

УДК 597.552.51–152.6

С.П. Пустовойт*

Северо-Восточный государственный университет,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 13**ТРИДЦАТЬ ЛЕТ ГИПОТЕЗЕ ФЛЮКТУИРУЮЩИХ СТАД
ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM)**

Анализируются некоторые основные этапы развития гипотезы флюктуирующих стад горбуши, предложенной М.К. Глубоковским и Л.А. Животовским. Излагаются достоинства и недостатки как гипотезы флюктуирующего стада, так и традиционной — локального стада. Отмечается необходимость вернуться к экспериментальной проверке основных теоретических положений гипотезы флюктуирующих стад.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, флюктуирующие стада, популяционная структура, генетическое разнообразие.

Pustovoit S.P. Thirty years of the hypothesis on fluctuating stocks of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // *Izv. TINRO*. — 2017. — Vol. 188. — P. 162–172.

Hypothesis on fluctuating stocks of pink salmon was proposed 30 years ago by M.K. Glubokovsky and L.A. Zhivotovsky. Some stages of its development are analyzed in compare with traditional approach of local stocks. There is concluded that experimental verification of the basic theoretical assumptions of this hypothesis are required.

Key words: pacific salmon, pink salmon, fluctuating stock, population structure, genetic diversity.

Во втором номере журнала «Биология моря» за 1986 г. вышла статья М.К. Глубоковского и Л.А. Животовского «Популяционная структура горбуши: система флюктуирующих стад». В 2016 г. рассматриваемой работе исполнилось тридцать лет. В связи с юбилейной датой полезно оценить её вклад в развитие взглядов на популяционную структуру данного вида. Появление указанной статьи было обусловлено не только давно известной значимостью запасов горбуши для рыбного хозяйства Дальнего Востока России. В 1980 г. была принята пятилетняя государственная Комплексная целевая программа «Лосось» (КЦП «Лосось»). Она была направлена на разработку мер по увеличению численности азиатских популяций вида, существенно подорванных промыслом (Чигиринский, 1985). Одним из направлений работы программы было изучение популяционной структуры промысловых видов рода тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, *Salmonidae*). Окончание финансирования данной программы требовало подведение итогов исполнителями данной программы, выработки рекомендаций и обоснований для следующих исследований.

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* вместе с прочими 5 видами рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) входит в состав семейства лососевые рыбы (*Salmonidae*) отряда лососеобразные рыбы (*Salmoniformes*) (Черешнев и др., 2002; Шунтов, Темных, 2008;

* Пустовойт Сергей Павлович, кандидат биологических наук, заведующий кафедрой, e-mail: kafbio@svgu.ru.

Pustovoit Sergey P., Ph.D., head of department, e-mail: kafbio@svgu.ru.

Волобуев, Марченко, 2011). Особенностью биологии горбуши являются изоляция четных и нечетных поколений и их большая разница в численности. Несмотря на сравнительно небольшие размеры производителей, промысел их происходит практически во всех крупных нерестовых реках.

Упомянутая статья (Глубоковский, Животовский, 1986) базировалась на изучении морфологических признаков (промеров тела), схема промеров являлась модификацией М.К. Глубоковским схемы, изложенной в книге И.Ф. Правдина (1966). К сожалению, первичные данные о величинах морфологических признаков так и не были опубликованы в доступной печати. Краткие результаты анализа морфологической изменчивости приведены в следующей статье М.К. Глубоковского и Л.А. Животовского (1989). Авторы отмечают неравномерность в распределении особей в азиатской части ареала, т.е. наибольшую численность имеют популяции в реках западной Камчатки, Карагинского залива, восточного Сахалина и южных Курильских островов.

Новую модель популяционной структуры авторы назвали моделью «флуктуирующего стада». Главная новизна в ней — признание наличия флуктуирующих миграционных потоков, т.е. изменений как направлений, так и интенсивности миграционных потоков, что приводит к непостоянству числа и объемов локальных стад (популяций). Флуктуации интенсивности обмена между популяциями вызваны появлением новых и исчезновением старых миграционных барьеров. Ясно, что это существенно перестраивает популяционную структуру вида. В одних участках ареала популяционная структура может временно отвечать концепции локального стада, в других, наоборот, происходит полное перемешивание особей. Важнейшим параметром модели «флуктуирующего стада» является скорость изменения миграционных потоков. Если указанная величина мала, то популяционная структура соответствует концепции локального стада (например, у нерки).

В поддержку своей гипотезы авторы приводят данные о мечении горбуши и предполагаемую М.К. Глубоковским (1995) филогенетическую молодость вида, что определяет слабую связь особей с пресными водами по сравнению с другими видами рода. Популяционная структура представляет из себя двухуровневую систему. Первый уровень — поколения четных и нечетных лет, имеющие давно известные различия (Иванков, 1986). Поскольку горбуша имеет двухлетний цикл жизни, то группировки особей четного или нечетного поколений можно считать популяциями, поскольку они не скрещиваются на нерестилищах. Второй уровень — система флуктуирующих стад, взаимодействующих в каждой из этих популяций. Сезонные расы образуют независимый от обмена мигрантами уровень популяционной организации, они возникают в результате эпигенетических процессов у особей каждого поколения.

