S1022795406030021)
- Артамонова В.С., Махров А.А., Шульман Б.С., Хаймина О.В., Лайус Д.Л., Юрцева А.О., Широков В.А., Щуров И.Л. Реакция популяции

- атлантического лосося (*Salmo salar* L.) реки Кереть на инвазию паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 2–14. (Artamonova V.S., Makhrov A.A., Shulman B.S., Khaimina O.V., Yurtseva A.O., Lajus D.L., Shirokov V.A., Shurov I.L. Response of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Population of the Keret River to the Invasion of Parasite *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. №. 2–3. P. 73–80. DOI: 10.1134/S2075111711020020)
- Артамонова В.С., Хаймина О.В., Махров А.А. Устойчивость атлантического лосося к *Gyrodactylus salaris*: перспективы, связанные с митохондриальной ДНК // Сб. тез. Второго междунар. конгресса «ЕвразияБио-2010». М.: Копиринг, 2010. С. 17–18. (Artamonova V.S., Khaimina O.V., Makhrov A.A. 2010. *Gyrodactylus salaris* resistance in Atlantic salmon: perspectives from mitochondrial DNA // Second International Congress «EurasiaBio-2010». Book of abstracts. Moscow, Koping Publ., 2010. P. 224–225.)
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Гомельский Б.И., Грунина А.С. Искусственная полиплоидия у рыб и возможности её использования в рыбоводстве // Рыбное хозяйство. Обзорная информация. Серия: Рыбохозяйственное использование внутренних водоёмов. Москва, 1988. Вып. 1. 54 с.
- Гордеева Н.В. Механизмы адаптации беломорской горбуши и практические рекомендации // Вклад молодых учёных в рыбохозяйственную науку России. Тез. докл. Всеросс. молод. конф. СПб.: Изд-во ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2010. С. 43–45.
- Гребельный С.Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. СПб.: ЗИН РАН, 2008. 287 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М.: ИПЭЭ РАН, IUCN (МСОП), 2002. С. 11–14.
- Дромашко С.Е., Ермишин А.П., Макеева Е.Н., Попов Е.Г., Холмецкая М.О. Генетически модифицированные организмы и проблемы биобезопасности. Учеб.-метод. пособие. Минск: Ин-т подгот. науч. кадров Нац. акад. Наук Беларуси, 2011. 70 с.
- Заславский В.А. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций) // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28. № 1. С. 3–11.
- Карабанов Д.П. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Научная книга, 2013. 179 с.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Махров А.А., Пономарёва М.В., Хаймина О.В., Гилепп В.Е., Ефимова О.В., Нечаева Т.А., Василенкова Т.И. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 6. С. 423–433. (Makhrov A.A., Ponomareva M.V., Khaimina O.V., Gilepp V.E., Efimova O.V., Nechaeva T.A., Vasilenkova T.I. Abnormal Development of Gonads of Dwarf Females and Low Survival of their Offspring as the Cause of Rarity of Resident Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) //

