

На правах рукописи  
УДК 597-152 6 597 553 2

**Пономарева Екатерина Валериановна**

**Популяционная структура атлантического лосося (*Salmo salar* L.)  
Европейского Севера России**

Специальность 03 00 10 – иктиология

**Автореферат**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Москва - 2007

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Московского государственного университета им М В Ломоносова (МГУ)

Научный руководитель. доктор биологических наук, профессор  
**Новиков Георгий Геннадьевич,**  
Московский государственный университет  
им М В Ломоносова (МГУ), г Москва

Официальные оппоненты доктор биологических наук,  
**Кловач Наталья Владимировна,**  
Всероссийский научно-исследовательский  
институт рыбного хозяйства и океанографии  
(ВНИРО), г Москва

кандидат биологических наук  
**Гордеева Наталья Валерьевна,**  
Институт общей генетики Российской  
Академии Наук (ИОГен РАН), г Москва

Ведущая организация Институт океанологии Российской Академии  
Наук (ИО РАН), г Москва

Защита состоится 26 октября 2007 г в 11 часов на заседании  
диссертационного совета Д 307 004 01 при Всероссийском научно-  
исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)  
по адресу 107140, Москва, ул Верхняя Красносельская, д 17

Факс 8-499-264-91-87, электронный адрес [sedova@vniro.ru](mailto:sedova@vniro.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Автореферат разослан «21» сентября 2007 г

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



М А Седова

### Общая характеристика работы.

**Актуальность темы.** Атлантический лосось *Salmo salar* L. обладает сложной внутривидовой структурой, включающей ряд географических и экологических групп. Популяции этого вида из разных рек отличаются по многим биологическим характеристикам: продолжительности пресноводного периода жизни, срокам морского нагула, времени захода в реки на нерест, сложности возрастного состава производителей, плодовитости и др. В России число рек первого порядка, в которых обитает атлантический лосось, составляет около 150 (Казаков и др., 1990). Эти реки значительно различаются по гидрологическим и климатическим особенностям.

В последнее время в результате хозяйственной деятельности человека происходит уменьшение численности атлантического лосося по всему ареалу, а в некоторых реках - и полное исчезновение этого вида. Негативные процессы связаны главным образом с ухудшением условий естественного нереста и нагула молоди, а также с бесконтрольным выловом. В связи с этим возрастает значение мероприятий по сохранению и восстановлению запасов атлантического лосося. Основной способ сохранения и поддержания популяций атлантического лосося - искусственное воспроизводство. Заводское искусственное воспроизводство, как правило, использует ограниченное число производителей, которые нередко завозятся из других, более благополучных, рек. Это не может не сказываться на генетических характеристиках выпускаемой молоди.

Очевидно, что, имея огромный ареал с большим количеством локальных нерестилищ, обладая хомингом, атлантический лосось как вид представлен целым набором репродуктивно самостоятельных и генетически своеобразных популяций. Действительно, на основании генетических исследований (Казаков, Титов, 1992; Payne et al., 1971; Stahl, 1987; Koljonen, 1989; Elo et al., 1994; Bourke et al., 1997) этот вид в ареале подразделен на три крупные группы: западноатлантическую, восточноатлантическую и балтийскую. Каждая из этих групп в свою очередь подразделяется на более мелкие (Payne et al., 1971; Stahl, 1987; Koljonen, 1989).

Помимо естественных эволюционных факторов на структуру вида в современных условиях определяющее влияние оказывает антропогенное воздействие в самых разных его проявлениях - от любительского лова до полного уничтожения естественных нерестилищ и искусственного воспроизводства. Таким образом, вопрос о структурных изменениях, происходящих в природных популяциях во многих местах обитания атлантического лосося на территории России, к настоящему моменту требует изучения и решения. Это относится, прежде всего, к рекам российского Севера, объем информации по которым до настоящего времени является недостаточным.

**Цель и задачи исследования.** Цель нашего исследования - оценка генетического разнообразия атлантического лосося на фоне разного экологического состояния популяций рек Севера России.

Для достижения поставленной в работе цели был сформулирован ряд задач

- проанализировать экологическое разнообразие атлантического лосося в реках Европейского Севера России,
- исследовать генетическое разнообразие атлантического лосося в реках Европейского Севера России,
- изучить изменения характеристик популяции атлантического лосося за ряд лет на примере одной реки в условиях снижения численности,
- изучить влияние заводского воспроизводства на генетические показатели популяций атлантического лосося.

**Научная новизна.** Проведен анализ генетической структуры некоторых популяций атлантического лосося Европейского Севера России. Детально исследованы популяции Карельского берега и показана их значительная дифференциация от других популяций лосося. Показаны существенные изменения в структуре природной популяции атлантического лосося как по морфо-экологическим, так и по генетическим характеристикам в условиях значительного снижения численности. Исследована генетическая изменчивость атлантического лосося в условиях заводского воспроизводства, показаны изменения в генетической структуре таких популяций

**Практическое значение.** Полученные результаты могут быть использованы в рыболовной практике для поддержания генетического разнообразия, свойственного каждой отдельной популяции, для разработки мер по восстановлению сокращающихся и формированию исчезнувших популяций. Поскольку в результате снижения численности атлантического лосося происходят процессы, изменяющие как биологические, так и генетические характеристики популяций, показано значение генетического мониторинга в целях сохранения вида. Полученный материал может быть использован при чтении лекций по специальности «Ихтиология».

**Апробация работы.** Основные результаты работы докладывались на VII международной конференции «Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Санкт-Петербург, 1998), на II (XXV) международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера», (Петрозаводск, 1999), на международной конференции «Атлантический лосось (биология, охрана, воспроизводство)» (Петрозаводск, 2000), на V научной конференции Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова (2000), на научно-практической конференции «Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России» (Адлер, 2001), на Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича (Мурманск, 2002), на IV (XXVII) международной конференции, посвященной памяти профессора Л.А. Жакова «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Вологда, 2005), на семинаре Лаборатории популяционной генетики ИОГен РАН.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 11 работ, из них 2 статьи в рецензируемых журналах.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материала и методов исследования, трех глав результатов с обсуждениями, выводов и списка литературы. Работа изложена на 120 страницах, содержит 26 рисунков и 17 таблиц. В диссертации цитируется 238 работы, из них 134 на русском языке и 104 на иностранных языках.

## Содержание работы.

### Введение.

В разделе «Введение» рассматриваются теоретические и прикладные аспекты изучения популяционной структуры атлантического лосося, цель и задачи исследования.

### Глава 1. Обзор литературы.

В этом разделе анализируются результаты предшествующих исследований, касающихся особенностей внутривидовой структуры атлантического лосося, изменчивости различных биологических характеристик популяций, особенностей обитания в пресноводный и морской периоды. Также обсуждаются проблемы популяционно-генетических характеристик вида и, в связи с этим, особенности заводского воспроизводства атлантического лосося

### Глава 2. Материалы и методы.

Материал был собран в 1998-2000 гг. Всего генетическому и биологическому анализу было подвергнуто 1264 экземпляра атлантического лосося из 17 локальностей (рис. 1).