Предлагаемая модель рассматривалась авторами как альтернативная к существовавшей до этого и имевшей название модель «локального стада». Название старой модели популяционной структуры горбуши восходит к трудам Риккера (цит. по: Глубоковский и др., 1989; Кирпичников, 1989). Локальные стада горбуши (как и других лососей) приурочены к нерестовым рекам, различаются морфологическими, генетическими и другими признаками. Характерные для каждого локального стада признаки сохраняются в череде поколений.

Разработанная М.К. Глубоковским и Л.А. Животовским концепция позволила высказать соответствующие практические рекомендации. Для рациональной эксплуатации запасов горбуши необходимо рассматривать систему взаимодействующих флуктуирующих стад, а не локальное стадо нерестовой реки (как это полагается в случае верности «старой» модели). Необходимо учитывать гидрологические, синоптические, антропогенные и другие факторы в глобальном масштабе. В отдельные годы могут значительно измениться миграционные потоки, это приведет к существенным колебаниям в величине подходов особей в отдельные участки ареала. Морской промысел базируется на перемешанных стадах, поэтому он менее разрушителен для популяционной структуры вида. Рыбоводство горбуши также имеет существенные особенности — раз возвраты особей в родную реку зависят от глобальных факторов и величины миграции, то величина возврата в реку, куда выпускается подрощенная на рыбоводном заводе молодь, не может быть показателем эффективности рыбоводства. Возможно, эффективность рыбоводства горбуши

будет ниже, чем у других видов, имеющих популяционную структуру в соответствии с концепцией локального стада.

Вскоре М.К. Глубоковский и Л.А. Животовский проверили свою концепцию с использованием данных об аллозимной изменчивости (Глубоковский и др., 1989; Животовский и др., 1989). Они и соавторы работ проанализировали 135 выборок производителей, собранных в период с 1979 по 1983 г. и охарактеризованных по частотам 4 полиморфных локусов: малатдегидрогеназа (МДГ, MDH, ЕС: 1.1.1.37), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (ФГД, PGDH, ЕС: 1.1.1.44), глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (= альфа-глицерофосфатдегидрогеназа, α -ГДГ, G3PDH, ЕС: 1.1.1.8), фосфоглюкомутаза (ФГМ, PGM, ЕС: 5.4.2.2). Большая часть выборки собрана в Сахалино-Курильском регионе. В результате подтвердились известные данные о заметных генетических различиях между поколениями четных и нечетных лет, что является результатом отбора, а не предполагаемого другими исследователями дрейфа генов. Генетическая дифференциация группировок горбуши в пределах указанных линий не позволила выявить географически обусловленные локальные стада ни по местам нагула в океане, ни по местам нереста в пресных водах. Распределение частот генов в исследованных выборках обнаруживает клину от Сахалино-Курильского региона через североприморские и охотоморские к американским выборкам. Два фактора объясняют данную клинальную изменчивость — миграция особей и дифференцирующий (дизруптивный) отбор. Используя метод иерархического разложения генетического разнообразия, авторы нашли величину межпопуляционного разнообразия $G_{ST} = 1-2\%$. Анализ генетического разнообразия поддерживает модель «флюктуирующих стад». Эта модель в отношении жесткости субпопуляционных границ является как бы промежуточной между моделью локальных стад и моделью перемешивающихся (панмиксных, Aspinwall, 1974) стад. Поскольку флюктуации миграционных потоков могут происходить асинхронно в разных районах ареала, то важным параметром является показатель миграции. Данный параметр авторы гипотезы не выяснили, а вот показатель отбора нашли по результатам экспериментальных скрещиваний горбуши на рыбодонных заводах Сахалина (Животовский и др., 1987).

Вышеперечисленные работы вызвали оживленную дискуссию прежде всего среди генетиков-лососевиков. Одним из первых свою точку зрения высказал Ю.П. Алтухов (Салменкова и др., 1981; Алтухов и др., 1983), поскольку он долгое время руководил генетическими исследованиями горбуши Сахалино-Курильского региона. Он полагал, что горбуша имеет достаточно устойчивую популяционную структуру, хотя генетическая дифференциация у нее выражена не столь рельефно, как у других видов рода тихоокеанские лососи. Причина слабой генетической дифференциации — давление стабилизирующего отбора, слабо различающегося в разных участках ареала. Балансирующий отбор делает частоты генов из географически разобщенных популяций сходными, но не тождественными, между популяциями есть генетическая дифференциация. Можно выделить три уровня генетической дифференциации: 1 — поколения четных и нечетных лет; 2 — совокупности ранне- и позднемигрирующих популяций (рас); 3 — отдельные нерестовые субпопуляции, слагающие структуру рас. Ю.П. Алтухов с соавторами (1987) подчеркивали, что в природе нет нефлюктуирующих стад, но каждая популяция имеет свой исторически сложившийся биологический оптимум генетического разнообразия. Устойчивые границы такого оптимума можно получить только в результате многолетних систематических наблюдений. Пока надежных данных о генетически эффективном объеме популяции и показателях величины генных миграций нет, поэтому не следует принимать практические выводы, следующие из гипотезы флюктуирующих стад.