- Russian Journal of Developmental Biology. 2013. V. 44. No. 6. P. 326–335. DOI: 10.1134/S1062360413060076)
- Махров А.А., Янковская В.А., Моисеева Е.В., Артамонова В.С., Кондратенко Я.В. Получение декоративных форм лососевых рыб // Рыбное хозяйство. 2011. № 1. С. 68–70.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46.
- Россия в окружающем мире: 1999 (Аналитический ежегодник). М.: Изд.-во МНЭПУ, 1999. 324 с.
- Салманова Л.М., Чернышёв В.Б., Олифер В.В., Гринберг Ш.М., Афонина В.М. Изменения трихограммы при её лабораторном разведении (на примере *Trichogramma evanescens*: Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 10. С. 90–96.
- Серебровский А.С. О новом возможном методе борьбы с вредными насекомыми // Зоол. журн. 1940. Т. 19. Вып. 4. С. 618–630.
- Серебровский А.С. Теоретические основания транслокационного метода борьбы с вредными насекомыми. М.: Наука, 1971. 87 с.
- Струнников В.А. Исследования по искусственной регуляции пола у животных в СССР // Онтогенез. 1978. Т. 9. № 1. С. 3–19.
- Ткачук А.П., Ким М.В., Савицкий В.Ю., Савицкий М.Ю. Перспективы использования трансгенных насекомых в программах биоконтроля // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 2. С. 93–110.
- Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. Том 3. М.: Мир, 1990. 368 с.
- Хаймина О.В., Шульман Б.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Махров А.А., Игнатенко В.В., Артамонова В.С. Различия в устойчивости к паразиту *Gyrodactylus salaris* атлантического лосося (*Salmo salar*) двух популяций бассейнов Белого и Балтийского морей / Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Вып. 338. СПб., 2009. С. 205–209.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иност. лит., 1960. 230 с. (Elton C.S. The ecology of invasions by animal and plants. London: Methuen and Co Ltd., 1958. 196 p.)
- Allendorf F.W., Spruell P., Utter F.M. Whirling disease and wild trout: Darwinian fisheries management // Fisheries. 2001. V. 26. № 5. P. 27–29.
- Arnold M.L. Evolution through genetic exchange. Oxford: Oxford Univ. Press., 2006. P. 1–252.
- Avise J.C. Clonality. The genetics, ecology and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals. Oxford: Oxford University Press, 2008. 237 p.
- Benfey T.J. Producing sterile and single-sex populations of fish for aquaculture // New Technologies in Aquaculture: Improving Production Efficiency, Quality and Environmental Management / Eds. G. Burnell, G. Allan. Cambridge, UK: Woodhead Publishing Ltd., 2009. P. 143–164.
- Bergstedt R.A., Twohey M.B. Research to Support Sterile-male-release and Genetic Alteration Techniques for Sea Lamprey Control // Journal of Great Lakes Research. 2007. V. 33. Special Issue 2. P. 48–69.
- Britton J.R., Gozlan R.E., Copp G.H. Managing non-native fish in the environment // Fish and Fisheries. 2011. V. 12. № 3. P. 256–274.
- Bull J.J., Wichman H.A. Applied evolution // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2001. V. 32. P. 183–217.
- Casselman S.J., Schulte-Hostedde A.I., Montgomerie R. Sperm quality influences male fertilization success in walleye (*Sander vitreus*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2006. V. 63. № 9. P. 2119–2125.
- Catteruccia F., Crisanti A., Wimmer E.A. Transgenic technologies to induce sterility // Malaria Journal. 2009. V. 8. Suppl 2. S7.

- Cotton S., Wedekind C. Control of introduced species using Trojan sex chromosomes // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. V. 22. № 9. P. 441–443.
- Cox G.W. Alien species and evolution. Washington, Covelo, London: Island Press, 2004. 377 p.
- Dame D.A., Curtis C.F., Benedict M.Q., Robinson A.S., Knols B.G.L. Historical applications of induced sterilisation in field populations of mosquitoes // *Malaria Journal*. 2009. V. 8. Suppl. 2: S2. DOI: 10.1186/1475-2875-8-S2-S2
- Devlin R.H., Nagahama Y. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences // *Aquaculture*. 2002. V. 208. № 3–4. P. 191–364.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // *Mol. Ecol.* 2008. V. 17. P. 431–449.
- Dunham R.A. Aquaculture and Fisheries Biotechnology. Genetic Approaches. 2nd ed. Cambridge (USA): CABI, 2011. 495 p.
- Fitzpatrick J.L., Henry J.C., Liley N.R., Devlin R.H. Sperm characteristics and fertilization success of masculinized coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Aquaculture*. 2005. V. 249. № 1–4. P. 459–468.
- Fu G., Lees R.S. Nimmo D., Aw D., Jin L., Gray P., Berendonk T.U., White-Cooper H., Scaife S., Phuc H.K., Marinotti O., Jasinskiene N., James A.A., Alphey L. Female-specific flightless phenotype for mosquito control // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. V. 107. № 10. P. 4550–4554.
- Geffen A.J., Evans J.P. Sperm traits and fertilization success of male and sex-reversed female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture*. 2000. V. 182. № 1. P. 61–72.
- The genetics of colonizing species / Eds. H.G. Baker, G.L. Stebbins. New-York; London: Academic Press. 1965. 588 p.
- Gharrett A.J., Smoker W.W. Two generations of hybrids between even-and odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): A test for outbreeding depression? // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 1991. V. 48. № 9. P. 1744–1749.
- Gharrett A.J., Smoker W.W., Reisenbichler R.R., Taylor S.G. Outbreeding depression in hybrids between odd and even-broodyear pink salmon // *Aquaculture*. 1999. V. 173. № 1–4. P. 117–129.
- Gutierrez J.B., Teem J.L. A model describing the effect of sex-reversed YY fish in an established wild population: the use of a Trojan Y chromosome to cause extinction of an introduced exotic species // *Journal of Theoretical Biology*. 2006. V. 241. № 2. P. 333–341.
- Holzmueller E.J., Jose S. Invasive plant conundrum: What makes the aliens so successful? // *Journal of Tropical Agriculture*. 2009. V. 47. № 1–2. P. 18–29.
- Houdebine L.-M. Animal transgenesis and cloning. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 2003. 220 p.
- Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices / Eds. R. Wittenberg, M.J.W. Cock. Wallingford, UK: CABI, 2001. 228 p.
- Invasive species management. A handbook of principles and techniques / Eds. M.N. Clout, P.A. Williams. Oxford: Oxford University Press, 2009. 308 p.
- Invasive species: Detection, impact and control / Eds. C.P. Wilcox, R.B. Turpin. New York: Nova Science Publishers, Inc. 2009. 217 p.
- Komen H., Thorgaard G.H. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: a review // *Aquaculture*. 2007. V. 269. № 1–4. P. 150–173.