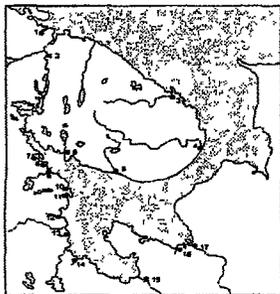


Рисунок 1 Места взятия выборок

- 1-Кола, 2-Ура, 3-Иожаньга (Кольский полуостров, бассейн Баренцева моря),
- 4-Повой, 5-Варзуга, 6-Умба (Кольский полуостров, бассейн Белого моря),
- 7-Нильма, 8-Пулольга, 9-Кереть, 10-Гридина, 11-Калга, 12-Поньгома, 13-Шуя, 14-Сума (Карельский берег, бассейн Белого моря),
- 15-Онега, 16-Солза, 17-Северная Двина (Северный край, бассейн Белого моря)

Выборки из естественных речных популяций состояли из особей разных возрастных групп и годовых классов, т.е. не являлись потомками одних и тех же пар производителей. Выборки искусственно выращиваемой на рыболовных заводах молоди тоже включали потомков от разных производителей, использовавшихся в разные годы. Это позволяет надеяться на адекватность характеристик генетической изменчивости, свойственной изучаемым популяциям. Выборки из рек Сурна и Намсен были нами взяты для унификации методов с лабораториями ГосНИОРХа и лабораторией университета г. Берген

(Норвегия). По исследованным локусам, полученные частоты аллелей совпадали с частотами аллелей, полученных в этих лабораториях

Мониторинг популяции атлантического лосося реки Нильмы осуществляли в течение 10 лет, с 1989 по 1999 г. В течение всего этого периода исследовали динамику изменения во времени основных биологических (длина, возраст, пол и стадия зрелости гонад) и генетических характеристик особей, проводили сравнение собственных данных с известными из литературы сведениями

Для изучения генетической изменчивости с помощью электрофореза проводили анализ полиморфизма белков. Материалом служили пробы мышечных и печеночных тканей

### *2.1 Методика электрофореза*

Перед проведением электрофореза пробы тканей размораживали (при  $t +1$ - $+5^{\circ}\text{C}$ ), гомогенизировали в равном объеме фосфатного буфера (рН-7,0) и добавляли сахарозу для электрофореза в полиакриламидном геле. Пробу центрифугировали 20 мин при 10 тыс g

Для исследования генетической изменчивости были выбраны полиморфные для атлантического лосося локусы, кодирующие белки аспаратаминотрансферазу (ААТ-4\*), идитолдегидрогеназу (IDDH-1,2\*), изоцитратдегидрогеназу (IDHP-3\*), малатдегидрогеназу (MDH-3,4\*), НАДФ-зависимую малатдегидрогеназу или малик-энзим (MEP-2\*), эстеразу Д (ESTD)

Электрофорез фермента ESTD проводили в 7,5%-м полиакриламидном геле, используя трис-ЭДТА-боратную буферную систему (Reacock et al, 1965). Разделение белков шло в течение 1 ч 10 мин при напряжении 300 V. Электрофорез остальных ферментов проводили в 13%-м крахмальном геле в горизонтальной камере, с использованием двух буферных систем ЭДТА-цитратной с морфолином, (CAME, рН-7,2) и трис-глициновой, рН-8,9. Форез аспаратаминотрансферазы, малатдегидрогеназы, НАДФ-зависимой малатдегидрогеназы (малик-энзима) и изоцитратдегидрогеназы проводился в течение 16 ч при напряжении 90 V, а идитолдегидрогеназы - 4 ч при напряжении 160 V. Гели окрашивали по стандартным методикам (Aebersold et

al, 1987). В работе использована система обозначения локусов и аллелей, предложенная Шекли и др (Shaklee et al., 1990)

## 2.2 Статистическая обработка

Частоты аллелей в исследованных выборках и соответствие равновесию Харди-Вайнберга рассчитывали с применением компьютерной программы BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1989) Тест на гомогенность выборок проводили с применением критерия  $\chi^2$  (Roff, Bentzen, 1989), для расчета этих оценок использовали программу CHIRXS (Zaikin, Pudovkin, 1993) Гетерозиготность в выборках и дистанции Нея (Nei, 1978) - с помощью программы TFPGA (Meller, 1997), F-статистики в программе GENEPOP (Raymond, Rousset, 1995), Gst и иерархические показатели в программе GENESTAT (Lewis, Whitkus, 1989). Степень генетической близости выборок описывали двумя графическими методами: 1) исходя из матрицы генетических расстояний Нея (Nei, 1978), на основе метода невзвешенных групповых арифметических средних (UPGMA) строили дендрограмму, 2) в качестве альтернативного метода применяли многомерное шкалирование, которое проводили с помощью программного пакета STATISTICA 6.0

## Глава 3. Экологическое и генетическое разнообразие атлантического лосося Европейского Севера.

### 3.1. Экологические особенности атлантического лосося.

Существование любого вида зависит от комплекса условий окружающей среды. Под абиотическими факторами подразумевают физические и химические условия существования особи, популяции или вида в целом. Ответ на факторы окружающей среды находится в зависимости от генома, который различен у особей в популяции. Геном особи проявляется через набор фенотипических признаков особей, составляющих популяцию.

Для атлантического лосося в первую очередь важными являются условия в реке обитания. Район исследования по особенностям гидрологии подразделяется на два крупных региона: 1) Кольский полуостров и Карелия, 2) Северный край (Соколова, 1951, Соколов, 1952). Гидрографический регион Кольский полуостров и Карелия включает в себя весь Кольский полуостров и

республику Карелию На западе он граничит с Маансельской грядой, на востоке - бассейном реки Онеги, на юге - с бассейнами Онежского и Ладожского озер Для рек этого района характерен ступенчатый, врезанный профиль ложа реки, высокая озерность и значительная заболоченность, достигающая 80% на Карельском побережье Белого моря Гидрографический регион Северный край на востоке граничит с Уралом, на юге - с Волжским бассейном Для рек Северного края характерен продольный (равнинный) профиль ложа, высокая заболоченность и небольшая озерность

В популяциях атлантического лосося прежде всего анализировали такие показатели, как модальный и среднемноголетний возраст смолтификации, модальный и среднемноголетний возраст морского нагула, соотношение доминирующих групп производителей Проанализированные данные сведены в таблицу 1

