



ЮРЦЕВА АНАСТАСИЯ ОЛЕГОВНА

Юрцева

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR L.*)
В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И АКВАКУЛЬТУРЕ**

Специальность: 03.02.06 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

20 ОКТ 2011

Санкт-Петербург – 2011

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии Биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Чмилевский Дмитрий Алексеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Дорофеева Евгения Алексеевна

доктор биологических наук, профессор
Кудерский Леонид Александрович

Ведущая организация:

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

Защита диссертации состоится «2» ноября 2011 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 при Учреждении Российской академии наук Зоологическом институте РАН по адресу: 199034 г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 1, факс (812)328-2941.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Зоологического института РАН.

Автореферат разослан «1» октября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



В.Г. Сиделева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.), проходную форму которого на европейском Севере России называют семгой, является одним из наиболее ценных видов промысловых рыб, обитающих на северо-западе Российской Федерации. С каждым годом возрастает значение этого вида как объекта спортивного рыболовства и аквакультуры. Атлантический лосось заходит на нерест более чем в 150 рек России и размножается примерно в 550 притоках этих рек, что свидетельствует о значительном внутривидовом разнообразии (Kazakov, 1993; Казаков-Веселов, 1998).

К настоящему времени, по оценкам специалистов, состояние популяций атлантического лосося в водоемах России достигло критического уровня (Петренко, Титов, 1999; Кудерский, 2001; Матишов и др., 2010) и их будущее сложно прогнозировать (Веселов, Казаков, 1998; Lajus et al., 2001). В силу этих причин, изучение биологического разнообразия и оценка состояния природных популяций этого вида, сохранившихся до настоящего времени, являются весьма актуальными.

Одним из наиболее информативных подходов к изучению биоразнообразия и состояния популяций рыб является анализ изменчивости морфологических признаков, который позволяет оценивать приспособительные особенности популяций к локальным условиям обитания и стабильность развития особей в различных популяциях (Захаров, Яблоков, 1985; Захаров, 1987). В связи с этим, особое значение приобретает исследование остеологических признаков черепа, поскольку известно, что у всех видов семейства Salmonidae наблюдается значительная внутри- и межвидовая изменчивость этих признаков (Tchernavin, 1937; Берг, 1955; Дорофеева, 1967, 1975, 1982, 1985, 1989, 1998; Световидов и др., 1975; Шапошникова, 1975; Савваитова и др., 1977; Васильева, 1980, 1983; Романов, 1983; Kirczuk, Domagala, 2003). Однако на фоне хорошо изученной межвидовой остеологической изменчивости, сведения о внутривидовой, межпопуляционной изменчивости остеологических признаков у лососевых рыб немногочисленны (Васильева, 1977; Медведева, 1980; Medvedeva, Savvaitova 1981; Сергиенко, 1982; Зелинский, 1976 б, 1985; Романов, 2008).

Вследствие сокращения численности природного атлантического лосося все большее значение с каждым годом приобретает культивирование рыб этого вида, которое проводится в двух направлениях: для искусственного поддержания и восстановления популяций, а также для товарного выращивания. Молодь рыб, полученная и выращенная в условиях рыбоводного завода, выпускается в естественные местообитания для пополнения природных популяций. В связи с этим, оценка качества культивируемой молоди приобретает особое значение.

Цель исследования – изучение изменчивости остеологических признаков атлантического лосося в естественных условиях и при культивировании, и оценка влияния на них рыбоводных мероприятий.

Задачи исследования:

1. На основании изучения изменчивости остеологических характеристик оценить степень дифференциации молоди лосося из природных популяций Северо-запада России.
2. Оценить влияние условий рыбоводных заводов Северо-запада России на остеологические признаки молоди атлантического лосося путем сравнительного изучения культивируемых и генетически сходных рыб из природных популяций.
3. Изучить влияние биотехнологий, применяемых в условиях аквакультуры (вакцинации и голодания), на степень изменчивости остеологических признаков у атлантического лосося.