- Levin D.A. Hybridization and extinction // *American Scientist*. 2002. V. 90. № 3. P. 254–261.
- Lintermans M. Human-assisted dispersal of alien freshwater fish in Australia // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2004. V. 38. № 1. P. 481–501.
- Papathanos P.A., Bossin H.C., Benedict M.Q., Catteruccia F., Malcolm C.A., Alphey L., Crisanti A. Sex separation strategies: past experience and new approaches // *Malaria Journal*. 2009. V. 8. Suppl 2. S5.
- Parkes J.P., Nygent G. Management of terrestrial vertebrate pest // *Invasive species management. A handbook of principles and techniques* / Eds. M.N. Clout, P.A. Williams, Oxford: Oxford University Press. 2009. P. 173–184.
- Piferrer F., Beaumont A., Falguiere J.-C., Flajshans M., Haffray P., Colombo L. Polyploid fish and shellfish: Production, biology and applications to aquaculture for performance improvement and genetic containment // *Aquaculture*. 2009. V. 293. № 3–4. P. 125–156.
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // *Ecological Economics*. 2005. V. 52. № 3. P. 273–288.
- Rhymer J.M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1996. V. 27. P. 83–109.
- Robinson A.S. Mutations and their use in insect control // *Mutation Research*. 2002. V. 511. P. 113–132.
- Saunders G., Cooke B., McColl K., Shine R., Peacock T. Modern approaches for the biological control of vertebrate pests: An Australia perspective // *Biological Control*. 2010. V. 52. P. 288–295.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I., Rice W.R. Ecological and evolutionary insights from species invasions // *Trends Ecol. Evol.* 2007. V. 22. № 9. P. 465–471.
- Serebrovsky A.S. On the possibility of a new method for the control of insect pests // *Sterile-male technique for eradication or control of harmful insects*. Vienna: International Atomic Energy Agency, 1969. P. 123–137.
- Thresher R., Grewe P., Patil J.G., Whyard S., Templeton C.M., Chaimongol A., Hardy C.M., Hinds L.A., Dunham R. Development of repressible sterility to prevent the establishment of feral populations of exotic and genetically modified animals // *Aquaculture*. 2009. V. 290. № 1–2. P. 104–109.
- Tiwary B.K., Kirobagaran R., Ray A.K. The biology of triploid fish // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2004. V. 14. № 4. P. 391–402.
- Vanderplank F.L. Hybridization between *Glossina* species and suggested new method for control of certain species of tsetse // *Nature*. 1944. V. 154. № 3915. P. 607–608.
- Wong A.C., Van Eenennaam A.L. Transgenic approaches for the reproductive containment of genetically engineered fish // *Aquaculture*. 2008. V. 275. P. 1–12.



## GENETIC METHODS FOR THE CONTROL OF ALIEN SPECIES

© 2014 Makhrov A.A.<sup>1</sup>, Karabanov D.P.<sup>2</sup>, Koduhova Yu.V.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, [makhrov12@mail.ru](mailto:makhrov12@mail.ru)

<sup>2</sup> I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, [dk@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:dk@ibiw.yaroslavl.ru)

The control of alien species populations is a complex but important task in the strategy for the conservation of biodiversity in natural ecosystems, since invaders may cause considerable economic and ecological damage. This study describes the methods for preventing the formation of alien species populations in nature (sterilization and induction of development of unisexual groups and conditionally sterile mutants), as well as control of existing populations of these species (Trojan genes, hybridization with genetically different forms, and changes in the host gene pool for controlling the pathogens). It is concluded that, although genetic methods of the control of alien species are promising, their development is hampered by insufficient attention of the scientific community, economic organizations, and governmental agencies.

**Key words:** biological invasions, population control, parasites, pathogens, hybridization, sterilization, sex, «Trojan» genes.