

УДК 597.553.2.574.32.575.174

СТРУКТУРА И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МАЛЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КУМЖИ *SALMO TRUTTA* КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

© 2014 г. Е. В. Пономарева*, **, К. В. Кузицин*, А. А. Волков***, Н. В. Гордеева****, М. В. Пономарева*, Е. А. Шубина**

* Московский государственный университет

** Институт физико-химической биологии Московского государственного университета – НИИФХБ МГУ, Москва

*** Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва

**** Институт общей генетики РАН – ИОГЕН, Москва

E-mail: kponom@mail.ru

Поступила в редакцию 11.10.2012 г.

Изучены фенетическое разнообразие (типы жизненной стратегии, возрастной и половой составы, биологические особенности), уровень антропогенного воздействия и генетическая изменчивость по пяти микросателлитным локусам небольших популяций кумжи *Salmo trutta* прол. Великая Салма Белого моря (Кандалакшский залив). Уровень фенетического и генетического разнообразия в малых популяциях сопоставим с таковыми из крупных водных систем. Установлена значительная пространственная дифференциация популяций, расположенных на расстоянии менее 15 км. Для исследованных популяций характерно низкое аллельное и генное разнообразие. Выявлены временные различия между выборками по отдельным локусам. Обосновывается положение, что малые популяции кумжи могут рассматриваться как природные эталоны для проведения мониторинга популяций кумжи и среды их обитания в краткосрочной и долгосрочной перспективах.

Ключевые слова: кумжа *Salmo trutta*, биоразнообразие, структура популяций, жизненные стратегии, генетическая изменчивость, микросателлиты, природные эталоны.

DOI: 10.7868/S0042875214010093

Кумжа *Salmo trutta* – широко распространённый вид лососёвых рыб, характеризуется высоким уровнем географической, экологической, морфологической и генетической изменчивости (Берг, 1948; Барач, 1962; Осинов, 1984; Elliott, 1994; Осинов, Берначе, 1996; Кузицин, 1997). Широкий диапазон параметров среды обитания, воздействующий на популяции кумжи, ограниченный поток генов между ними и существование многочисленных изолятов создают на ареале вида высокую степень мозаичности фенетического разнообразия и генетической дифференциации популяций (Алтухов и др., 1997). Кумжа в нашей стране промыслом не используется, но с конца XX в. стала популярным объектом спортивного рыболовства. Однако к настоящему времени многие популяции кумжи в результате антропогенного воздействия существенно деградировали, во многом утерев свою природную структуру, а большинство водоёмов, где она обитает, претерпели серьёзную антропогенную трансформацию. В связи с этим для сохранения и устойчивого использования вида актуальной является разработка экологического прогноза и оценка популяционных аспектов устойчивости кумжи к внешним воздействиям (природным и

антропогенным). Одним из способов такой оценки является прогнозирование состояния популяций на основе тенденций генетической и морфо-экологической изменчивости (Решетников, 1980; Савваитова и др., 1988; Савваитова, Кузицин, 1998). Особый интерес для мониторинга и прогнозирования состояния вида в целом приобретают природные популяции кумжи, сохранившие свою естественную структуру.

В бассейне Белого моря кумжа не являлась объектом аквакультуры, её перевозки носили ограниченный характер. Небольшие водоёмы, в которых она обитает, часто расположены в труднодоступных районах, до сих пор многие из них остаются в первозданном состоянии. В связи с этим цель исследования – изучение характера фенетического разнообразия и генетической изменчивости малых популяций кумжи в пространстве и времени. В задачи входило выяснение структуры популяций, расположенных на близком расстоянии друг от друга, оценка генетической изменчивости популяций во времени и влияния антропогенного воздействия на генетическую изменчивость популяций.

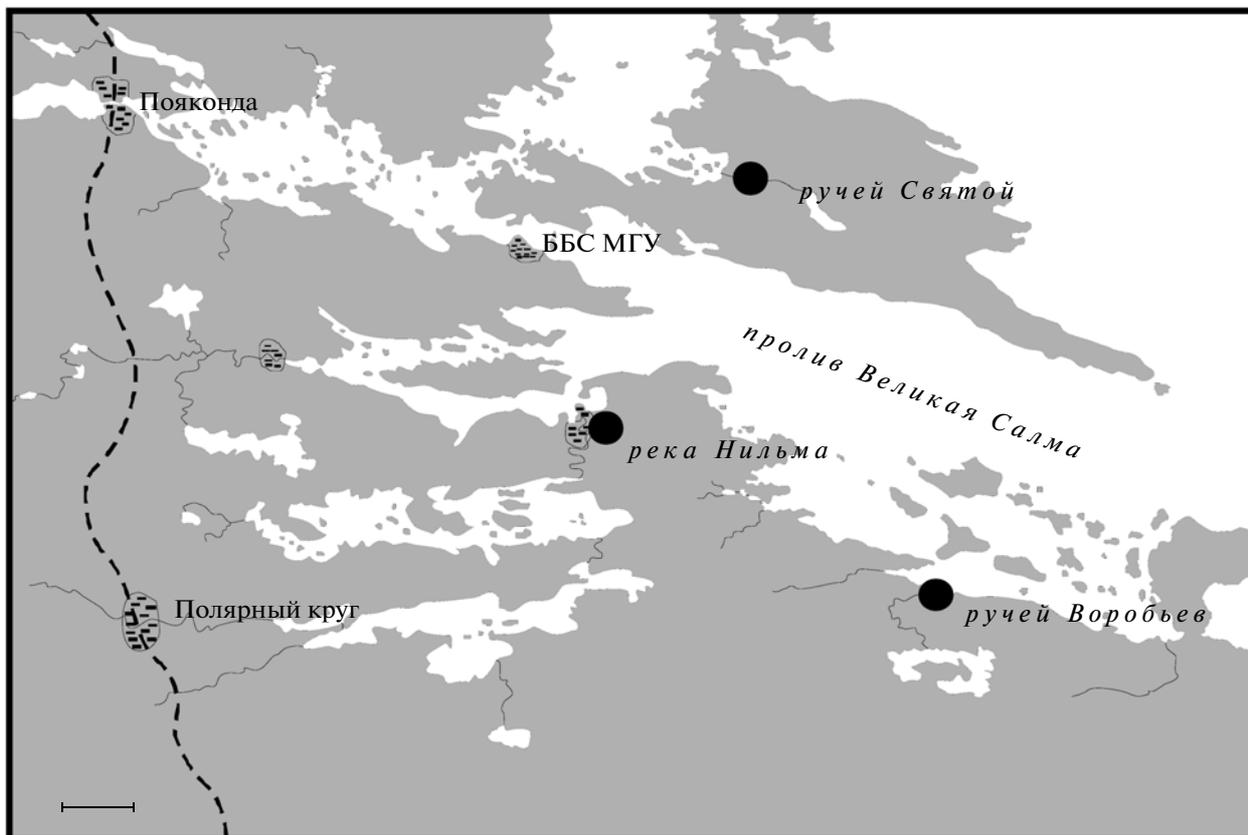


Рис. 1. Карта-схема района проведения исследований: (●) — место сбора материала. Масштаб: 3 км.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве модельных выбраны три популяции кумжи, населяющие водоёмы в бассейне прол. Великая Салма, Кандалакшский залив Белого моря (рис. 1). Эти популяции являются объектами многолетнего мониторинга (Кузищин, 1997; Кузищин и др., 1995, 1998; Махров и др., 1999). Водоёмы, где обитает кумжа, представляют собой озёрно-речные системы: озеро является истоком ручья или речки, впадающих в море. Площадь озёр варьирует от 0.84 до 18.56 км², длина ручьёв — от 4.2 до 6.7 км, расход воды в устье — от 0.2 до 2.1 м³/с; все водоёмы расположены в таёжной зоне, воздействие климатических факторов на них сходно (Кузищин, 1997). Особенностью озёрно-речной системы р. Нильма является симпатричное обитание в ней кумжи и атлантического лосося *Salmo salar* (Кузищин, Новиков, 1994).