Теоретическое значение и научная новизна. Настоящая работа является обобщающим сравнительно-морфологическим исследованием изменчивости остеологических признаков атлантического лосося из восьми естественных популяций, а также выращиваемого на четырех лососевых рыбоводных заводах и в условиях эксперимента. Для 25 выборок рыб получены данные по 10 меристическим и 48 пластическим остеологическим признакам. Впервые показаны статистически значимые различия между молодью лосося из природных популяций Северо-запада России по признакам, характеризующим число зубов и форму костей черепа. Выявлено влияние условий культивирования рыб на рыбоводных заводах на развитие остеологических признаков. Показано, что в условиях аквакультуры на развитие костей черепа лосося оказывают влияние такие факторы, как вакцинация и голодание, которые приводят к повышению частоты деформаций и уменьшению скорости развития костных структур.

Практическое значение. Результаты проведенного исследования позволили выделить признаки костей черепа (характеризующие число зубов и форму костей черепа), которые могут быть использованы для мониторинга развития скелетных образований у атлантического лосося в естественных условиях и аквакультуре. Различия по этим признакам между молодью лосося из природных популяций и культивируемой на рыбоводных заводах молодью, вероятно, свидетельствуют о несоответствии кормов, применяемых в рыбоводных процессах, естественной пище лососей. Выявлено, что относительные размеры среднеподъязычной кости (ceratohyale) могут быть использованы в качестве маркерного признака для оценки развития скелетных образований у рыб после вакцинации поливалентными вакцинами. Показано, что у искусственно выращиваемого атлантического лосося трехнедельное голодание в возрасте 40 недель может быть использовано для повышения стабильности развития костных структур.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на VIII Региональной научно-практической конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»

(Беломорск, 2001 г.), 10-м Европейском Ихтиологическом Конгрессе (ЕСІ Х) (Прага, Чехия, 2001 г.), научной конференции «Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях» (Петрозаводск, 2002), SALGEN Quantitative/Experimental Workshop (Арредондо, Испания, 2002), III Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Сыктывкар, 2003), 11-м Европейском Ихтиологическом Конгрессе (ЕСІ ХІ) (Таллинн, Эстония, 2004), VII Научной сессии Морской Биологической Станции СПбГУ (Санкт-Петербург, 2006), Чтениях памяти Н.Л. Гербильского (Санкт-Петербург, 2006), I и II Международных совещаниях «Междисциплинарные подходы к изучению скелета рыб» (Тавира, Португалия, 2009, 2011), а также на научных семинарах Института Морских Исследований (IMR, Матре, Норвегия), Национального Института Исследований Кормов и Морепродуктов (NIFES, Берген, Норвегия) и кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ (Санкт-Петербург).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, из них в изданиях, рекомендованных ВАК – 5.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 220 страницах (без приложения), содержит 27 таблиц и 15 рисунков. Список цитированной литературы содержит 442 источника, в том числе 304 – на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность Д.Л. Лайусу, под руководством которого настоящая работа была начата в магистратуре, и Д.А. Чмилевскому – научному руководителю работы во время обучения в аспирантуре. Особую благодарность выражаю Н.В. Максимовичу, А.А. Махрову и В.С. Артамоновой за всестороннюю помощь в ходе выполнения данного исследования. Благодарю М.Ю. Алексеева, А. Берга, А.В. Зубченко, И.В. Кононова, А.А. Махрова, С.Ф. Титова, Т. Хансена, П.Г. Фьелдалла, В.А. Широкова и И.Л. Щурова за неоценимую помощь в сборе материала. Я признательна А.В. Балужкину, О.С. Воскобойниковой, А.В. Неелову и Л.П. Флячинской за консультации по теме исследования.

ВВЕДЕНИЕ

В разделе «Введение» обоснована актуальность работы, сформулированы цели и задачи исследования, дана краткая характеристика материала и методов, использованных для решения поставленных задач.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе проводится анализ литературы, посвященной морфологической изменчивости атлантического лосося и некоторых других видов лососевых рыб в естественных и искусственных условиях. Глава состоит из трех подглав.

1.1. Приведены литературные сведения о морфологических различиях, выявленных между атлантическим лососем из разных природных популяций. Отдельно рассмотрены межпопуляционные морфологические различия у молоди (пестряток, смолтов), и взрослых рыб европейской и североамериканской частей ареала. Приведен анализ факторов, которые оказывают влияние на развитие меристических и пластических признаков у лососевых рыб.