В обзоре популяционно-генетических работ о лососевых рыбах, выполненных до конца 1980-х гг., Е.А. Салменкова (1989) приводит аргументы в поддержку наличия балансирующего отбора у горбуши. Смена направлений отбора в онтогенезе горбуши, т.е. его циклический, балансирующий характер, поддерживает полиморфизм локусов и оптимальный уровень полиморфизма (гетерозиготности) популяций. Балансирующий отбор заметно проявляет себя в пределах четного и нечетного поколений, генетические различия между этими поколениями обусловлены влиянием генного дрейфа в момент изначально-

ной дифференциации поколений. Автор скептически смотрит на гипотезу, отрицающую устойчивую популяционную структуру у горбуши, высказанную М.К. Глубоковским и Л.А. Животовским.

В своей монографии Ю.П. Алтухов (Алтухов и др., 1997) кратко сформулировал возражения против гипотезы флюктуирующих стад следующим образом: 1 — имеется хорошо изученная морфологическая, генетическая и экологическая дифференциация популяций; 2 — есть устойчивые различия в динамике биологических и генетических характеристик в искусственно поддерживаемой и природной популяциях, размножающихся в соседних реках; 3 — есть существенные различия в составе паразитов из соседних речных популяций (Омельченко, Вялова, 1990); 4 — оценки авторов гипотезы флюктуирующих стад стрэинга (блуждания) у горбуши сильно завышены. Поэтому нет никаких оснований рассматривать локальные стада горбуши как внеисторические и внепространственные формирования, такой взгляд не только ошибочен с научной точки зрения, но и опасен для практики рыбного хозяйства. Популяционная система лососевых рыб — флюктуирующее стадо, но флюктуируют компоненты системы, а сама она устойчива в поколениях. Популяционная система поддерживает оптимальный уровень генетической изменчивости, определяемый предшествующей эволюцией популяции и ее нынешним состоянием.

Один из первых дальневосточных генетиков, исследовавших горбушу, В.Т. Омельченко (Омельченко, Вялова, 1990) полностью поддержал точку зрения Ю.П. Алтухова. В заключение своего обзора воззрений на популяционную структуру горбуши он приходит к выводу, что наиболее адекватное наблюдаемым фактам представление о структуре горбуши должно включать понятие локальной, приуроченной к определенному нерестовому водоему популяции, причем подчеркивается, что среди исследователей других видов рода, таких как кета и нерка, нет разногласий во взглядах, в целом все придерживаются концепции локального стада.

В рассматриваемый период (90-е гг. прошлого века) работали над своими диссертациями В.В. Ефремов (1989) и Н.Г. Гагальчий (1986а), можно было ожидать от них свежего взгляда на популяционную организацию горбуши. Анализ генетической изменчивости горбуши из нескольких популяций п-ова Камчатка позволил Н.Г. Гагальчий (1985, 1986а, б, 1987) считать, что различия в частотах генов между камчатскими, сахалинскими и североамериканскими популяциями указывают на подразделенность вида на генетически несходные группировки. Несмотря на ослабленный хоминг, горбуша является совокупностью исторически сложившихся, изолированных расстоянием и нерестовым поведением популяций разного уровня сложности. Гетерогенность камчатской горбуши свидетельствует в пользу наличия сложной популяционной структуры и против гипотезы Эспинвола (Aspinwall, 1974) о панмиксной популяционной структуре вида. Критического рассмотрения гипотезы флюктуирующих стад горбуши в работах Н.Г. Гагальчий нет.

В.В. Ефремов изучал генетическую структуру горбуши Приморья, Сахалина и р. Большой (Камчатка). По его мнению, особенности генетической дифференциации горбуши в пределах линий четных и нечетных лет можно объяснить значительным по величине потоком мигрантов между различными локальностями (Ефремов, 1988). Гипотеза балансирующего отбора как причина сильного сходства генных частот в разных популяциях встречается с большими трудностями при объяснении происхождения различий между линиями четных и нечетных лет, нерестящихся в одних и тех же реках. Вместе с тем отсутствие региональной приуроченности выборок может быть следствием как перемешивания горбуши из разных регионов (миграция), так и селективных процессов. В специальной работе В.В. Ефремов (1991) проанализировал сведения о мечении молоди горбуши и возврате производителей в родные реки для определения величины хоминга. Оказалось, что величина возврата варьирует в огромных пределах, от 6,3 до 100 % (!). Среди трех гипотез о популяционной организации вида (локального стада, перемешивающегося стада, флюктуирующего стада) ему наиболее близка последняя гипотеза, способная объединить противоречивые результаты мечения. Отмеченные автором случаи высокого хоминга свидетельствуют против гипотезы панмиксного стада, а примеры высокого стрэинга (блуждания) не укладываются в рамки гипотезы локального

стада. Учитывая, что В.В. Ефремов входил в число авторов статьи создателей гипотезы флюктуирующих стад и один из соавторов этой работы (Л.А. Животовский) был научным руководителем В.В. Ефремова, можно отнести его к сторонникам этой гипотезы, хотя в последующих работах он не касался этого вопроса (Ефремов, 1999а, б, 2002).