Сбор материала проводили в 1989–1999 гг., из года в год рыб отлавливали стандартным набором орудий лова (удебные снасти, ставные сети, электролов), места и режим лова были неизменными во все годы. Все пойманные рыбы подвергнуты биологическому анализу (Правдин, 1966). Определяли численность производителей методом прямого учёта на нерестилищах и плотность мо-

лоди на контрольных участках. Степень антропогенного воздействия, в первую очередь незаконного вылова, оценивали по данным собственных наблюдений, личных бесед с лицами, осуществлявшими лов, и по персональным сообщениям источников, вызывающих доверие. Всего на разные виды анализа собран 1251 экз., объём использованного материала приводится в соответствующих таблицах.

Большая часть генетических исследований кумжи Белого моря проведена на основе аллозимной изменчивости (Осинов 1984; Казаков 1990; Осинов, Берначе, 1996; Махров и др., 1999). Для этой методики необходимы замороженные образцы тканей хорошей сохранности, тогда как во многих случаях, например в результате лова по принципу поймал–отпустил, доступным источником ДНК может служить только чешуя. Поэтому применяли метод анализа микросателлитной ДНК, позволяющий исследовать чешуйный материал, дающий представление о временной изменчивости в популяциях (Nielsen et al., 1999).

ДНК выделяли из чешуи (в чешуйных книжках) фенол-хлороформным методом (Taggart et al., 1992). Для анализа были выбраны один тетра-нуклеотидный локус *Ssa197* (O'Reily et al., 1996)

Таблица 1. Характеристика и кодовые обозначения выборок кумжи *Salmo trutta*, исследованных с помощью микросателлитного анализа

Водная система	Год сбора	Объём выборки, экз.	№ выборки	Обозначение выборки
Река Нильма	1992	38	1	НИЛ92
	1994	63	2	НИЛ94
	1995	11	3	НИЛ95
	1997	14	4	НИЛ97
	1998	28	5	НИЛ98
	1999	11	6	НИЛ99
Святой ручей	1994	16	7	СВ94
	1995	40	8	СВ95
Воробьёв ручей	1992	4	9	ВР92-94
	1994	12	9	ВР92-94
	1995	10	10	ВР95
	1998	28	11	ВР98-99
	1999	3	11	ВР98-99

и четыре динуклеотидных: *Ssa85* (O'Reily et al., 1996), *SSOSL456* (GenBank: Z69645.1), *Str60* и *Str73* (Estoup et al., 1993). Смесь для полимеразной цепной реакции (ПЦР) состояла из: 20 нг экстрагированной геномной ДНК, 2.5 мкл 10× буфера для ПЦР, 2.0 mM MgCl₂, 0.5 мкМ каждого праймера, 0.7 ед. Taq ДНК-полимеразы; объём смеси доводили до 20 мкл деионизованной водой. Амплификацию проводили в термоциклере "MJ Research PTC-100". ПЦР проводили по следующей схеме: при температуре 95°C – 2 мин; далее 8 циклов при 90° по 15 с; затем серия циклов с понижением температуры на 0.5°C (с 62°C до температуры отжига праймеров 58°C) (Touch-down) 30 с; при 70°C – 30 с; далее 34 цикла при 90°C по 15 с, при 58°C – 15 с, при 70°C – 20 с; заключительная элонгация при 72°C – 10 мин. В случае слабой выработки ПЦР-продукта число циклов увеличивали до 55. Для разделения амплифицированных фрагментов ПЦР-продукт наносили в 6%-ный полиакриламидный гель и проводили электрофорез при 300 V в течение 2–3 ч в 1× ТБЕ-буфере (Маниатис и др., 1984). Для определения длин фрагментов использовали стандарт "20bp DNA Ruler" (BioRad, США). Гели окрашивали бромистым этидием и сканировали с помощью сканера гелей Turphoon 8600. Длины аллелей определяли с использованием программы "1D Image Analysis Software Version 3.5". Ошибки генотипирования, выпадения длинных аллелей и наличие нуль-аллелей проверяли с помощью программы Micro-checker (Van Oosterhout et al., 2004). Характеристики исследованных выборок, использованных для генетического анализа, приведены в табл. 1. Небольшие выборки из руч. Во-

робьёв (1992 г. – $n = 3$ экз. и 1999 г. – $n = 4$) были объединены с выборками ближайших лет, так как объединённые выборки по всем локусам достоверно не различались.

Материал обрабатывали с помощью стандартных методов статистического анализа. Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга с использованием точного теста (Guo, Thompson, 1992) и равновесие по сцеплению рассчитывали в программе GENEPOP 3.1c (Raymond, Rousset, 1995). Генетическая дифференциация популяций и пар популяций на основе попарной Θ_{ST} оценки (Weir, Cockerham, 1984) и 95%-ный доверительный интервал определяли методом бутстрепа всех локусов по программе FSTAT 2.9.1 (Goudet, 1995). Также мы использовали эту программу для расчёта аллельного (El Mousadik, Petit, 1996) и генного разнообразия (Nei, 1978). Матрицу попарных генетических расстояний Nei (Nei, 1978) вычисляли в программе TFGA 1.3 (Miller, 1997). Взаимное расположение выборок отображали методом многомерного шкалирования на основе матрицы несмешённых генетических расстояний Nei (Nei, 1978). Для этого анализа использовали программный пакет STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура популяций. Вид кумжа на ареале демонстрирует большие вариации в параметрах жизненной стратегии. В пределах мигрантного и резидентного типов выделяются частные варианты: ручьёвой, или карликовый, – весь жизненный цикл реализуется в небольших ручьях, рыбы ведут осёдлый образ жизни, самцы и

самки созревают при мелких размерах; о з ё р н о - р е ч н о й — нерест и первые 2–3 года жизни проходят во впадающих или вытекающих из озера ручьях, нагул — в озере; э с т у а р н ы й — после 3–4 лет жизни в реке особи из неё скатываются, задерживаясь в солоноватых водах эстуария, где нагуливаются, не уходя в море; и п р о х о д н о й — после 2–4 лет жизни в реке особи уходят на нагул в море до полового созревания (Кузищин и др., 1994; Кузищин, 1997, 2010). В изученных нами популяциях кумжи выявлены особи со всеми известными типами жизненной стратегии. Наиболее сложный состав наблюдается в системе Святой ручей (табл. 2). Примечательно, что значительное разнообразие типов жизненной стратегии наблюдается в малых популяциях, где численность производителей весьма низкая, причём в системе Воробьёв ручей численность нерестового стада на протяжении периода наблюдений составляет менее двух десятков особей.

Во всех трёх популяциях кумжи особи с разным типом жизненной стратегии не образуют обособленных группировок — размножение в пределах каждой из водных систем происходит на единственном и едином для всех рыб нерестилище, расположенном в ручье или реке. На нерестилищах зарегистрирован совместный нерест озёрно-речных, проходных и карликовых особей. Среди нерестящихся производителей встречаются любые сочетания особей с разными вариантами жизненной стратегии (Кузищин, Новиков, 2001; Кузищин, 2010). В целом границы между группировками с разным типом жизненной стратегии относительны: по данным мечения и анализа регистрирующих структур, обнаружена трансформация типа жизненной стратегии в онтогенезе особи. Например, карликовые ручьевые рыбы после первого нереста могут уходить в озеро или скатываться в море, проходные особи, выжившие после первого нереста, уходят в озеро и превращаются в озёрно-речных.

Возрастной состав производителей в изученных водных системах довольно простой — подавляющее большинство рыб созревает в возрасте 2–3 лет, продолжительность жизни не превышает 8 лет. Повторность нереста более или менее хорошо выражена у рыб с озёрно-речным типом жизненной стратегии, тогда как проходные и ручьевые рыбы в подавляющем большинстве случаев размножаются только один раз в жизни (табл. 2).