Температура воды в реке - наиболее важный абиотический фактор для атлантического лосося На большей части ареала температура является контролирующим фактором, а в южной части летом она может оказаться и летальным, ограничивая распространение атлантического лосося В зависимости от температуры находится возраст смолтификации, характерный для популяции Кроме температуры, на продолжительность пресноводного периода жизни влияет соленость вод, в которые попадают смолты после ската (Кузьмин, Смирнов, 1982) Наиболее низкие температуры воды характерны для рек Кольского полуострова бассейна Баренцева моря, в этих реках отмечено наиболее длительное пребывание рыб до смолтификации Кроме того, смолты из этих рек после ската оказываются в морских водах с наибольшей соленостью В реках Карельского побережья Белого моря температура воды выше, а средний возраст смолтификации меньше, чем в других реках Наиболее продолжительный нагул в море характерен для рыб из рек Северная Двина и Онега. Возможно, продолжительность морского нагула связана и с длиной реки, в которую заходят производители на нерест Доминирование производителей осеннего срока хода наблюдается в длинных реках с малой озерностью (Поной, Варзуга, Онега, Северная Двина)

Таблица 1 Сравнение некоторых экологических характеристик популяций атлантического лосося

Район	Бассейн	Река	Модальный возраст смолтов	Средний возраст смолтов	Модальный возраст морского нагула	Средний возраст морского нагула	Доминирующая группа производителей
Кольский п-ов	Баренцево море	Ура	3+, 4+	4,04	1+	1,12	летняя
		Кола	3+, 4+	3,64	1+, 2+	1,49	летняя
		Иоканьга	4+	4,27	1+, 2+	1,59	летняя
	Белое море	Поной	3+	3,44	1+, 2+	1,39	осенняя
Варзуга		3+	2,95	1+	1,03	осенняя	
Умба		3+	3,17	1+, 2+	1,52	осенняя, летняя	
Карелия	Белое море	Кереть	2+	2,40	1+	1,44	летняя
		Нильма**	2+, 3+	2,54	1+	1,23	летняя
		Поньгома	2+	2,45	1+	1,28	летняя
		Гридина	2+, 3+	н.д.	1+	н.д.	летняя
Северный край	Белое море	Онега	2+, 3+	2,6	2+	2,1	осенняя
		Северная Двина	3+	2,8	2+	2,3	осенняя

### 3.2. Межпопуляционная генетическая дифференциация атлантического лосося

В таблице 2 приведены объемы выборок, полученные частоты аллелей, наблюдаемая гетерозиготность и тест на гомогенность. Локус малатдегидрогеназы (MDH-3,4\*) во всех исследованных выборках был мономорфным. Гетерогенность частот аллелей между выборками для каждого локуса высоко достоверна  $p < 0,001$  (табл. 2). Наибольшая наблюдаемая гетерозиготность по 5 локусам была в выборке Нильма 99 (0,406), наименьшая – Онега (0,056). Для проведения дальнейшего анализа выборки из реки Кола, взятые на Княжегубском и Кандалакшском р/з, реки Умба с Умбского и Княжегубского р/з, реки Солза с Солзенского р/з (1998, 1999), реки Онега с Онежского (1998) и Солзенского р/з были объединены, так как различались недостоверно по всем исследованным локусам.

\*. Таблица составлена по материалам статей: Азбелев, Логунов, 1960; Горбунова, 1966; Гульева, 1966; Зборовская, 1948; Зеллянский, 1985; Зубченко и др. 2002; Зубченко, Кузьмин, 1994; Казаков и др., 1992; Кулида, 1985, 1986; Лысенко, 1987; Мартынов, 1985; Мельникова, 1960; Студенов, 2000; Суслова, Мельникова, 1966; Щуров, 1998; Щуров и др., 1994, и др.

\*\* - Наши данные

Таблица 2 Частоты аллелей, наблюдаемая гетерозиготность и тест на гомогенность исследованных выборок

Выборка	n	MEP-2*		ESTD-2*		IDHP-3*		AAT-4*		IDDH-2*			Ho	
		135	100	100	94	117	100	100	75	100	-100	50	3	5
Сурна	30	0,400	0,600	1,000	0,000	0,022	0,978	-	-	-	-	-	0,144	-
Намсен	30	0,417	0,583	1,000	0,000	0,000	1,000	-	-	-	-	-	0,192	-
Кола														
- Княжегубский р/з, 98	52	0,644	0,356	0,923	0,077	-	-	-	-	-	-	-		
- Княжегубский р/з, 99	42	0,512	0,488	0,917	0,083	0,083	0,917	0,810	0,190	0,452	0,548	0,000	0,290	0,348
- Кавдалактский р/з, 98	45	0,678	0,322	0,833	0,167	0,045	0,955	0,884	0,116	0,534	0,454	0,012		
Ура	44	0,523	0,477	0,875	0,125	0,105	0,895	0,898	0,102	0,547	0,453	0,000		
Иоканьга	86	0,424	0,576	0,680	0,320	0,058	0,942	0,831	0,169	0,552	0,448	0,000	0,326	0,377
Поной	52	0,606	0,394	0,587	0,413	0,010	0,990	0,948	0,052	0,694	0,306	0,000	0,379	0,338
Варзуга	30	0,550	0,450	0,550	0,450	0,034	0,966	0,850	0,150	0,796	0,204	0,000	0,356	0,329
Умба														
- Умбский р/з	61	0,516	0,484	0,787	0,213	0,188	0,812	0,950	0,050	0,658	0,342	0,000	0,442	0,375
- Княжегубский р/з	51	0,510	0,490	0,789	0,211	0,171	0,829	0,882	0,118	0,682	0,318	0,000		
Нильма, 98	50	0,390	0,610	0,990	0,010	0,033	0,967	0,931	0,069	0,806	0,194	0,000	0,196	0,209
Нильма, 99	63	0,421	0,579	1,000	0,000	0,795	0,205	0,760	0,240	0,513	0,200	0,287	0,363	0,406
Пулоньга	50	0,270	0,730	0,794	0,206	0,570	0,430	0,955	0,045	0,837	0,163	0,000	0,441	0,329
Кереть														
Выгский р/з	50	0,580	0,420	0,870	0,130	0,680	0,320	0,939	0,061	0,674	0,326	0,000	0,327	0,339
Гридина	43	0,674	0,326	0,935	0,065	0,622	0,378	-	-	-	-	-	0,289	-
Калга	31	0,500	0,500	0,903	0,097	0,683	0,317	0,952	0,048	0,767	0,233	0,000	0,347	0,294
Поньгома	35	0,414	0,586	0,986	0,014	0,629	0,371	0,914	0,086	0,671	0,329	0,000	0,314	0,331
Шуя	17	0,794	0,206	0,975	0,025	0,441	0,559	-	-	-	-	-	0,261	-
Сума	21	0,524	0,476	1,000	0,000	0,250	0,750	-	-	-	-	-	0,333	-
Онега														
- Онежский р/з, 98	50	0,820	0,180	1,000	0,000	0,020	0,980	0,959	0,041	1,000	0,000	0,000	0,080	0,056
- Солзеньский р/з, 98	50	0,680	0,320	1,000	0,000	0,075	0,925	0,982	0,018	1,000	0,000	0,000	0,159	0,100
- Онежский р/з, 99	25	0,640	0,360	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000		
Солза														
- Солзеньский р/з, 98	50	0,540	0,460	0,770	0,230	0,160	0,840	0,878	0,122	0,765	0,235	0,000	0,366	0,331
- Солзеньский р/з, 99	56	0,661	0,339	0,875	0,125	0,261	0,739	0,794	0,206	0,880	0,120	0,000		
Северная Двина	126	0,710	0,290	0,988	0,012	0,029	0,971	0,903	0,097	0,845	0,155	0,000	0,141	0,160
df		25		25		24		19		38				
$\chi^2$		173,77		373,75		920,23		87,21		801,00				
p		<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,001		<0,0001				