1.2. Эта подглава посвящена анализу имеющихся сведений об изменчивости морфологических признаков лососевых рыб в условиях аквакультуры. Особенное внимание уделено анализу влияния условий выращивания на развитие морфологических признаков у культивируемых рыб.

1.3. В подглаве проводятся сведения о флуктуирующей асимметрии (ненаправленные отклонения от строгой билатеральной симметрии (Захаров, 1987)) рыб. Показано, что уровень флуктуирующей асимметрии является показателем стабильности развития организма, и может быть использован для оценки состояния природных и культивируемых популяций рыб.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. В работе проведен анализ 8 выборок молоди атлантического лосося из природных популяций, 5 выборок молоди, выращенной на четырех рыбоводных заводах Северо-запада России (рис. 1, табл. 1), а также 12 выборок молоди и взрослых рыб, культивированных на исследовательской станции Матре Института Морских Исследований (г. Берген, Норвегия) (табл. 2).

Выборки рыб из природных популяций были собраны в реках бассейнов Баренцева (реки Кола, Илыч, Верхняя Печора, Унья), Белого (реки Умба, Кереть, Мезенская Пижма) и Балтийского морей (р. Шуя) (рис. 1). Выборки культивированной молоди получены от производителей из рек Кола, Умба, Кереть, Шуя, и выращены на Кандалакшском, Князегубском, Умбском и Кемском рыбоводных заводах (рис. 1, табл. 1).

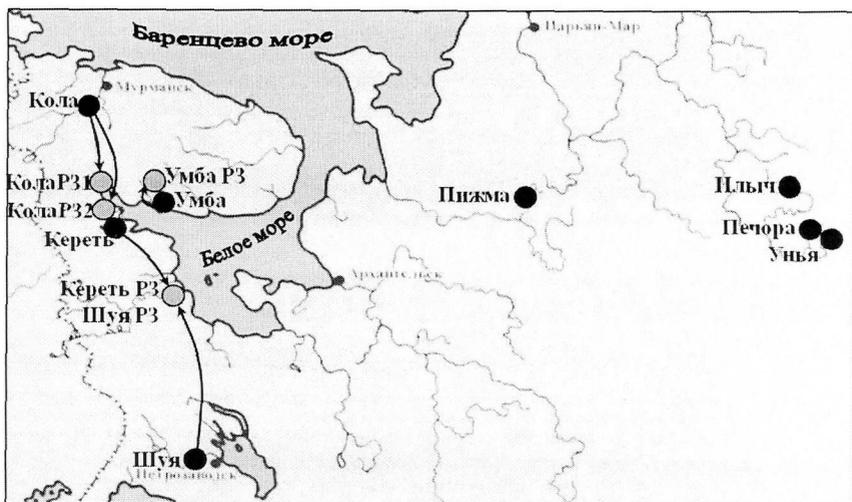


Рис. 1. Район исследований. Условные обозначения: черные круги – места сбора рыб из природных популяций, серые круги – места сбора лосося на рыбоводных заводах. Стрелками обозначен путь доставки икры из рек на заводы.

Таблица 1. Характеристика изученной молоди атлантического лосося из природных популяций и рыбоводных заводов Северо-запада России.

Нерестовые реки	Дата	Число экземпляров	Длина по Смитту, мм	
	сбора		среднее	пределы
Кола	27.08.2001	30	101	64–163
Верхняя Печора	19.07.1998	21	113	79–143
Унья	18.07.2000	20	114	84–170
Ильч	13.07.1998	15	111	68–138
Кереть	05.10.2001	30	96	61–155
Умба	10.07.2001	30	97	78–126
Мезенская Пижма	01.07.2000	30	90	68–124
Шуя	07.09.2001	28	99	55–154
Умба* (Умбский РЗ)	05.06.2001	30	124	88–145
Кола* (Кандалакшский РЗ)	08.08.2001	30	103	81–143
Кола* (Княжегубский РЗ)	09.06.2001	30	66	56–86
Кереть* (Кемский РЗ)	25.04.2001	30	157	102–202
Шуя* (Кемский РЗ)	25.04.2001	30	106	69–140

* – выборки с рыбоводных заводов (РЗ)