Ручьи и река являются нерестово-выростными угодьями, где происходит размножение и молодь проводит первые годы жизни. Смолтификация и скат в море во всех водных системах происходит в возрасте 2+–3+, чаще скатываются особи в возрасте 3+ (60–80% покатников во всех трёх популяциях). Рыбы нагуливаются в море на акваториях, примыкающих к устьям рек: по данным мечения, проходные особи во время морского нагула не

уходят более чем на 3–5 км от устья ручьёв. Все особи проходной кумжи нагуливаются около 3.5 мес. (с середины июня по конец сентября), в течение которых происходит половое созревание. Зимовка в море не обнаружена, кумжа с проходной жизненной стратегией во всех изученных популяциях представлена особями биографической группы р.0+. После морского нагула самцы и самки заходят с гонадами IV стадии зрелости. Заход проходных рыб из моря в ручьи и реку наблюдается в течение всего сентября. Миграция вверх по течению и выход в озеро происходит без смолтификации и в более молодом возрасте — 1+–3+, чаще в 2+ (60–70% мигрантов во всех популяциях). Нагул в озёрах происходит 1–3 года до полового созревания, чаще всего кумжа с озёрно-речным типом жизненной стратегии представлена особями биографической группы р.2+. Заход озёрно-речных рыб на нерест в Святой и Воробьёв ручьи происходит в октябре, непосредственно перед нерестом, в р. Нильма — в июне.

Параметры структуры популяции изменяются во времени. Как правило, в наибольшей степени меняется доля резидентных рыб: в отдельные годы в водных системах Воробьёв ручей и р. Нильма отсутствовали резидентные (карликовые) самки. По годам варьируют показатели среднего возраста полового созревания, доля повторно нерестующих особей, возрастной состав смолтов, соотношение особей с разными типами жизненной стратегии. Наблюдаемые изменения в структуре популяций кумжи находятся в зависимости от условий окружающей среды и от численности вида, но при этом не выходят за пределы нормы реакции данной популяции (Кузищин, 2010).

Антропогенное воздействие на экосистемы водоёмов и популяции кумжи. В настоящее время в бассейнах водотоков и по берегам озёр отсутствуют разрабатываемые месторождения полезных ископаемых и сельскохозяйственные угодья. В середине XX в. в регионе проводились массовые рубки леса, но к концу столетия состояние лесного покрова стабилизировалось. В бассейне р. Нильма для обеспечения лесосплава русло в нескольких местах было заключено в “короба” — деревянные настилы с боковыми бревенчатыми стенками, но сейчас они разрушились, и река на большем своём протяжении приобрела естественный облик. Тем не менее величина вылова кумжи из исследуемых популяций различна.

В наименьшей степени затронута воздействием человека популяция кумжи водной системы Святой ручей, расположенной на о-ве Великий, территория которого входит в состав Кандалакшского заповедника. Доступ человека к ручью и озеру практически исключён, изъятие рыб происходит крайне редко в результате браконьерского лова (данные сотрудников заповедника). Из года

Таблица 2. Морфоэкологическая характеристика исследованных популяций кумжи *Salmo trutta*

Параметры	Водная система / тип жизненной стратегии												
	Святой ручей				Воробьев ручей				река Нильма				
	П	Э	ОР	К	П	ОР	К	П	ОР	К	П	ОР	К
Число производителей на нерестилищах, экз/год	$\frac{34-44}{37}$												
Доля производителей, %	$\frac{26-30}{28.8}$	$\frac{9-11}{10.1}$	$\frac{52-55}{54.3}$	$\frac{5-8}{6.8}$	$\frac{31-32}{31.6}$	$\frac{58-61}{59.7}$	$\frac{8-11}{9.1}$	$\frac{23-26}{24.7}$	$\frac{63-69}{66.7}$	$\frac{8-11}{9.3}$	$\frac{39-71}{51}$	$\frac{8-11}{9.3}$	$\frac{8-11}{9.3}$
Плодовитость, икринок	$\frac{805-1297}{1003}$	—	$\frac{490-1249}{846}$	$\frac{83-132}{105}$	$\frac{833-1302}{1088}$	$\frac{471-1102}{857}$	$\frac{80-122}{95}$	$\frac{897-1382}{1109}$	$\frac{453-2973}{917}$	$\frac{79-121}{103}$	$\frac{19571-64577}{38590}$	$\frac{79-121}{103}$	$\frac{79-121}{103}$
Популяционная плодовитость, икринок/год	$\frac{14397-34156}{19635}$												
Возрастной состав, лет:*													
— самки	$\frac{3-6}{3.9}$	—	$\frac{3-8}{4.8}$	$\frac{3-4}{3.3}$	$\frac{2-3}{2.9}$	$\frac{3-7}{4.5}$	$\frac{3}{3.0}$	$\frac{2-3}{2.8}$	$\frac{3-9}{4.8}$	$\frac{3}{3.0}$	$\frac{2-3}{2.4}$	$\frac{3-9}{4.8}$	$\frac{3}{3.0}$
— самцы	$\frac{2-5}{3.1}$	—	$\frac{2-6}{3.4}$	$\frac{2-4}{2.9}$	$\frac{2-3}{2.6}$	$\frac{2-5}{3.2}$	$\frac{2-4}{2.7}$	$\frac{2-3}{2.4}$	$\frac{3-6}{3.7}$	$\frac{2-3}{2.7}$	$\frac{2-3}{2.4}$	$\frac{3-6}{3.7}$	$\frac{2-3}{2.7}$
Возраст полового созревания, лет:*													
— самки	$\frac{3-4}{3.1}$	—	$\frac{3-4}{3.4}$	$\frac{3-4}{3.3}$	$\frac{2-3}{2.9}$	$\frac{3-4}{3.2}$	$\frac{3}{3.0}$	$\frac{2-3}{2.8}$	$\frac{2-4}{3.1}$	$\frac{3}{3.0}$	$\frac{2-3}{2.8}$	$\frac{2-4}{3.1}$	$\frac{3}{3.0}$
— самцы	$\frac{2-3}{2.3}$	—	$\frac{2-4}{2.9}$	$\frac{2-3}{2.4}$	$\frac{2-3}{2.4}$	$\frac{2-3}{2.7}$	$\frac{1-3}{2.2}$	$\frac{2-3}{2.5}$	$\frac{2-4}{3.1}$	$\frac{1-3}{2.2}$	$\frac{2-3}{2.5}$	$\frac{2-4}{3.1}$	$\frac{1-3}{2.2}$
Кратность нереста (доля рыб), %:													
— самки	1 (60)	—	2 (52)	1 (100)	1 (100)	2 (73)	1 (100)	1 (100)	2 (58)	1 (100)	1 (100)	2 (58)	1 (100)
— самцы	1 (80)	—	2 (60)	1 (80)	1 (100)	2 (75)	1 (90)	1 (100)	2 (62)	1 (83)	1 (100)	2 (62)	1 (83)
Средняя плотность молоди**, экз/м ²	$\frac{3.14-3.29}{3.21}$												
	$\frac{0.85-2.44}{1.22}$												

Примечание. П — проходная, ОР — озёрно-речная, Э — эстуарная, К — ручьевая; над чертой — пределы варьирования показателя по годам, под чертой — среднее многолетнее; * — средневозращенный возраст; ** — все возрастные классы.