Таблица 3 Анализ генного разнообразия по пяти локусам в сгруппированных по географическому принципу выборок

H <sub>T</sub>	H <sub>S</sub>	Генное разнообразие		
		между регионами	между реками внутри регионов	внутри-выборочное
0,343	0,287	0,097	0,067	0,836

Таблица 4 Значение Fst полиморфных локусов

Локус	MEP-2*	ESTD-2*	IDHP-3*	AAT-4*	IDDH-2*	Среднее
Fst	0 0812	0 1493	<b>0.4188</b>	0 0379	0 1015	<b>0.1636</b>

Наибольшие частоты аллеля МЕР-2\*135 наблюдались в выборках из рек Северная Двина, Онега, Шуя тогда как самая низкая частота этого аллеля – в реке Пулоньга В ряде работ (Verspoor, Jordan, 1989; Jordan et al., 1991) было показано действие отбора на локус МЕР-2\*, связанного с температурой воды Также была показана корреляция между генотипами по этому локусу и выживаемостью пестряток (Jordan et al , 1990).

Исследование локуса ESTD-2\* показало наличие клины Клина характеризовалась увеличением частоты аллеля ESTD-2\* 94 от границ Норвегии с максимальными частотами в популяциях Кольского полуострова и уменьшением частоты этого аллеля вдоль Карельского побережья Белого моря В популяциях Онеги и Сумы этот аллель отсутствовал Известно, что в большинстве восточно-атлантических и балтийских популяций этот аллель отсутствует (Bourke et al., 1997) В работах ряда авторов было показано действие отбора на этот локус (Артамонова, Махров, 2002, Евсюков, 2002)

Аллель IDHP-3\*117 в большинстве исследованных нами популяций присутствует с частотой до 0,26. Подобные же частоты аллелей наблюдается для большинства исследованных популяций атлантического лосося на всем ареале (Казakov, Титов, 1992, Bourke et al , 1997; Verspoor et al., 2005) Нами выявлено, что только для популяций рек Карельского берега Белого моря характерна высокая – от 0,44 до 0,80 – частота аллеля IDHP-3\*117 По нашим данным, этот локус находится под действием отбора связанного с температурами воды (Строганов и др., 2006). Другими авторами был выявлен отбор по этому локусу в заводских условиях (Офицеров и др., 1989)

Распределение частот аллелей по локусу ААТ-4\* не показало каких-либо закономерностей, картина частот аллелей по этому локусу носит мозаичный характер.

Исследование распределения частот аллелей локуса IDDH-2\* в популяциях показало, что наибольшие частоты аллеля IDDH-2\*100 были получены для популяций рек Северного края, в популяции Онеги этот аллель фиксирован В карельских реках частоты этого аллеля несколько ниже и наименьшие частоты в популяциях Кольского п-ова

Таким образом, большинство исследованных нами аллозимных локусов находятся под действием отбора и, следовательно, отражают адаптивные особенности популяций

В кластеризации исследованных выборок прослеживается связь с географической локализацией (рис 2) Популяции объединились в три группы рек Карельского берега, рек Кольского полуострова и рек Северного края В результате кластеризации методом многомерного шкалирования выделяются те же три группы популяций (рис 3)

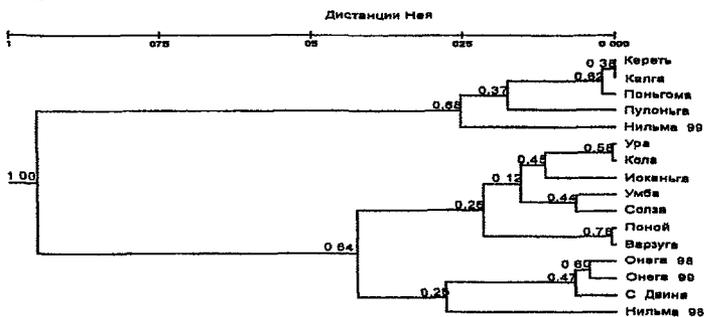


Рисунок 2 Дендрограмма (UPGMA) генетического сходства исследованных популяций. В узлах указаны индексы бутстрепа.

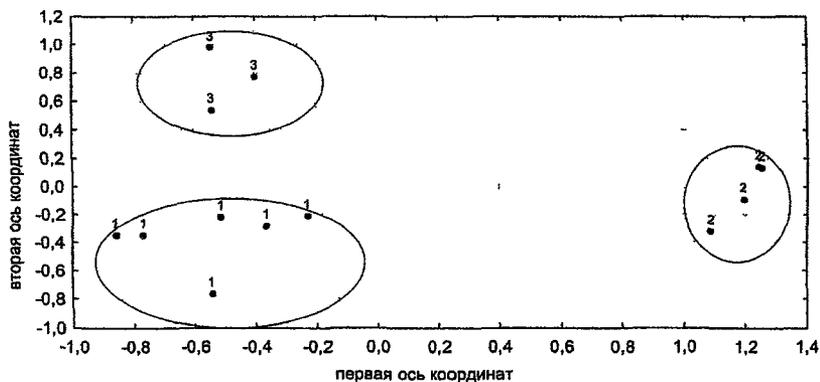


Рисунок 3 График многомерного шкалирования исследованных выборок Цифрами на графике обозначены 1 – выборки из рек Кольского п-ова, 2 – выборки из рек Карельского берега, 3 – выборки из рек Северного края

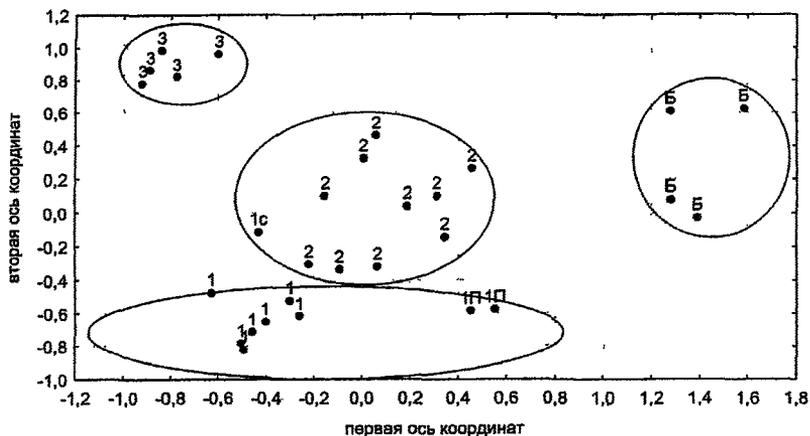


Рисунок 4 График многомерного шкалирования исследованных выборок. Б – выборки из рек бассейна Балтийского моря, 1 – выборки из рек Северного края, 1П – выборки из р. Печоры, 1с – выборки из р. Солзы, 2 – выборки из рек Кольского п-ова, 3 – выборки из рек Карельского берега.