В.С. Кирпичников (1989) особо отметил необходимость более долговременных и более широкомасштабных исследований популяционной структуры горбуши. Дискуссионны причины возникновения и сохранения генетических различий между четными и нечетными поколениями горбуши. Существовавшие в то время данные о генетической структуре популяций не позволяли однозначно выбрать концепцию локального либо флюктуирующего стада.

Вместе с тем были генетические работы, кратко указывавшие на наличие разных взглядов на популяционную структуру вида без ясного выражения собственного мнения по этому вопросу (Картавцев, 1991; Варнавская, 1992, 2005; Картавцев и др., 1992; Полякова и др., 1992, 1996; Калабушкин и др., 1998; Брыков и др., 1999а, б; Салменкова и др., 2006). Совсем никакого упоминания о новой модели популяционной организации горбуши нет в иностранных генетических работах (см. обзоры Пустовойт, 2010, 2013; Beacham et al., 2012), хотя Л.А. Животовский подробно излагал свои взгляды в зарубежных журналах (Zhivotovsky et al., 1994).

В нашей совместной с сотрудниками МагаданНИРО работе (Голованов и др., 2009) проведен анализ результатов генетического мониторинга популяций горбуши, размножающихся в реках Тауй, Яна, Армань и Ола (Тауйская губа, северная часть Охотского моря). В период с 1993 по 2004 г. изучено более 4 000 особей, распределенных в 50 выборок. Статистически значимая гетерогенность выборок, определенная по частотам 5 аллозимных локусов, обнаружена только для поколений горбуши четных лет. Для этих же выборок генетическая дифференциация $G_{ST} = 1,39 \pm 0,41$ выше, чем для выборок нечетных лет ($G_{ST} = 0,74 \pm 0,09$). Следовательно, выборки линии четных лет имеют в среднем более высокие генетические различия, чем аналогичный показатель для выборок нечетных лет. Причина этого — высокая межпопуляционная доля (0,31 %) в общей величине генетического разнообразия у выборок, собранных в четные годы, по сравнению с аналогичной величиной (0,04 %) для нечетных лет. Однако межпопуляционная доля была ниже, чем межгодовая (выборки разных лет) и внутригодовая (выборки одного года).

За 20-летний период мониторинга североохотоморских популяций не выявлено резко различающихся по генетическим признакам совокупностей, появление которых можно было бы объяснить как итог миграций особей из других популяций. Редкие выборки имеют аномальные частоты исследованных генов в разные годы, например, по частотам основного аллеля локуса глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (*G3PDH*100*) в выборках четного поколения минимальное значение в 2010 г., максимальное — в 2004 г., а по частотам локуса малатдегидрогеназа (*sMDH-B1,2*100*) минимальное значение отмечено в 2006 г. (Пустовойт, 1999, 2006, 2011). Для нечетных поколений минимальное значение частот этих же локусов отмечено в 2011 и 1999 гг., а максимальное — в 1997 и 2001 гг. Любопытно, что на рубеже веков произошла смена доминантных по численности поколений (Марченко и др., 2004), но частоты генов изменились очень незначительно.

По нашему мнению, о флюктуации генетических параметров можно судить прежде всего по результатам генетического мониторинга конкретных популяций. Если в какой-то период появятся выборки с нехарактерными для конкретной популяции частотами генов, то это можно расценивать как заход в данную реку особей из какой-то другой географически отдаленной популяции, отличающейся от первой частотами генов. Наиболее продолжительный мониторинг был выполнен в двух случаях: из числа североохотоморских популяций — р. Яма, из западнокамчатских — р. Большая (Макоедов и др., 1993). Материал собирался во второй половине 80-х — начале 90-х гг. прошлого века. Анализ данных показал, что в 1985 г. произошло существенное изменение частоты аллозимных локусов (особенно 6-фосфоглюконатдегидрогеназы, PGD) в линии нечетных лет и в 1986 г. — в линии четных лет (рис. 1–3). В последующие годы произошло обратное смещение значений частот исследованных локусов. Можно говорить о

Рис. 1. Частоты основного аллеля в линии четных лет в популяции р. Большой (западная Камчатка): *MEP-2*100* — НАДФ-зависимая малатдегидрогеназа или малик-энзим (МЭ, MEP); *PGD*100* — 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (ФГД, PGDH); *G3PGD*100* — глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (G3PDH)