Таблица 3. Уровень антропогенного воздействия на популяции кумжи *Salmo trutta*

Параметры	Водная система		
	Святой ручей	Воробьёв ручей	река Нильма
Период года с наибольшим уровнем воздействия	Конец сентября	Август–сентябрь	Июль–октябрь
Орудия лова	Ставная сеть в устье ручья	Удочка, ставные сети в устье ручья	Удочка, спиннинг, нахлыст, подводное ружье, ставные сети
Рыболовное усилие	Низкое, одна случайная постанова сети	В августе 5–6 удочек; одна ставная сеть в течение 5–10 сут. в устье в конце сентября	До 10 удочек, 5–6 спиннингов, 2–3 нахлыста в июле–сентябре; 4–5 ставных сетей в реке в сентябре–октябре
Число изымаемых рыб, экз/год:			
– производители	Два–три проходных	Пять–шесть проходных, одна–две резидентные самки	23–52, из них до 10–15 проходных, остальные – озёрно-речные
– молодь	Около 10–15	50–100, в среднем 70	300–500, в среднем около 400

в год на нерестилищах регистрировалось сходное число производителей, а на контрольных участках перекаатов плотность молоди оставалась практически неизменной в разные годы, вариация была минимальная по сравнению с другими водоёмами (табл. 2). Фактически популяция кумжи из системы Святой ручей находится в первозданном состоянии.

Водная система Воробьёв ручей удалена от населённых пунктов и дорог, однако в летнее время окрестности ручья Воробьёв используются туристами для стоянок. Объектом незаконного лова в ручье является молодь кумжи длиной 120–180 мм, но её массового вылова не происходит, так как в разгар туристического сезона (август) в ручье падает уровень воды, и молодь затаивается в труднодоступных для применения удебных снастей местах. Вылов проходных производителей браконьерами ставными сетями происходит осенью, во время их хода из моря, но число изымаемой кумжи невелико, так как заходящие в ручей немногочисленные рыбы обходят выставленные порядки сетей. Вылова озёрно-речных рыб практически не бывает, ибо они скрытны, появляются в верхнем течении ручья непосредственно перед нерестом и проводят на нерестилищах всего один–два дня. Поэтому в целом изъятие рыб из популяции водной системы Воробьёв ручей невелико. В то же время эта популяция крайне уязвима: небольшие размеры ручья в районе нерестилищ не обеспечивают производителям кумжи надёжного укрытия, и в случае проникновения туда браконьеров в момент нереста возможно почти полное изъятие производителей и, следовательно, полное выпадение поколения из популяции.

Наиболее сильное антропогенное воздействие оказывается на популяцию кумжи водной системы р. Нильма. Деревня в устье реки располагалась с давних времён (по некоторым оценкам, с конца XVII в.), однако кумжа как промысловый объект не использовалась по крайней мере с середины XIX в. (Якобсон, 1914). В настоящее время помимо деревни Нильмо-Губа в устье реки функционирует туристический центр, автомобильная дорога с усиленным покрытием пересекает реку в среднем течении, вдоль берегов проложены тропы. Главный фактор воздействия – прямой вылов производителей и молоди. Несмотря на то что правилами спортивного и любительского рыболовства Республики Карелия лов кумжи запрещён, тем не менее незаконный её вылов происходит в течение всего лета. По нашим оценкам, в разные годы незаконное изъятие составляет от 40 до 50 производителей кумжи, из которых более половины – самки. Таким образом, в некоторые годы численность нерестовой популяции к моменту нереста может снижаться на 50–60% и составлять менее половины захода. В наибольшей степени изъятие происходит рыбаками-туристами, а также браконьерами для незаконной продажи. Весьма значительно изъятие молоди кумжи в течение всего безлёдного периода. По оценочным данным, всеми рыбаками-браконьерами за летний сезон вылавливается 500–800 экз. разновозрастной молоди, среди которой около 20–30 экз. составляют смолты, совершающие пократную миграцию (табл. 3). Ежегодно в течение летнего сезона происходит существенное уменьшение плотности молоди на контрольных участках. Так, если в июне (до начала туристического сезона) плотность молоди на контрольных участках со-

ставляет 2.3–2.7 экз/м², то в сентябре – только 0.9–1.4 экз/м². Таким образом, популяция р. Нильма находится в наиболее угрожаемом и относительно нестабильном состоянии.

Генетические особенности. Значения наблюдаемой (H_E) и ожидаемой (H_O) гетерозиготности, число аллелей на локус (A) в каждой выборке приведены в табл. 4. Ни одного отклонения от равновесия Харди–Вайнберга в 55 тестах не наблюдалось. Это может служить указанием на отсутствие сколько-нибудь изолированных экологических группировок, иначе наблюдался бы дефицит гетерозигот. Ни в одном из тестов не выявлено неравновесие по сцеплению.

Множественный тест на генетическую дифференциацию показал значимые различия не во всех попарных сравнениях между выборками из разных популяций (табл. 5), различия между временными выборками из одних и тех же водоёмов сохранялись после поправки Бонферони для множественных тестов (Rice, 1989). Анализ по локусам показал, что по критерию χ^2 выборка 1992 г. р. Нильма отличается значимо по локусу *SsoSL456* от выборок 1994 ($p < 0.05$), 1995 ($p < 0.001$) и 1998 гг. ($p < 0.001$); по локусу *Ssa197* от выборок 1998 ($p < 0.05$) и 1999 гг. ($p < 0.05$); суммарно по всем локусам от выборок 1994 ($p < 0.05$), 1995 ($p < 0.05$) и 1998 гг. ($p < 0.05$). Количественная оценка генетической дифференциации (Θ_{ST}) показала низкий уровень дифференциации (от 0 до 0.03) между временными выборками, за исключением выборки р. Нильма 1992 г. (от 0.03 до 0.11). Дифференциация между выборками из разных популяций варьировала от 0.03 до 0.18 (средняя 0.067, 95%-ный доверительный интервал 0.028–0.105 по бутстреп-тесту). Исключение составляет значение Θ_{ST} между выборками из Нильмы 1999 г. и выборками из Святого ручья. Число выявленных аллелей на локус варьирует от 2 до 4 (табл. 4). Рассчитанное аллельное разнообразие групп выборок по водоёмам очень низкое для микросателлитных локусов: р. Нильма – 1.766, Святой ручей – 1.842, Воробьёв ручей – 2.046. В этих группах выборок также наблюдаются низкие значения внутрипопуляционного генетического разнообразия (H_S) – соответственно 0.206, 0.242 и 0.264. Среднее значение H_S по всем локусам исследуемых групп составляет 0.237, общее генетическое разнообразие (H_T) – 0.253.

На графике многомерного шкалирования выборки из одной популяции расположены ближе относительно друг друга, чем относительно выборок из соседних рек, за исключением выборки из р. Нильма 1992 г. (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные популяции кумжи, несмотря на их небольшую численность, демонстрируют весьма высокий уровень сложности структуры популяций. В составе каждой из них обнаружены практически все известные для вида симпатричные экологические группировки, которые, по сути, являются вариантами мигрантной и резидентной жизненных стратегий. При этом во всех популяциях равновесие резко смещено в сторону преобладания рыб с мигрантной жизненной стратегией – проходной или озёрно-речной. Именно такие производители вносят решающий вклад в воспроизводство каждой из популяций, а роль резидентной “форели” минимальна. Такая структура популяций является типичной для кумжи карельского и терского берегов Белого моря (Суслова, 1969; Евсин, 1976; Ершов, 1985; Салманов, 1991; Черницкий, 1993). Такие параметры структуры популяций, как возрастной состав производителей (более простой у проходных и более сложный у озёрно-речных) и смолтов, соотношение полов у производителей (самки резко преобладают у проходных рыб, самцы – среди резидентных) и повторность нереста (повторно нерестующие преобладают среди озёрно-речных рыб), в изученных популяциях также хорошо соответствуют таковым кумжи из других водоёмов бассейнов Белого, Баренцева и Норвежского морей (Халтурин, 1970; Дирин, 1985; Казаков, 1985, 1987; Berg, Berg, 1987; Черницкий 1993, 1994; Elliott, 1994). Таким образом, уровень фенетического разнообразия и параметры структуры популяций кумжи из трёх изученных водных систем бассейна прол. Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря полностью сопоставимы с другими более многочисленными популяциями из более крупных водоёмов Карелии и Кольского п-ова.