В дополнение к проанализированным выборкам в генетический анализ популяционной структуры были включены имеющиеся в литературе данные по частотам аллелей популяций рек бассейна Балтийского моря, Кольского п-ова, реки Печоры и притоков Северной Двины (Казакон, Титов, 1992, Титов и др., 1992; Студенов и др., 2001). На основе этих частот и наших данных были рассчитаны дистанции Нея (Nei, 1978) На основе матрицы генетических расстояний был проведен анализ методом многомерного шкалирования (рис. 4) По результатам этого анализа также подтверждается генетическое своеобразие выборок трех регионов Европейского Севера. Карельского берега, Кольского полуострова, рек Северного края внутри восточно-атлантической группы

Анализ данных по биохимической генетике популяций лосося предполагает наличие сложной структуры вида Каждому уровню соответствует определенное значение коэффициента  $G_{st}$  Величина генетического разнообразия атлантического лосося в исследованных реках значительна.  $G_{st}=16,4\%$ , из них на генное разнообразие между регионами приходится 9,7%, а между реками внутри регионов – 6,7% (табл 4) В целом для восточно-атлантической группы указывается величина  $F_{st} (G_{st})=12,0\%$

(Bourke et al, 1997), однако в эти данные не включены выборки из России. Полученная нами оценка  $G_{st}$  находится в пределах, свойственных проходным рыбам (Алтухов и др., 1997), и свидетельствует о более высоком уровне генетического разнообразия семги Европейского Севера России по сравнению с остальными восточно-атлантическими популяциями.

Можно предположить, что на формирование значительного генетического разнообразия атлантического лосося Европейского Севера России повлияли два основных фактора: во-первых, послеледниковая колонизация, которая предположительно происходила из трех рефугиумов (Makhrov et al., 2005, Tontep et al, 2005); во-вторых, адаптация к гидрологическим условиям, в значительной степени различающимся на российской части ареала

Особо следует отметить, что на основе полученных нами генетических расстояний карельские популяции обособляются в отдельный кластер. Основную долю общей дивергенции между группами составляет дифференциация по локусу IDHP-3\* Показатель генетического разнообразия по этому локусу ( $F_{st}=0,419$ ) в несколько раз превышает усредненную полученную оценку по всем локусам ( $F_{st}=0,164$ ) (табл 4). Таким образом, мы можем предположить, что обособление карельских популяций происходит вследствие дизруптивного отбора по этому локусу (Алтухов, 2003). На большинство исследованных белковых локусов действует отбор, обусловленный, прежде всего, температурным режимом. Генетическая обособленность популяций Карельского побережья Белого моря, по-видимому, связана с уникальными гидрографическими особенностями этого района. Для рек Карельского побережья характерна как высокая озерность, так и высокая заболоченность, что отражается на термическом режиме рек. Кроме того, здесь наиболее высокие средние температуры воды по сравнению с другими реками Европейского Севера. Таким образом, генетическая обособленность этих популяций, по-видимому, отражает их адаптацию к особым абиотическим условиям в реках Карельского побережья Белого моря.

В качестве практической рекомендации следует отметить, что необходимо учитывать уникальность популяций рек Карельского побережья

Белого моря, и для восстановления численности этих популяций необходимо подбирать рыб из рек только этого района.

Таким образом, популяции атлантического лосося генетически дифференцированы. Среди них выделяются группы популяций Кольского полуострова, Карельского берега и Северного края. Можно предположить, что на первоначальном этапе после отступления ледника наибольшее значение для формирования картины генетического разнообразия имело расселение, в дальнейшем повышается значение воздействия на популяции селективных факторов, к которым также можно отнести хозяйственную деятельность человека.

#### **Глава 4. Мониторинг популяционной структуры атлантического лосося реки Нильмы в условиях резкого сокращения численности.**

В работах многих авторов (Веселов, Казаков, 1998, Казаков, 1998, McSpnnon, Gots, 1979, Wielak, Davidson, 1993, и др.) показано значительное снижение уловов атлантического лосося по всему ареалу. В этой связи важно проанализировать процессы, происходящие в популяционной структуре вида в условиях снижения численности. Поскольку в крупных реках с большим количеством притоков трудно оценивать изменения популяционной структуры в силу ее сложности, для мониторинга популяционной структуры атлантического лосося нами была выбрана короткая река Нильма.

В бассейне губы Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря) атлантический лосось обитает только в озерно-речной системе Нильмо. Было обнаружено только одно нерестилище лосося в водной системе, расположенное в среднем течении реки Нильмы. До начала 90-х гг. семга реки облавливалась по большей части местным населением. В начале 90-х гг. в районе реки была построена дорога, соединяющаяся с федеральной трассой, а также была построена туристическая база в деревне Нильма. Эти события позволили нам предположить, что неконтролируемый вылов семги увеличится, и это приведет к снижению численности популяции в реке.

Период наблюдений до 1994 г. мы выбрали в качестве относительно благополучного для обитания популяции. С 1989 по 1994 г. разновозрастная

молодь семги осваивала практически все пространство реки - от истока до устья (Кузищин, Новиков, 1994) Максимальная продолжительность жизни семги в реке составляла шесть лет (5+) Модальным возрастным классом в уловах были трехлетки (2+) Ежегодно в выборках регистрировались особи в возрасте 4+ и 5+. Смолтификация у нильменской семги происходил в возрасте 2+ и 3+ В период 1989-1994 гг. анадромная миграция производителей наблюдалась с июня по начало октября Структура нерестовой части популяции атлантического лосося в реке Нильме характеризовалась наличием ряда нерестовых групп производителей (в том числе осенней), различающихся продолжительностью морского нагула, размерами, сроками хода

В 1998-1999 гг. наблюдалось резкое сокращение площади реки, занимаемой молодь семги, - чаще всего она встречалась только в верхнем течении реки; на многих порогах, особенно в нижнем течении, она полностью отсутствовала В этот период произошло резкое изменение возрастной структуры Практически полностью исчезли старшевозрастные рыбы - в 1999 г не было выловлено даже четырехлетних рыб (3+), а модальным возрастным классом стали двухлетки (1+) В 1998-1999 гг в реку из моря заходили лишь отдельные единичные экземпляры производителей семги. По данным 1998-1999 гг практически невозможно дать какую-либо оценку соотношению групп производителей.