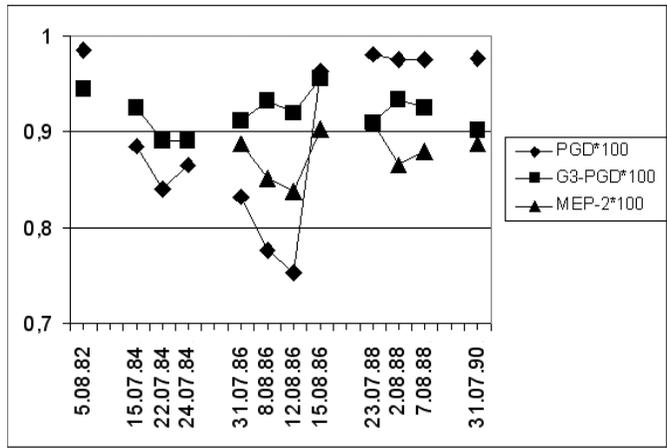


Fig. 1. Frequencies of the main allele in line of even years for the Bolshaya River stock (West Kamchatka): *MEP-2*100* — malic enzyme; *PGD*100* — 6-phosphogluconate dehydrogenase; *G3PGD*100* — glycerol-3-phosphate dehydrogenase

Рис. 2. Частоты основного аллеля в линии нечетных лет в популяции р. Большой (западная Камчатка): *PGM-2*100* — фосфоглюкомутаза (ФГМ-2, PGM-2); *PGD*100* — 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (ФГД, PGDH); *G3PGDH*100* — глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (G3PDH)

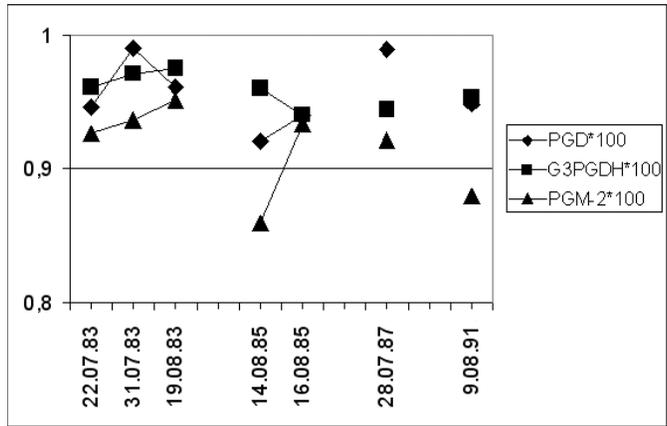


Fig. 2. Frequencies of the main allele in line of odd years for the Bolshaya River stock (West Kamchatka): *PGM-2*100* — phosphoglucomutase; *PGD*100* — 6-phosphogluconate dehydrogenase; *G3PGDH*100* — glycerol-3-phosphate dehydrogenase

Рис. 3. Частоты основного аллеля в популяции р. Яма (Тауйская губа, Охотское море): *PGM-2** — фосфоглюкомутаза (ФГМ-2); *PGDH** — 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (ФГД); *G3PGDH** — глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (G3PDH); *sMDHB-1,2** — малатдегидрогеназа (МДГ, MDH)

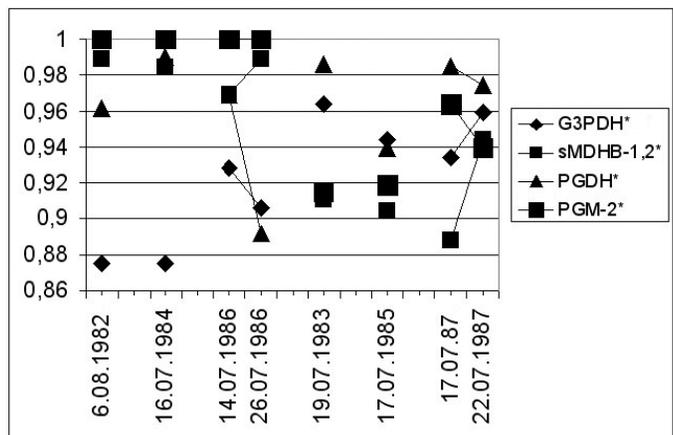


Fig. 3. Frequencies of the main allele for the Yama River stock (Tauiskaya Guba Bay): *PGM-2** — phosphoglucomutase; *PGDH** — 6-phosphogluconate dehydrogenase; *G3PGDH** — glycerol-3-phosphate dehydrogenase; *sMDHB-1,2** — malate dehydrogenase

флюктуации частот генов в эти годы, но почему изменения генетической структуры не сохранились? Видимо, производители, зашедшие из других регионов в новую реку, не смогли существенно изменить генетическую структуру популяции из-за низких адаптационных возможностей в новых условиях размножения. Скорее всего, уже на ранних стадиях онтогенеза происходит отбор определенных генотипов, что затрудняет воспроизводство пришлых особей. К сожалению, экспериментальная проверка данного предположения не была проведена.