Исследованные популяции кумжи, в том числе и вследствие своей небольшой численности, достаточно хорошо демонстрируют ответные реакции на антропогенное воздействие, причём степень выраженности ответных реакций коррелирует с уровнем негативного воздействия. Так, для кумжи из водной системы Святой ручей, которая находится на историческом уровне численности и природной структуры, характерно наиболее высокое разнообразие типов жизненной стратегии и сложный возрастной состав. В то же время в сходной по размеру и строению водной системе Воробьёв ручей, где происходит периодический вылов молоди и взрослых рыб, а значит снижение численности и плотности рыб, уровень фенетического разнообразия ниже, а возрастной состав проще. Однако общий уровень воздействия на популяцию кумжи из Воробьёва ручья относительно небольшой (изымается главным образом неполовозрелая молодь), поэтому численность произво-

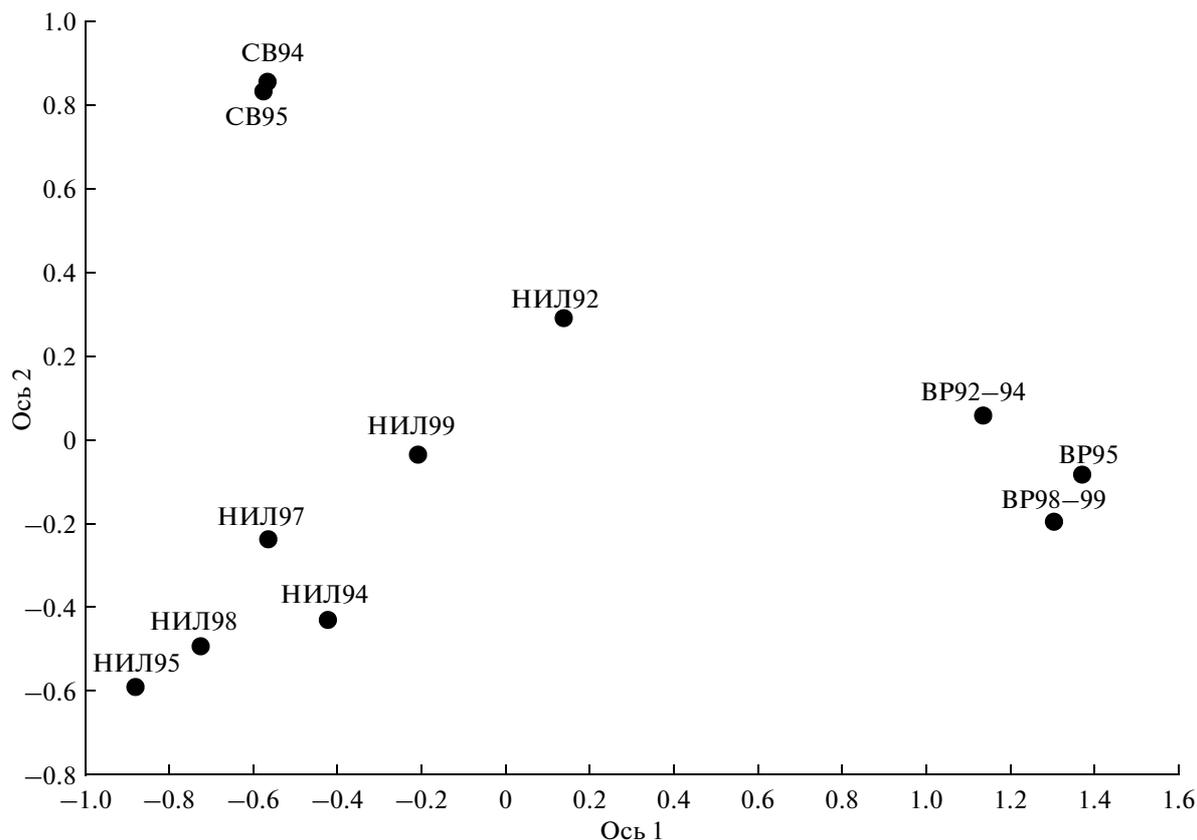


Рис. 2. Расположение изученных выборок кумжи *Salmo trutta* в пространстве основных осей, отображённое методом многомерного шкалирования на основе матрицы генетических дистанций (Nei, 1978): НИЛ – р. Нильма, СВ – Святой ручей, ВР – Воробьёв ручей; 92–99 – годы сбора.

дителей, биологические и генетические параметры структуры популяции сохраняются более или менее стабильными на протяжении периода наблюдений.

Наиболее сильное негативное антропогенное воздействие оказывается на популяцию кумжи из р. Нильма. Его уровень в отдельные годы столь велик, что численность производителей и популяционная плодовитость сокращаются в несколько раз по сравнению со смежными годами. Это приводит к существенным межгодовым колебаниям возрастного состава и числа повторно нерестующих рыб. Так, на следующий год после резкого снижения численности родительского стада среди производителей существенно возрастает доля повторно нерестующих рыб старшего возраста – с 30–40 до 70–75%. Своеобразный “запас прочности” популяции кумжи р. Нильма обеспечивается за счёт особей с озёрно-речным типом жизненной стратегии, которые большую часть года проводят в озере, играющем роль убежища-рефугиума от вылова их человеком. В результате в отдельные годы вклад в воспроизводство отдельных поколений кумжи существенно варьирует,

что, по-видимому, выражается в резких флуктуациях генетической структуры популяции.

Известно, что изменения в экосистеме вызывают сдвиги вариационных кривых морфологических и генетических признаков и, если экологическая сукцессия идёт в постоянном направлении, можно ожидать постоянных изменений морфоэкологической структуры популяций (Решетников, 1980; Савваитова, Кузицин, 1998). Если направленное воздействие неблагоприятных факторов сохранится, могут произойти изменения, способные нарушить природное равновесие. Тем не менее в настоящее время в популяции кумжи р. Нильма наблюдается скорее колебательная природа изменчивости генетических и биологических параметров, которые пока ещё не выходят за границы исторически сложившегося оптимума.

Аллельное и генетическое разнообразие в популяциях кумжи из водоёмов в бассейне прол. Великая Салма, оценённое по одним и тем же микросателлитным локусам, очень низкое по сравнению с популяциями кумжи из других регионов (Hansen et al., 2002; Heggenes et al., 2006; Campos

Таблица 4. Показатели генетического разнообразия в выборках кумжи *Salmo trutta*

Лocus (всего аллелей)	Показатели	Выборки														
		НИЛ92	НИЛ94	НИЛ95	НИЛ97	НИЛ98	НИЛ99	СВ94	СВ95	ВР92-94	ВР95	ВР98-99				
<i>Str73</i> (3)	A	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3
	X-V тест (p)	0.361	0.438	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.237	0.573	0.408
	H _E	0.381	0.328	0.235	0.293	0.269	0.351	0.219	0.200	0.557	0.565	0.544	0.548	0.438	0.500	0.548
	H _o	0.368	0.381	0.273	0.357	0.321	0.454	0.250	0.175	0.438	0.500	0.548	0.548	0.438	0.500	0.548
	n	38	63	11	14	28	11	16	40	16	10	31	31	16	10	31
<i>Str60</i> (2)	A	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	X-V тест (p)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.543	0.338	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	H _E	0.100	0.047	0.095	0.069	0.036	0.117	0.420	0.341	0.117	0.180	0.032	0.032	0.117	0.180	0.032
	H _o	0.105	0.048	0.100	0.071	0.037	0.125	0.333	0.282	0.125	0.200	0.032	0.032	0.125	0.200	0.032
	n	38	63	10	14	27	10	15	39	16	10	31	31	16	10	31
<i>Ssa197</i> (4)	A	2	3	2	3	2	4	3	3	2	3	2	3	2	3	3
	X-V тест (p)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.067	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	H _E	0.076	0.134	0.236	0.196	0.168	0.248	0.227	0.163	0.170	0.340	0.252	0.258	0.170	0.340	0.252
	H _o	0.079	0.143	0.273	0.214	0.185	0.273	0.250	0.125	0.188	0.440	0.258	0.258	0.188	0.440	0.258
	n	38	63	11	14	27	11	16	40	16	10	31	31	16	10	31
<i>Ssa85</i> (2)	A	2	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	2
	X-V тест (p)	1.000	1.000	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	1.000	—	1.000	1.000
	H _E	0.026	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.095	0.092	0.097	0.000	0.095	0.092
	H _o	0.026	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.100	0.097	0.097	0.000	0.100	0.097
	n	38	63	11	14	28	11	16	40	16	10	31	31	16	10	31
<i>SsoSL456</i> (2)	A	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	X-V тест (p)	0.090	0.800	0.552	0.591	0.253	0.535	1.000	0.461	0.483	0.483	1.000	1.000	0.483	0.483	1.000
	H _E	0.362	0.494	0.484	0.497	0.500	0.463	0.451	0.430	0.342	0.375	0.331	0.355	0.342	0.375	0.331
	H _o	0.473	0.476	0.636	0.643	0.509	0.364	0.438	0.375	0.313	0.300	0.355	0.355	0.313	0.300	0.355
	n	38	63	11	14	28	11	16	40	16	10	31	31	16	10	31