Сравнительный анализ размеров речных пестряток показал, что в выборках 1998-1999 гг длина рыб всех возрастных классов увеличилась по сравнению с таковой у рыб, выловленных в 1989-1994 гг. (табл 5) и сопровождалась увеличением темпа роста рыб в течение всей жизни, начиная с первого лета (рис 5) Изменения в темпе роста рыб сопровождалось изменением структуры чешуи. у рыб, выловленных в 1998-1999 гг., в годовых зонах формировалось большее число склеритов, ширина годовых зон заметно возросла (табл 6) По-видимому, увеличение темпа роста пестряток в последние годы связано с улучшением условий питания рыб, вызванного резким сокращением численности популяции и как следствие - уменьшением внутривидовой конкуренции.

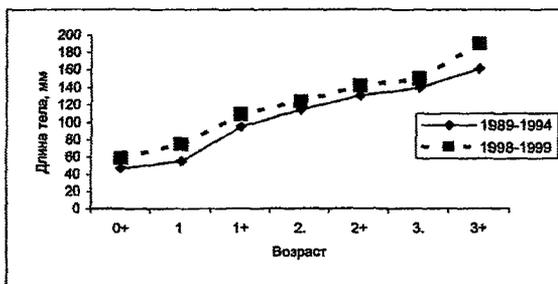


Рисунок 5 Рост молоди атлантического лосося р Нильмы в разные годы

Таблица 5 Размерная характеристика пестряток атлантического лосося р Нильмы в 1989-1994 и 1998-1999 гг \*\*

Период	Возрастной класс				
	0+	1+	2+	3+	4+
1989-1994	47 7 (86) 32-54	95 7 (114) 73-113	131 8 (179) 106-142	161 5 (96) 138-180	202 0 (15) 197-205
1998-1999	59 3 (25) 41-65	109 (56) 89-128	142 (44) 126-165	179 5(3) 174-181	-

Таблица 6 Количество склеритов и ширина годовых зон на чешуе атлантического лосося р Нильмы в 1989-1994 и в 1998-1999 гг \*\*\*

Год	Годовые зоны		
	1 год	2 год	3 год
1989-1994	10 8 (7-12) 8 9 (6-10)	12 2 (8-14) 9 2 (6 5-11)	13 8 (10-16) 10 8 (8-12)
1998-1999	12 3 (8-16) 10.3 (7 5-15 5)	14.2 (11-18) 12 8 (10-16 5)	15.2 (13-20) 14 1 (12-18.1)

Особь, нагуливающаяся в море в течение одного лета, не типичны для семги. Наличие рыб с одним летом морского нагула характерно для популяций близкого вида – кумжи (*Salmo trutta*), однако генетический анализ показал, что одна из пойманных нами нильменских особей с одним летом морского нагула - действительно лосось, а не гибрид его с кумжей. Возможно, что появление особей с одним летом морского нагула в популяции семги реки Нильмы может быть адаптацией популяции к условиям обитания в небольшой реке при снижении численности. Ранее было показано, что при снижении численности

\*\* над чертой - среднее, в скобках – объем выборки, под чертой - пределы варьирования

стад атлантического лосося длительность морского нагула может уменьшаться (Schaffer, Elson, 1975). Появление особей, нагуливающих в море одно лето при антропогенном воздействии обнаружено и в популяциях микижи *Parasalmo tulus* из некоторых рек западной Камчатки (Савваитова и др., 1997)

Таблица 7 Частоты аллелей в выборках молоди семги р. Нильмы, собранных в разные годы

Локусы	Годы					Тест на гомогенность		
	1994	1995	1996	1998	1999	df	$\chi^2$	P
<b>sAAT-4*</b>								
n	36	36	55	29	48			
100	0 847	0 861	0 964	0 931	0 760	4	21 35	<0.01
75	0.153	0 139	0 036	0 069	0 240			
<b>ESTD-2*</b>								
n	16	36	98	52	63			
100	0 969	0 972	0 990	0 990	1 000	4	4 37	>0 05
94	0 031	0 028	0 010	0 010	0 000			
<b>IDDH-2*</b>								
n	22	31	-	33	40			
100	0 795	0 633	-	0 833	0 513	6	35 97	<0.01
-100	0 205	0 267	-	0 167	0 200			
50	0.000	0 100	-	0 000	0 287			
<b>IDHP-3*</b>								
n	48	36	92	34	47			
100	0 292	0 444	0 359	0 971	0 255	4	101 67	<0.01
117	0 708	0 556	0 641	0.029	0 745			
<b>mMEP-2*</b>								
n	49	-	98	52	63			
100	0 429	-	0 332	0 596	0 579	3	28 36	<0.01
135	0 571	-	0 668	0 404	0 421			

Исследование генетической изменчивости популяции Нильмы показало, что все изученные локусы были полиморфными. При сравнении частот генов в выборках молоди семги, собранных в разные годы, достоверные различия отмечались для всех сравниваемых локусов, кроме ESTD-2\* (табл 5). Выборки, представленные особями разного года рождения, достоверно различались по частотам аллелей трех локусов (табл 8) Вследствие этих различий в частотах

\*\*\* над чертой – число склеритов в годовых зонах, под чертой ширина годовых зон в делениях окуляр-микрометра при увеличении 2X8, в скобках – пределы варьирования

выборки из реки Нильмы попадают в разные кластеры (рис. 2) на общей дендрограмме - кластер Кольского полуострова и кластер Карельского побережья

Таблица 8 Частоты аллелей в выборках семги р Нильмы разного года рождения

Локусы	Годы рождения			Тест на гомогенность		
	1993	1997	1998	df	$\chi^2$	P
<b>sAAT-4*</b>						
n	26	27	38			
100	0 885	0 944	0 842	2	3 24	>0 05
75	0 115	0 056	0 158			
<b>ESTD-2*</b>						
n	39	43	57			
100	0 962	1 000	1 000	2	7 78	<0.05
94	0 038	0 000	0 000			
<b>IDDH-2*</b>						
n	22	22	37			
100	0 636	0 795	0 514	4	20 55	<0.01
-100	0 273	0 182	0 175			
50	0 091	0 023	0 311			
<b>IDHP-3*</b>						
n	49	25	40			
100	0 357	0 840	0 275	2	44 14	<0.01
117	0 643	0 160	0 725			
<b>mMEP-2*</b>						
n	25	43	57			
100	0 500	0 605	0 588	2	1 54	>0 05
135	0 500	0 395	0 412			

Гибриды семги и кумжи выявлялись с помощью локуса ESTD-2\* В реке Нильма регулярно обнаруживались гибриды семги и кумжи (1993, 1996 и 1998) Гибридизация между семгой и кумжей свидетельствует о недостатке проходных самцов производителей семги на нерестилище

Изменения в структуре популяции семги, увеличение темпа роста молоди в речные годы жизни, сокращение пресноводного периода жизни сопровождалось и различиями в частотах генов Значительные различия в частотах генов между выборками атлантического лосося реки Нильмы, собранными в разные годы, нельзя считать обычным явлением Обычно при

сравнении выборок, взятых из одной популяции в разные годы, либо не обнаруживали достоверных различий в частотах генов (Титов и др., 2000, Sanchez et al., 1991, Hurrell, Price, 1993, и др.), либо отмечали различия в частотах аллелей отдельных локусов (Crozier, Moffett, 1989, Jordan et al., 1992, Moffett, Crozier, 1996, Tessier, Bernatchez, 1999). Поскольку для семги реки Нильмы изменение частот показано нами для нескольких локусов, то можно предполагать, что эффективная численность производителей ( $N_e$ ) в реке снизилась ниже критического значения, при котором возможно поддержание генетической стабильности популяции.