Хотя гипотезу флюктуирующего стада горбуши обсуждали в основном генетики, свою точку зрения высказывали и ихтиологи. В.Н. Иванков (Иванков, 1986, 1993; Иванков и др., 1996) указывал на наличие трех гипотез о популяционной организации горбуши (локальные стада, перемешивающиеся, или панмиксные, стада и флюктуирующие стада). Для выбора между ними можно было бы уточнить размеры локального стада или популяции, но точных оценок нет. Для горбуши, как и кеты, принципиально важным является наличие короткого периода пресноводного роста молоди по сравнению с остальными 4 видами рода. Короткий пресноводный период и высокая экологическая изменчивость обуславливают своеобразные размеры локального стада для горбуши. Возможно, по этой же причине горбуша разных популяций слабо дифференцируется методами биохимической генетики. Применительно к теме данной работы необходимо отметить, что неправильно делить стада рыб на флюктуирующие и нефлюктуирующие, вся разница в величине флюктуации, которая определяется возрастной структурой популяций и экологией рыб. Поскольку речной период жизни формирует хоминг у лососей, то в соответствии с гидрологическими особенностями рек Сахалина можно выделить следующие локальные стада горбуши, размножающейся в этом регионе: бассейна р. Тымь и соседних рек, бассейна р. Поронай, юго-восточного Сахалина, юго-западного Сахалина.

В.П. Шунтов (1994) проанализировал сведения о морском периоде жизни горбуши, именно в этот период возможны перераспределения стад производителей. Морской (океанический) период жизни — непрерывный окологодичный миграционный цикл в северной части Тихого океана. По мнению автора, можно считать доказанным перераспределения крупных количеств горбуши в начале 1990-х гг., что следует расценивать как поддержку гипотезы флюктуирующих стад. О.С. Темных (1996) проанализировала данные о размещении производителей горбуши в начале 1990-х гг. в приазиатских водах Тихого океана. По ее мнению, данные по анадромным миграциям горбуши в 1993 г. и результаты морфологической дифференциации могут рассматриваться как один из аргументов в пользу гипотезы М.К. Глубоковского и Л.А. Животовского о флюктуирующих стадах.

О.Ф. Гриценко (1990) доказал наличие значительного обмена производителями горбуши между рядом расположенными реками о. Сахалин. По его мнению, различия между концепциями локального и флюктуирующего стада не носят принципиального характера, не являются взаимоисключающими. Различия между ними носят количественный характер в оценке степени устойчивости группировок производителей на нижних уровнях иерархической организации популяций.

С.Л. Марченко (Марченко, Голованов, 2001) отмечал наличие локальных, а не флюктуирующих стад у горбуши, размножающейся в реках северного побережья Охотского моря.

Новый толчок к обсуждению рассматриваемой концепции дала статья генетика Н.В. Гордеевой в журнале «Вопросы ихтиологии», где полученные автором данные свидетельствуют о несостоятельности гипотезы флюктуирующих стад (Гордеева, 2012). Следует отметить, что в своих предыдущих работах (Гордеева и др., 2003, 2006; Гордеева, Салменкова, 2005) она не высказывала столь однозначно свою точку зрения на то, какая из моделей наиболее приемлема. Н.В. Гордеева исследовала изменчивость генов главного комплекса гистосовместимости (МНС) в ряде популяций из северного Охотоморья, западной Камчатки и Сахалино-Курильского региона. Белки МНС класса I распознают внутриклеточные патогены и играют важную роль в ольфакторной идентификации особей. Высокий уровень полиморфизма данных генов поддерживается балансирующим отбором. Возможно, по этой причине показатели генетической дифференциации

оказались высокими и сходными с аналогичными для других видов рода. Следовательно, уровень миграции у горбуши не отличается от уровня миграции у других лососей, что не подтверждает правомочность гипотезы «флюктуирующих стад». Используемые ранее аллозимные гены и микросателлитные локусы дают низкие величины генетической дифференциации популяций по причине их большей селективной нейтральности.

Пока на данную публикацию откликнулся только автор гипотезы флюктуирующих стад Л.А. Животовский (2013), который критически рассмотрел достоинства и недостатки работы Н.В. Гордеевой (2012). По его мнению, замечания Н.В. Гордеевой не опровергают основ концепции флюктуирующих стад горбуши.

Однако, по нашему мнению, главный недостаток гипотезы флюктуирующих стад — отсутствие новых данных в поддержку рассматриваемой гипотезы о популяционной организации горбуши. Возможная причина в том, что один из авторов, Л.А. Животовский, переключил свое внимание на изучение генетической изменчивости кеты, но можно было и на данных по этому объекту проверить теоретические положения гипотезы флюктуирующих стад. В биологии кеты и горбуши достаточно сходных черт для того, чтобы на столь близких видах проверять разные гипотезы, тем более что материал по кете собирался в тех же реках Дальнего Востока России, где размножается и горбуша. Получается, что только у горбуши имеются флюктуирующие стада, которые могут в отдельные годы на нерест вместо рек Курильских островов (о. Итуруп) подходить к рекам Сахалина (Животовский, 2013)? Автор совершенно верно отмечает важность практических рекомендаций для ведения промысла, проистекающих из рассматриваемых гипотез популяционной структуры горбуши. Если признать правомочность гипотезы флюктуирующих стад, то можно легко объяснить случаи неподтверждения прогнозов на подход производителей к нерестовым рекам — они ушли в другие регионы. Труднее ответить на вопрос, куда ушли производители, поскольку слабая генетическая дифференциация популяций не позволяет определить среди производителей конкретной реки долю своей или пришлой рыбы. Совсем нет указаний на частоту таких неожиданных миграций (флюктуаций) между регионами нереста, что еще более затрудняет прогнозирование. Совсем туманны перспективы рыбоводства горбуши на заводе, расположенном на какой-то реке, если производители, выросшие из икры и личинок, инкубированных на этом заводе, могут и не вернуться в родную реку. Как оценивать эффективность рыбоводства такого завода?