Примечание. A – число аллелей, X–V тест (p) – значение вероятностей отклонения от равновесия Харди–Вайнберга, H_E, H_o – ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность, n – объём выборки; обозначения выборок см. в табл. 1.

Таблица 5. Матрица сравнения выборок кумжи *Salmo trutta* из разных водоёмов и разных лет сбора

Выборки	Выборки										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	—	0.04635	0.01776	0.21485	0.00965	0.68116	0.00276	0.00365	0.00860	0.00520	0.00009
2	0.0346	—	0.50436	0.99765	0.67336	0.50631	0.00042	0.00004	0.00002	0.00007	0.00002
3	0.1101	0.0060	—	0.84895	0.91964	0.47195	0.07713	0.07025	0.00091	0.00205	0.00002
4	0.0377	-0.0184	-0.0141	—	0.88036	0.90865	0.13760	0.18653	0.00464	0.00262	0.00016
5	0.0653	-0.0056	-0.0143	-0.0192	—	0.35107	0.00258	0.00080	0.00009	0.00015	0.00002
6	-0.0042	-0.0151	0.0148	-0.0249	-0.0003	—	0.43936	0.37656	0.20273	0.17507	0.03780
7	0.0597	0.0607	0.0581	0.0363	0.0661	0.0027	—	0.95878	0.00062	0.00095	0.00002
8	0.0348	0.0463	0.0614	0.0268	0.0534	-0.0020	-0.0183	—	0.00002	0.00007	0.00002
9	0.0482	0.1054	0.1718	0.1047	0.1458	0.0404	0.1221	0.1220	—	0.59578	0.75864
10	0.1015	0.1448	0.1760	0.1285	0.1765	0.0641	0.1363	0.1583	-0.0267	—	0.6336
11	0.0696	0.1239	0.1868	0.1229	0.1597	0.0633	0.1564	0.1533	-0.0190	-0.0177	—

Примечание. Ниже диагонали — попарные значения генетической дифференциации (Θ_{ST}), выше диагонали — попарные значения p (критерий χ^2); номера выборок см. в табл. 1.

et al., 2007). В нашем исследовании анализ показал высокую степень генетической дифференциации популяций, разделённых расстоянием менее 15 км ($\Theta_{ST} = 0.067$). Сходная оценка межпопуляционной генетической дифференциации ($G_{ST} = 0.069$) популяций кумжи прол. Великой Салмы была получена по аллозимным маркерам (Махров и др., 1999), несмотря на то что при сравнении двух маркеров микросателлиты должны быть более чувствительными к дифференциации популяций из-за более высокой мутационной скорости (Estoup et al., 1998). Близкие значения мультилокусной оценки (F_{ST}) по микросателлитам и аллозимам были получены и в других исследованиях популяций кумжи (Estoup et al., 1998). При сравнении изменчивости по аллозимам и микросателлитам в исследовании испанских популяций кумжи G_{ST} были одного порядка, тогда как общая генетическая изменчивость (H_T) различалась почти в 15 раз (0.053 для аллозимов и 0.737 — для микросателлитов) (Corujo et al., 2004). В нашем исследовании генетические характеристики ($H_T = 0.253$, $H_S = 0.237$), полученные по микросателлитам, близки к оценкам, полученным по аллозимам — $H_T = 0.153$, $H_S = 0.129$ (Махров и др., 1999). Близкие значения генного разнообразия по обоим маркерам, по-видимому, связаны с небольшим числом выявленных аллелей в локусах как аллозимов, так и микросателлитов. Совпадение F_{ST} -оценок по аллозимным локусам с селективно-нейтральными маркерами, по мнению Алтухова с соавторами (Алтухов и др., 1997), связано с тем, что усреднённый по всем локусам

F_{ST} для аллозимов может рассматриваться как нейтральный, тогда как по отдельным аллозимным локусам F_{ST} -оценки могут значительно различаться, отражая действие отбора. Очень низкий уровень внутривидовой генетической изменчивости и высокое значение популяционной дифференциации были получены для *Salmo marmoratus* — вида, находящегося под угрозой исчезновения (Fumagalli et al., 2002). В этом исследовании авторы предполагают, что наблюдаемые значения этих параметров являются следствием генетического дрейфа из-за низкой численности вида, находящегося под угрозой исчезновения. Также низкие значения генетического разнообразия выявлены в популяциях кумжи, вселённых в озёра Норвегии. Во многом этот факт объясняется эффектом основателя вследствие изначально небольшого числа выпущенных рыб (Sønstebo et al., 2008). Таким образом, полученные нами оценки генетического разнообразия являются следствием прежде всего низкой численности родительского стада во всех исследованных популяциях.

Исследованные нами популяции, особенно Святого ручья, находятся в относительно стабильных условиях окружающей среды на протяжении длительного времени. Кроме того, кумжа заселяла этот регион в послеледниковый период без вмешательства человека. Но из-за обитания в небольших водоёмах эти популяции не могут обладать высокой численностью. В связи с этим мы можем предположить, что в этих популяциях генетический дрейф приводит к снижению генетического разнообразия. Причиной этого является

невысокая доля проходных рыб во всех популяциях и нагул в море вблизи устьев ручьёв (Кузищин и др., 1998). В результате происходит снижение уровня обмена генами между популяциями (даже несмотря на то, что они расположены недалеко друг от друга), что приводит к высокой популяционной дифференциации. Для кумжи этих водоёмов свойственна очень высокая степень изменчивости морфологических признаков, выражающаяся в выработке практически в каждом водоёме специфических черт (Кузищин и др., 1998). Возможно, к увеличению степени дифференциации этих популяций приводит и высокий уровень локальной адаптации, так как каждый из водоёмов характеризуется своеобразными чертами гидрологии и гидрохимическим составом (Кузищин, 1997). Ранее в ряде работ была прослежена взаимосвязь локальной адаптации и потока генов в определении генетической структуры естественных популяций (Garant et al., 2007; Dionne et al., 2008). По-видимому, выявленная нами генетическая структура популяций кумжи прол. Великая Салма в целом характерна для малых водных систем, в которых может обитать этот вид, и характеризуется низким внутривидовым генетическим разнообразием при значительной межпопуляционной дифференциации.