Таким образом, популяция семги из реки Нильмы в период до 1994 г. характеризовалась относительно сложной структурой численность молодежи была высокой, а ее возрастной состав насчитывал до шести возрастных классов. В целом эти параметры указывали на относительно благополучное состояние популяции. Однако в последующие годы, в результате снижения численности, структура популяции атлантического лосося в реке Нильме претерпела серьезные изменения. Кроме того, нарушилась и генетическая структура этой популяции. Следовательно, можно заключить, что происходящие изменения популяционной структуры свидетельствуют о неблагоприятном состоянии этой популяции.

## **Глава 5. Влияние хозяйственной деятельности на популяционную структуру атлантического лосося.**

Строительство большинства рыбоводных заводов связано с последствиями возведения гидротехнических сооружений на реках, которые влияют на естественное воспроизводство семги, становящееся либо ограниченным, либо невозможным в этих реках. Цель мониторинга генетических параметров – выявление в генетической структуре популяций изменений, вызванных естественными причинами или влиянием человека. Увеличение в естественных популяциях доли искусственно выращиваемых рыб повышает значение генетического мониторинга в условиях рыбоводных заводов. Рыбоводные заводы, действующие на территории Европейского Севера, выращивают молодь как от производителей только из «своей» реки, так

и от производителей из других рек Княжегубский и Кандалакшский рыбодные заводы выращивают потомство только от производителей из «чужих» рек из-за отсутствия «своих» производителей

Нами был проведен анализ генетической изменчивости между выборками, взятыми на рыбодных заводах в разные годы.

Таблица 9 Частоты аллелей \*100 полиморфных локусов в заводских выборках молоди от производителей из реки Кола

Завод	n	AAT-3*	IDDH-2*	IDHP-3*	MEP-2*	ESTD-2*	Источник
Тайбольский р/з	3600	-	-	0,885	0,454	0,915	Семенова, Слынько, 1988
Тайбольский р/з	50	0,775	0,490	0,890	0,720	0,880	Kazakov, Titov, 1993
Княжегубский р/з	50	0,850	0,450	0,820	0,520	0,900	Kazakov, Titov, 1993
Кандалакшский р/з	45	0,884	0,534	0,955	0,678	0,833	Наши данные
Княжегубский р/з	42	0,810	0,452	0,917	0,585	0,920	Наши данные
$\chi^2$		3,74	1,68	9,59	49,5	10,070	
p		>0,05	>0,05	0,05	<0,001	0,05	

Между нашими выборками молоди от производителей из реки Колы с Княжегубского и Кандалакшского рыбодных заводов достоверных различий не выявлено, тогда как сравнение с литературными данными показало высокодостоверное отличие по локусу MEP-2\* (табл. 9). В целом, проведенный нами генетический анализ потомства от производителей из реки Колы характеризуют работу Тайбольского рыбодного завода.

Таблица 10 Частоты аллелей \*100 полиморфных локусов в заводских выборках молоди от производителей из реки Умбы.

Завод	n	AAT-3*	IDDH-2*	IDHP-3*	MEP-2*	ESTD-2*	Источник
Умбский р/з	2062	-	-	0,90	0,54	0,81	Семенова, Слынько, 1988
Умбский р/з 1980	80	0,82	0,55	-	0,61	-	Титов, 1992
Умбский р/з	50	0,86	0,53	0,86	0,59	0,83	Kazakov, Titov, 1993
Умбский р/з	61	0,95	0,66	0,81	0,52	0,79	наши данные
Княжегубский р/з	51	0,88	0,53	0,83	0,51	0,79	наши данные
$\chi^2$		11,21	5,99	14,01	1,65	0,82	
p		0,011	>0,05	0,004	>0,05	>0,05	

В выборках молоди от производителей реки Умбы достоверные различия наблюдались по двум локусам (табл.10)

Таблица 11 Частоты аллелей \*100 полиморфных локусов в заводских выборках молоди от производителей из реки Онега.

Завод	n	AAT-3*	IDDH-2*	IDHP-3*	MEP-2*	ESTD-2*	Источник
Онежский р/з	400	-	-	1,00	0,75	1,00	Семенова, Слынько, 1988
Онежский р/з	50	0,91	1,00	0,97	0,60	1,00	Kazakov, Titov, 1993
Онежский р/з	50	0,96	1,00	0,98	0,82	1,00	наши данные
Онежский р/з	25	1,00	1,00	1,00	0,64	1,00	наши данные
Солзненский р/з	50	0,98	1,00	0,93	0,68	1,00	наши данные
$\chi^2$		8,95	-	47,92	17,69	-	
p		0,02	-	<0,001	0,001	-	

В выборках молоди от производителей реки Онеги появился «быстрый» аллель изоцитратдегидрогеназы IDHP-3\*, который отсутствовал здесь ранее, но присутствовал в карельских реках и реке Коле, откуда осуществлялись перевозки икры на завод и выпуск молоди в Онегу. Были обнаружены достоверные различия между выборками разных лет по всем полиморфным локусам (табл.11)

Таблица 12 Частоты аллелей \*100 полиморфных локусов в заводских выборках молоди от производителей из реки Солза.

Заводы	n	AAT-3*	IDDH-2*	IDHP-3*	MEP-2*	ESTD-2*	Источник
Солзненский р/з	50	0,76	0,79	0,88	0,48	0,96	Kazakov, Titov, 1993
Солзненский р/з	50	0,88	0,77	0,84	0,54	0,77	наши данные
Солзненский р/з	52	0,80	0,88	0,74	0,66	0,88	наши данные
$\chi^2$		4,94	5,11	7,15	7,28	16,38	
p		>0,05	>0,05	0,02	0,03	0,001	

В 1998 и 1999 гг. нами были взяты выборки молоди семги на Солзненском рыбозаводе. Сравнение с литературными данными показало достоверные различия по трем исследованным локусам (табл. 12)

Таблица 13 Частоты аллелей \*100 полиморфных локусов в заводских выборках из реки Кереть

Заводы	n	AAT-3*	IDDH-2*	IDHP-3*	ESTD-2*	Источник
Выгский р/з	50	0,87	0,56	0,49	0,95	Андряшева, 1995
Выгский р/з	50	0,94	0,67	0,32	0,87	наши данные
$\chi^2$		2,85	2,56	5,99	3,89	
p		>0,05	>0,05	0,02	0,05	