Прогнозирование подходов производителей на нерест в рамках гипотезы локального стада базируется на ясных статистических расчетах на базе числа зашедших в конкретную реку (район) производителей и величине ската молоди весной. Более точное прогнозирование может быть основано на информации о количестве пришлых особей в популяции нерестовой реки. Ключом к определению доли пришлой рыбы в числе зашедшей на нерест может быть использование новых генетических методов. Речь идет об использовании генов митохондриальной ДНК (Бачевская, Переверзева, 2013). Поскольку каждая особь горбуши получает митохондрии только от матери и поэтому наследование генов мтДНК идет только по самкам, вся скатывающаяся на нагул весной молодь из конкретной реки имеет гены мтДНК самок, размножившихся в этой реке. Мониторинг генетической структуры популяции позволит определить ее генетический профиль и количественно оценить долю возможных пришлых производителей. На первом этапе проведение такого генетического анализа можно ограничить модельными популяциями в каждом регионе. Предлагаемый мониторинг крайне желателен прежде всего для заводских популяций, поддерживаемых искусственным воспроизводством. В настоящее время для заводских популяций горбуши широко используется более дешевый метод мечения отолитов (Стекольщикова, 2015).

В качестве итога подчеркнем, что создание новой модели, точнее нового объяснения, популяционной организации горбуши привлекло внимание к нерешенным вопросам генетической структуры данного вида. Оживленная дискуссия (в нашем обзоре упомянуты в основном генетические работы) послужила толчком к проведению новых исследований в конце прошлого — начале нынешнего века. Напомним, что государ-

ственная КЦП «Лосось» базировалась на плановом финансировании, что позволило наладить широкомасштабные исследования. Однако крайне полезная дискуссия пока не закончилась, приверженцы разных гипотез интерпретируют различные данные как доказательство правильности модели локального стада или флюктуирующих стад. На наш взгляд, крайне необходимы новые широкомасштабные исследования горбуши в рамках следующей государственной комплексной программы.

Список литературы

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1997. — 288 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Ефанов В.Н. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахалино-Курильского региона // Биол. моря. — 1983. — № 2. — С. 46–51.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. и др. Балансирующий отбор как возможный фактор поддержания единообразия аллельных частот ферментных локусов в популяциях тихоокеанского лосося — горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. — 1987. — Т. 23, № 10. — С. 1884–1896.
- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В. Изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из рек материкового побережья Охотского моря и острова Завьялова // Изв. РАН. Сер. биол. — 2013. — № 1. — С. 15–23.
- Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А. и др. Популяционно-генетическая структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: динамика изменчивости в поколениях // Генетика. — 1999а. — Т. 35, № 5. — С. 657–665.
- Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А. и др. Популяционно-генетическая структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: временная гетерогенность в период нерестового хода // Генетика. — 1999б. — Т. 35, № 5. — С. 666–673.
- Варнавская Н.В. Изменчивость частот 19 полиморфных генов в популяциях нечетного поколения тихоокеанского лосося — горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) Камчатки и Северной Америки // Генетика. — 1992. — Т. 28, № 9. — С. 127–140.
- Варнавская Н.В. К вопросу о селективности или нейтральности полиморфизма аллозимных генов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — Т. 1. — С. 264–279.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.
- Гагальчий Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). Сообщение I. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации нечетного года // Генетика. — 1985. — Т. 21, № 5. — С. 854–860.
- Гагальчий Н.Г. Исследование генетической структуры некоторых популяций камчатской горбуши // Генетические исследования морских гидробионтов : мат-лы 3-го Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. — М. : ВНИРО, 1987. — С. 43–60.
- Гагальчий Н.Г. Популяционно-генетический анализ камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л. : ЛГУ, 1986а. — 16 с.
- Гагальчий Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). Сообщение II. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации четного года // Генетика. — 1986б. — Т. 22, № 12. — С. 2839–2846.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная организация горбуши: факты и модели // Генетика в аквакультуре. — Л. : Наука, 1989. — С. 47–67.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флюктуирующих стад // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 39–44.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторовский Р.М. и др. Популяционная организация горбуши // Генетика. — 1989. — Т. 25, № 7. — С. 1275–1285.
- Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П. Генетический мониторинг североохо-томорских популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Цитология и генетика. — 2009. — Т. 43, № 6. — С. 18–27.

Гордеева Н.В. Высокие оценки дифференциации популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по локусу главного комплекса гистосовместимости МНС-1 А1 поддерживают гипотезу «локальных стад» // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 72–81.

Гордеева Н.В., Салменкова Е.А. Морфоэкологическая пластичность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, акклиматизируемой в бассейне Белого моря // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 1. — С. 86–97.

Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. Исследование генетической дивергенции горбуши, вселенной на Европейский Север России, с использованием микросателлитных и аллозимных локусов // Генетика. — 2006. — Т. 42, № 3. — С. 349–360.

Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря // Генетика. — 2003. — Т. 39, № 3. — С. 402–412.

Гриценко О.Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 5. — С. 825–834.

Ефремов В.В. Аллозимная изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Сахалина // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 3. — С. 409–417.

Ефремов В.В. Генетическая дифференциация горбуши : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1989. — 159 с.

Ефремов В.В. Популяционно-генетические особенности горбуши Приморья и Сахалинской области / ИБМ ДВО РАН. — Владивосток, 1988. — 18 с. — Деп. в ВИНТИ, № 4529-В88.

Ефремов В.В. Связь гетерозиготности с длиной тела и весом у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. — 1999а. — Т. 35, № 6. — С. 800–806.

Ефремов В.В. Изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Тумнин // Вопр. ихтиол. — 1999б. — Т. 39, № 2. — С. 182–189.

Ефремов В.В. Хоминг и популяционная организация горбуши // Биол. моря. — 1991. — № 1. — С. 3–12.

Животовский Л.А. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопр. ихтиол. — 2013. — Т. 53, № 3. — С. 371–376.

Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. — 1987. — Т. 23, № 10. — С. 1876–1883.

Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторovsky Р.М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. — 1989. — Т. 25, № 7. — С. 1261–1274.

Иванков В.Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 1. — С. 78–83.

Иванков В.Н. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 44–51.

Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И. Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, № 3. — С. 167–173.

Калабушкин Б.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. и др. Популяционная структура и генные миграции у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) Сахалино-Курильского региона // Генетика. — 1998. — Т. 34, № 12. — С. 1675–1685.

Картавцев Ю.Ф. Изменчивость частот аллелей в пространстве и во времени в популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1991. — Т. 31, № 3. — С. 487–495.

Картавцев Ю.Ф., Ефремов В.В., Смирнов Н.В. и др. Анализ генетических распределений по аллозимным локусам в популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, № 1. — С. 70–78.

Кирпичников В.С. Состояние и задачи генетических исследований горбуши // Генетика в аквакультуре. — Л. : Наука, 1989. — С. 68–79.

Макоедов А.Н., Пустовойт С.П., Ермоленко Л.Н. и др. Популяционно-генетическое исследование горбуши, размножающейся в реках Северо-Востока России // Генетика. — 1993. — Т. 29, № 8. — С. 1366–1374.

Марченко С.Л., Голованов И.С. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2001. — Вып. 1. — С. 144–151.

Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2004. — Вып. 2. — С. 227–236.

Омельченко В.Т., Вялова Г.П. Популяционная структура горбуши // Биол. моря. — 1990. — № 1. — С. 3–13.

Полякова Н.Е., Малинина Т.В., Галеев А.В. и др. Изменчивость митохондриальной ДНК у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. — 1992. — Т. 28, № 12. — С. 122–128.

Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. и др. Популяционно-генетическая структура горбуши, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК // Генетика. — 1996. — Т. 32, № 9. — С. 1256–1262.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

Пустовойт С.П. Анализ морфологических различий гомо- и гетерозиготных самок и самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) популяции р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Цитология и генетика. — 2006. — Т. 40, № 5. — С. 3–9.

Пустовойт С.П. Генетическая дифференциация тихоокеанских и американских популяциях видов рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*, *Salmoniformes*) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 113–138.

Пустовойт С.П. Генетическая дифференциация тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, *Salmoniformes*), выявленная по изменчивости микросателлитных локусов // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 30. — С. 51–63.

Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 521–526.

Пустовойт С.П. Основные итоги генетического мониторинга североохотоморских популяций горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Вавилов. журн. генетики и селекции. — 2011. — Т. 15, № 3. — С. 475–484.

Салменкова Е.А. Основные результаты и задачи популяционно-генетических исследований лососевых рыб // Генетика в аквакультуре. — Л. : Наука, 1989. — С. 7–29.

Салменкова Е.А., Гордеева Н.В., Омельченко В.Т. и др. Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum в азиатской части ареала // Генетика. — 2006. — Т. 42, № 10. — С. 1371–1387.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 95–104.

Стекольников М.Ю. Некоторые результаты мониторинга заводских стад горбуши зал. Анива (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 51–60.

Темных О.С. Экология и пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 55–71.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.

Чигиринский А.И. Культивирование тихоокеанских лососей: принципиальные вопросы организации и развития исследований // Биол. моря. — 1985. — № 3. — С. 20–24.

Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 3–40.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

Aspinwall N. Genetic analysis of North American populations of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis // Evolution. — 1974. — Vol. 28, № 2. — P. 295–305.

Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. Population structure of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in British Columbia and Washington, determined with microsatellites // Fish. Bull. — 2012. — Vol. 110, № 2. — P. 242–256.

Zhivotovsky L.A., Gharret A.J., McGregor A.J. et al. Gene differentiation in pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 21, Suppl. 1. — P. 223–232.

Поступила в редакцию 16.09.16 г.

Принята в печать 27.01.17 г.