В двух популяциях изменение частот генов между выборками не наблюдается, тогда как наиболее ранняя выборка из р. Нильма (1992 г.) достоверно отличается по ряду локусов от выборок других лет. Кроме того, между выборками разных лет из р. Нильма и Воробьёва ручья выявлены достоверные различия по частотам аллелей нескольких аллозимных локусов (Осинов, Берначе, 1996; Махров и др., 1999). Как и в нашем исследовании, по аллозимным локусам не установлены различия между выборками из Святого ручья. Возможно, большая временная изменчивость, полученная по аллозимным маркерам, связана с тем, что они часто не являются нейтральными и находятся под действием отбора. В больших популяциях кумжи отмечена временная стабильность по микросателлитным маркерам (Nielsen et al., 1999; Hansen et al., 2002; Campos et al., 2007), хотя между поколениями установлены временные различия (Laikre et al., 2002). В основном временная изменчивость выявлялась в популяциях лососёвых, обитающих в нестабильных условиях окружающей среды (Heath et al., 2002; Østergaard et al., 2003). В настоящее время основные факторы, приводящие к нестабильности среды, являются антропогенными: вырубка лесов, перелов, выпуск искусственно разводимых рыб. Мы предполагаем, что временная нестабильность в генетической структуре популяции из р. Нильма происходит вследствие перелова, из-за которого уменьшился эффективный размер популяции (N_e). Помимо кумжи временное различие в ча-

стотах аллелей аллозимов было показано для атлантического лосося из той же р. Нильма (Пономарева и др., 2002). Факт перелова производителей и атлантического лосося и кумжи косвенно может подтверждаться поимками их межвидовых гибридов в разные годы, что также свидетельствует о недостатке производителей обоих видов (Махров и др., 1999). Таким образом, мы можем предположить, что размер популяции кумжи р. Нильма в целом ниже, чем критическое значение, необходимое для поддержания стабильной популяции. Тем не менее другие две популяции показали стабильность частот. Известно, что участие в нересте принимают производители разных возрастных классов: от 2+ до 4+ в р. Нильма, от 1+ до 5+ в руч. Воробьёв и от 2+ до 7+ в руч. Святой (Кузищин, 1997, 2010). Перекрытие поколений, участвующих в нересте, увеличивает эффективную численность популяций, способствуя поддержанию временной стабильности. Следует отметить, что в Нильме наблюдался наименьший возраст производителей, тогда как в Святом – наибольший. В облавливаемой популяции в первую очередь изымают крупных рыб, о чём свидетельствует снижение доли рыб старших возрастных групп в нарушенных популяциях. В бассейне Великой Салмы самцы кумжи начинают созревать в возрасте 1+, и уже могут принимать участие в нересте, тогда как самки должны достичь определённого размера и чаще всего созревают в возрасте 3+ (табл. 3). Вследствие неконтролируемого вылова изменяется соотношение вклада полов в генофонд поколений, что также снижает эффективную численность популяции. Таким образом, в результате несбалансированного вылова рыб снижается перекрываемость поколений и в нересте принимают участие меньше возрастных классов, тем самым снижается генетическая устойчивость популяций.

Таким образом, наши исследования позволили выявить популяцию, находящуюся в нестабильном состоянии, – это популяция водной системы р. Нильма. Однако решения по её сохранению должны приниматься на основе сравнительного популяционно-генетического анализа, в том числе и о возможном вселении рыб для восстановления популяций. Данные, полученные из архивных материалов, необходимо использовать при формировании донорских популяций для восстановления исчезнувших или находящихся под угрозой популяций и для оценки их временной стабильности. Известно, что вселённые (искусственно воспроизводимые) особи кумжи имеют большую смертность в море, чем естественные (Ruzzante et al., 2004), и в целом имеют худшую выживаемость и меньший генетический вклад в донорскую популяцию (Hansen, 2002; Алтухов, 2003; Алтухов и др., 2004; Ayllon et al., 2006), что свидетельствует о невысокой эффективности

этих мер. Если в популяции сохраняется численность для поддержания самовоспроизводства, то такие искусственные пересадки не являются необходимыми. Часто достаточно усилить контроль вылова рыб из популяций, установив полный запрет на применение любых орудий лова в бассейне реки. По-нашему мнению, в р. Нильма достаточно именно этих мер для восстановления стабильности популяции кумжи.

В рыбохозяйственной практике редко уделяют внимание небольшим популяциям рыб, хотя они вносят особый вклад в разнообразие вида и определяют значительную часть общего генофонда вида. Наше исследование показало, что небольшие популяции, расположенные на расстоянии <15 км, обладают высокой степенью фенетического разнообразия и генетической дифференциации при естественном низком внутривидовом генетическом разнообразии, причём популяции остаются достаточно стабильными во времени. Кроме того, наше исследование демонстрирует полезность анализа архивных материалов для оценки временной стабильности популяций и применения полученных результатов для сохранения генетического разнообразия вида.

Обнаружено, что такие малые популяции кумжи более уязвимы к изменению окружающей среды, чем крупные, и требуют особого внимания к их охране. Потеря даже маленьких популяций приводит к снижению общего генного разнообразия вида и, как следствие, к снижению потенциала вида к адаптации в изменяющихся условиях. В то же время даже в малых популяциях кумжа демонстрирует полный спектр экологической изменчивости, свойственной виду в целом. Поэтому, анализируя особенности фенетического и генетического разнообразия в малых популяциях, фактически можно оценивать ситуацию, складывающуюся в других более крупных водоёмах.

В связи с этим именно малые популяции кумжи, обитающие в небольших водоёмах, представляют собой природный резерв биоразнообразия вида, так как обладают всеми главнейшими чертами, свойственными виду в целом и могут рассматриваться как природный эталон, мониторинг которых позволит установить их связь с параметрами внешней среды, степенью антропогенного воздействия на экосистемы водоёмов, а также оценить масштабы и характер изменений структуры биоразнообразия вида в краткосрочной и долгосрочной перспективах. Кроме того, малые популяции могут быть применены для оптимизации режима использования этого вида и восстановления его подорванных популяций. По-видимому, одной из наиболее эффективных мер использования малых популяций кумжи может быть эффективная охрана в сочетании со спор-

тивным рыболовством по принципу поймал—отпустил.

Работа поддержана грантом “Ведущие научные школы” (НШ-2104.2008.4) и Федеральным агентством по науке и инновациям в рамках ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (госконтракты 02.740.11.0461, 14.740.11.0633, 14.740.11.0165 15).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 431 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 288 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др. 2004. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 619 с.
- Барач Г.П. 1962. Черноморская кумжа (лосось-форель). Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 112 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресноводных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Дирин Д.К. 1985. К изучению экологии и размерно-возрастной изменчивости озерной кумжи в Карелии // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л.: Изд-во ЗИН РАН. С. 61–93.
- Евсин В.Н. 1976. Морфометрические особенности и изменчивость локальных стад осенней кумжи *Salmo trutta* L. бассейна Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 6. С. 100–111.
- Ершов П.Н. 1985. К биологии кумжи рек Пила и Шогуй Кольского полуострова // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л.: Изд-во ЗИН РАН. С. 94–119.
- Казаков Р.В. 1985. Морфологическая характеристика нагульной кумжи *Salmo trutta* m. *lacustris* Тикшеозера (Северная Карелия) // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН РАН. С. 19–25.
- Казаков Р.В. 1987. Сравнительная морфологическая характеристика смолтов семги и кумжи из р. Пялица (Белое море) // Тр. ГосНИОРХ. № 263. С. 68–125.
- Казаков Р.В. 1990. Искусственное формирование популяций проходных рыб. М.: Агропромиздат, 238 с.
- Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 280 с.
- Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососевых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... док. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузищин К.В., Новиков Г.Г. 1994. Морфоэкологическая дифференциация молоди семги *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* в небольших потоках (Северная Карелия) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 479–485.
- Кузищин К.В., Новиков Г.Г. 2001. Топография нерестилищ и экология нереста кумжи *Salmo trutta* L. в водоемах бассейна Белого моря // Тез. докл. 8-й регион. науч.-практ. конф. “Проблемы изучения, рационального