Исследовали выборку сеголетков семги реки Кереть, взятых на Выгском рыбоводном заводе в 1999 г. Для сравнения использованы данные по частотам аллелей, взятой на этом заводе в 1995 г. (Андряшева, неопубл. данные). Выявлены достоверные различия по частотам аллелей локуса IDHP-3\*

Таким образом, в большинстве заводских выборок отмечены достоверные изменения в частотах аллелей, которые в естественных условиях для стабильных популяций атлантического лосося не отмечались. Данные процессы происходят в первую очередь вследствие недостаточности численности производителей (низкий  $N_e$ ), используемых на рыбоводных заводах, а также производимых перевозок икры и молоди из разных регионов. По данным ряда авторов (Салмов, 1981, Кулида, 1986, Студенов, 1995), в условиях рыбоводной практики отмечаются изменения в структуре популяции: соотношение самцов и самок, длительность морского нагула, соотношение «осенней» и «летней» группы производителей. Подобные изменения наблюдались нами и в естественных условиях при снижении численности атлантического лосося в реке Нильма. Следовательно, в целях сохранения популяций атлантического лосося Европейского Севера России необходимо оздоровление рек и восстановление нерестилищ. Искусственное воспроизводство не спасет «лосося без рек».

Таким образом, в результате снижения численности атлантического лосося происходят процессы, изменяющие как биологические, так и генетические характеристики популяций. Считается, что эти процессы снижают приспособленность вида к условиям окружающей среды (Verspoor et al., 2005). Таким образом, в целях сохранения вида необходимо проводить мониторинг не только биологических, но и генетических параметров, которые в первую очередь указывают на негативные процессы в популяциях, снижающие приспособленность вида в целом.

### **Выводы.**

1. Атлантический лосось Европейского Севера дифференцирован по генетическим характеристикам и подразделен на три группы: Карельского берега, Кольского полуострова и Северного края. Выявлено значительное

генное разнообразие этих популяций ( $G_{st}=16,4\%$ , на долю между регионами приходится 9,7%, между реками внутри регионов – 6,7% от общего разнообразия).

2. Обнаружена клинальная изменчивость частот аллеля ESTD-2\*94 Клина характеризовалась увеличением частоты аллеля ESTD-2\*94 от границ Норвегии с максимальными частотами в популяциях Кольского полуострова и уменьшением его частоты вдоль Карельского побережья Белого моря

3. Популяции рек Карельского берега генетически отличаются от других популяций Белого моря Для этих популяций характерны наиболее высокие частоты аллеля IDHP-3\*117.

4. Показано, что в условиях снижения численности особей изменяется популяционная структура атлантического лосося снижается модальный возраст смолтов и максимальный возраст «карликовых» самцов, изменяется темп роста.

5 Показаны достоверные изменения в частотах аллелей полиморфных локусов в популяции в условиях резкого снижения численности.

6 В условиях искусственного разведения происходят значительные изменения в частотах полиморфных генов В популяции реки Онеги, выявлен аллель IDHP-3\*117, ранее не обнаруживаемый в выборках

#### Список работ опубликованных по теме диссертации.

- 1 Пономарева Е.В., Пономарева МВ, Кузицин КВ, Новиков ГГ Особенности полового созревания и экологическая дифференциация молоди семги р Нильма // Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря Материалы VII международной конференции. СПб., 1998 с. 45-46
- 2 Махров АА, Пономарева Е.В., Афанасьев КИ, Новиков ГГ Изменение генетической структуры популяций и гибридизация кумжи (*Salmo trutta* L.) и семги (*Salmo salar* L.) р Нильма (Карельский берег Белого моря) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера Материалы II (XXV) международной конференции, Петрозаводск, 22-26 ноября 1999. Петрозаводск, 1999 с. 155-156
- 3 Афанасьев КИ, Пономарева Е.В., Строганов АН, Новиков ГГ О генетической изменчивости атлантического лосося // Атлантический лосось (биология, охрана, воспроизводство). Международная конференция, тезисы докладов, Петрозаводск, 4-8 сентября 2000 Петрозаводск, 2000 с 7

4. Пономарева М.В., Пономарева Е.В., Кузицин К.В., Махров А.А Структура популяции и состояние воспроизводительной системы атлантического лосося (*Salmo salar* L.) небольшой реки Нильмы (Карельский берег Белого моря) // Материалы V научной конференции Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова 10-11 августа 2000 М., 2000 с 88-94.
- 5 Махров А.А., Артамонова В.С., Пономарева Е.В. Перевозки заводской молоди семги в «чужие реки» и их влияние на генетическую структуру популяций // Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России Материалы научно-практической конференции, Адлер, 24-27 сентября 2001. Краснодар, 2001 с. 74-75
- 6 Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Кузицин К.В., Махров А.А., Афанасьев К.И., Новиков Г.Г Межгодовые изменения структуры популяции и генетической изменчивости атлантического лосося (*Salmo salar* L.) небольшой реки Нильмы (Белое море) // Вопросы ихтиологии, 2002, т 42, №3. с. 347-355.
- 7 Пономарева Е.В., Махров А.А., Скаала О., Щуров И.Л., Кузицин К.В Генетическое разнообразие популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) рек Карельского берега Белого моря // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н. М Книповича, Мурманск, 23-25 апреля 2002 Мурманск, 2002. с 167-168
- 8 Пономарева Е.В., Махров А.А., Афанасьев К.И., Новиков Г.Г, Экологическое и генетическое разнообразие атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Белого и Баренцева морей // Сб. материалов IV (XXVII) международной конференции посвященной памяти профессора Л.А. Жакова «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера», Вологда, 5-10 декабря 2005 Вологда, 2005 с 70-72
- 9 Строганов А.Н., Новиков Г.Г., Афанасьев К.И., Малинина Т.В., Рубцова Г.А., Пономарева Е.В., Калабушкин Б.А. Селективное воздействие длительности периода критических температур на некоторые аллозимные локусы атлантического лосося *Salmo salar* L. (Salmonidae) // Генетика, 2006, т 42, №10 с. 1397-1405
10. Пономарева Е.В., Пономарева М.В Влияние антропогенных факторов на популяционную структуру атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Сб материалов IV конференции «Биоразнообразие Урала и сопредельных территорий», Оренбург, 26-30 мая 2006 Оренбург, 2006 с 56-58.
- 11 Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Кузицин К.В Экологический и генетический мониторинг популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) реки Нильмы // Проблемы устойчивого функционирования водных и наземных экосистем Сб тр международной конференции, Ростов-на-Дону, 9-12 октября 2006 Ростов-на-Дону, 2006 с. 35-37

Подп. в печать 03.09.07 Объем 1,5 п. л. Тираж 100 экз. Заказ 290

ВНИРО 107140, Москва, В. Красносельская, 17

*Гонимы*  
03 09 07