- использования и охраны природных ресурсов Белого моря". Архангельск: Изд-во СевПИРО. С. 146–148.
- Кузицин К.В., Махров А.А., Новиков Г.Г. 1994. Модель жизненного цикла молоди кумжи // Тез. докл. IV совещ. по лососевидным рыбам. М.: Изд-во ВНИРО. С. 57–59.
- Кузицин К.В., Махров А.А., Новиков Г.Г. 1995. О некоторых механизмах формообразования у кумжи *Salmo trutta* L. // Тез докл. 6-й регион. конф. "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря". СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 127–128.
- Кузицин К.В., Махров А.А., Новиков Г.Г. 1998. Морфометрические особенности кумжи *Salmo trutta* L. из водоемов бассейна пролива Великая Салма // Проблемы лососевых на европейском Севере. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 31–50.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 480 с.
- Махров А.А., Кузицин К.В., Новиков Г.Г. 1999. Генетическая дифференциация кумжи (*Salmo trutta* L.) побережья пролива Великая Салма (Белое море) // Генетика. Т. 35 № 7. С. 969–975.
- Осинов А.Г. 1984. К вопросу о происхождении современного ареала кумжи *Salmo trutta* L. (Salmonidae): данные по биохимическим маркерам генов // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 11–24.
- Осинов А.Г., Берначе Л. 1996. "Атлантическая" и "Дунайская" филогенетические группы кумжи *Salmo trutta* complex: генетическая дивергенция, эволюция, охрана // Там же. Т. 36. № 6. С. 762–786.
- Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Кузицин К.В. и др. 2002. Межгодовые изменения структуры популяции и генетическая изменчивость атлантического лосося *Salmo salar* реки Нильмы (Белое море) // Там же. Т. 42. № 3. С. 347–355.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 322 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В. 1998. Тенденции в изменении морфометрических показателей проходной формы микижи *Salmo mykiss* из рек северо-западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 218–230.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Груздева М.А. 1988. Динамика морфобиологических показателей микижи *Salmo mykiss* из реки Кишимшина (Камчатка) во временном аспекте // Там же. Т. 28. Вып. 2. С. 213–221.
- Салманов А.В. 1991. Анализ изменчивости пластических признаков ручьевой форели (*Salmo trutta* m. *fario*) реки Пулоньги // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 235. С. 122–141.
- Сулова Г.Н. 1969. Наблюдения над кумжей некоторых рек бассейна Белого моря // Изв. ГосНИОРХ. Т. 65. С. 135–140.
- Халтурин Д.К. 1970. Исследования биологии кумжи (*Salmo trutta* L.) Карельского перешейка // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 2. С. 319–332.
- Черницкий А.Г. 1993. Миграция и переход в морскую воду молоди лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве: Дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 420 с.
- Черницкий А.Г. 1994. Длина и возраст смолтов атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta*. Аптиты: КНЦ РАН, 19 с.
- Якобсон Р.П. 1914. Отчет по обследованию рыболовных угодий Александровского и Кемского уездов Архангельской губернии // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 3. Вып. 2. С. 84–167.
- Ayllon F., Moran P., Garcia-Vazquez E. 2006. Maintenance of a small anadromous subpopulation of brown trout (*Salmo trutta* L.) by straying // Freshwat. Biol. V. 51. P. 351–358.
- Berg O.K., Berg M. 1987. Migrations of the sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vårdnes River in Northern Norway // J. Fish. Biol. V. 31. P. 113–121.
- Campos J.L., Posada D., Caballero P., Moran P. 2007. Spatio-temporal genetic variability in sea trout (*Salmo trutta*) populations from north-western Spain // Freshwat. Biol. V. 52. P. 510–524.
- Corujo M., Blanco G., Vázquez E., Sánchez J.A. 2004. Genetic structure of northwestern Spanish brown trout (*Salmo trutta* L.) populations, differences between microsatellite and allozyme loci // Hereditas. V. 141. P. 258–271.
- Dionne M., Caron F., Dodson J.J., Bernatchez L. 2008. Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation // Mol. Ecol. V. 17. P. 2382–2396.
- Elliott J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford: Oxford Univ. Press, 286 p.
- El Mousadik A. Petit R.J. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) endemic to Morocco // Theor. Appl. Genetics. V. 92. P. 832–839.
- Estoup A., Presa P., Krieg F. et al. 1993. (CT)n and (GT)n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout) // Heredity. V. 71. P. 488–496.
- Estoup A., Rousset F., Michalakis Y. et al. 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*) // Mol. Ecol. V. 7. P. 339–353.
- Fumagalli L., Snoj A., Jesenšek D. et al. 2002. Extreme genetic differentiation among the remnant populations of marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia // Mol. Ecol. V. 11. P. 2711–2716.
- Garant D., Forde S.E., Hendry A.P. 2007. The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation // Functional Ecol. V. 21. P. 434–443.
- Goudet J. 1995. FSTAT, Version 1.2: a computer program to calculate F-statistics // J. Heredity. V. 86. P. 485–486.
- Guo S.W., Thompson E.A. 1992. Performing the exact test for Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles // Biometrics. V. 48. P. 361–372.
- Hansen M.M. 2002. Estimating the long-term effects of stocking domesticated trout into wild brown trout (*Salmo trutta*) populations: an approach using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples // Mol. Ecol. V. 11. P. 1003–1015.
- Hansen M.M., Ruzzante D.E., Nielsen E.E. et al. 2002. Long-term effective population sizes, temporal stability of genetic composition and potential for local adaptation in anadromous brown trout (*Salmo trutta*) populations // Ibid. V. 11. P. 2523–2535.

- Heath D.D., Busch C., Kelly J., Atagi D.Y. 2002. Temporal change in genetic structure and effective population size in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Ibid.* V. 11. P. 197–214.
- Heggenes J., Røed K.H., Hansen M.M. 2006. Do dams increase genetic diversity in brown trout (*Salmo trutta*)? Microgeographic differentiation in a fragmented river // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 15. P. 366–375.
- Laikre L., Järvi T., Johansson L. 2002. Spatial and temporal population structure of sea trout in the island of Gotland, Sweden, delineated from mitochondrial DNA // *J. Fish Biol.* V. 60. P. 49–71.
- Miller M.P. 1997 Tools for population genetic analysis (TFPGA) 1.3. A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data (<http://www.marks-geneticsoftware.net/tfpga.htm>).
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics.* V. 89. P. 583–590.
- Nielsen E.E., Hansen M.M., Loeschcke V. 1999. Analysis of DNA from old scale samples: technical aspects, applications and perspectives for conservation // *Hereditas.* V. 130. P. 265–276.
- O'Reily P.T., Hamilton L.C., McConnell S.K., Wright J.M. 1996. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. P. 2292–2298.
- Østergaard S., Hansen M.M., Loeschcke V., Nielsen E.E. 2003. Long-term temporal changes of genetic composition in brown trout (*Salmo trutta* L.) populations inhabiting an unstable environment // *Mol. Ecol.* V. 12. P. 3123–3135.
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): a population genetics software for exact tests and ecumenicism. // *J. Heredity.* V. 86. P. 248–249.
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests // *Evolution.* V. 43. P. 223–225.
- Ruzzante D.E., Hansen M.M., Meldrup D., Ebert K.M. 2004. Stocking impact and migration pattern in an anadromous brown trout (*Salmo trutta*) complex: where have all the stocked spawning sea trout gone? // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 1433–1444.
- Sønstebo J. H., Borgstrøm R., Heun M. 2008. High genetic introgression in alpine brown trout (*Salmo trutta* L.) populations from Hardangervidda, Norway // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 17. P. 174–183.
- Taggart J.B., Hynes R.A., Prodohl P.A., Ferguson A. 1992. A simplified protocol for routine total DNA isolation from salmonid fishes // *J. Fish Biol.* V.40. P. 963–965.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. 2004. Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes.* V. 4. P. 535–538.
- Weir B.S., Cockerham C.C. 1984. Estimating F statistics for the analysis of population structure // *Evolution.* V. 38. P. 1358–1370.