Выборки, культивированные на исследовательской станции Матре (Норвегия), были собраны в ходе эксперимента по оценке влияния вакцинации и голодания на развитие костных структур атлантического лосося. Вакцинация стандартной поливалентной вакциной проводилась при условиях, обычных при товарном выращивании атлантического лосося в Норвегии, – рыбам в возрасте 40 недель, за 6 недель до их перевода на морскую воду. Продолжительность голодания составляла три недели; голоданию подвергались рыбы в возрасте от 40 до 43 недель. В эксперименте было четыре группы рыб: 1) не подвергавшиеся вакцинации и голоданию, 2) подвергавшиеся вакцинации, 3) подвергавшиеся голоданию, и 4) вакцинированные, подвергавшиеся голоданию. Для изучения динамики влияния изучаемых факторов на развитие костей черепа атлантического лосося сбор материала проводился трижды – в возрасте 52, 55 и 108 недель.

Таблица 2. Длина по Смитту (в мм) рыб из эксперимента по оценке влияния вакцинации и голодания на развитие костей черепа атлантического лосося

Возраст, неделя	n	не голодавшие		голодавшие	
		невакцинированные	вакцинированные	невакцинированные	вакцинированные
52	72	184 (166-198)	183 (158-202)	186 (170-205)	184 (171-192)
55	72	209 (184-247)	202 (179-222)	209 (193-226)	205 (191-217)
108	120	693 (610-755)	646 (550-735)	702 (555-775)	641 (540-720)

В общей сложности в работе было изучено 618 рыб длиной от 5.5 см до 77.5 см (табл. 1, 2).

2.2. Для оценки уровня изменчивости остеологических признаков атлантического лосося в работе проведен анализ 10 меристических и 48 пластических признаков костей черепа у заводской и природной молоди и 53 пластических признаков у рыб, выращенных на исследовательской станции Матре.

В качестве меристических признаков использовали: число зубов на *dentale*, *praemaxillare*, *palatinum*, *maxillare* и *linguale*, отверстий, которыми открываются каналы сейсмоденситивной системы на наружных поверхностях *dentale*, *praesoperculum* и *ptericotum*, и отверстий для прохождения нервов (Saxena, 1966) на внутренних поверхностях *dentale* и *praesoperculum*.

Пластические признаки характеризовали форму 8 костей: *articulare*, *dentale*, *hyomandibulare*, *ceratohyale*, *epihyale*, *quadratum*, *supraoccipitale*, и *praemaxillare*. Измерения проводились по методике К.А. Савваитовой (Савваитова и др., 1977) и Е.Д. Медведевой-Васильевой (1978), с модификацией для атлантического лосося (Yurtseva et al., 2010). Для изучения формы костей с помощью сканера были получены их изображения, по которым с помощью программы UTHSCSA Image Tool 2.0 определены координаты реперных точек, а в дальнейшем – вычислены расстояния между ними (Wilcox et al., 1997).

2.3. В исследовании проводится анализ двух показателей морфологической изменчивости – средних значений признаков и уровня их флуктуирующей асимметрии.

Для оценки связи значений признаков с размером рыб определяли корреляцию Пирсона «значение признака – длина рыбы», которую считали достоверной при уровне значимости менее 5% ($p < 0.05$). При отсутствии корреляции сравнение выборок проводилось по исходным значениям с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Для выявления различий между выборками при наличии корреляции проводили анализ главных компонент, а в дальнейшем – однофакторный дисперсионный анализ.

В ходе изучения рыб из эксперимента проводили регрессионный анализ «значение признака – длина рыбы», чтобы вычислить значения признаков для рыбы средней длины в каждой из выборок. Эти значения использовали для установления различий между выборками. Оценку влияния вакцинации и голодания проводили с помощью двухфакторного анализа ковариации (ANCOVA), а также визуальной оценки частоты деформаций.

Уровень флуктуирующей асимметрии оценивали с помощью следующего показателя: $(R-L)/(0.5*(R+L))$, где R и L – значение признака для правой и левой стороны тела особи соответственно (Palmer, 1994). При сравнении выборок их ранжировали по каждому признаку; интегральный уровень асимметрии выборки определяли по сумме рангов (Захаров, 1987; Lajus et al., 2003). Для выявления различий между двумя выборками по уровню флуктуирующей асимметрии всего комплекса признаков использовали критерий знаков.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью программ Excel 2000, 2003 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ

Глава 3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У НАТИВНОЙ МОЛОДИ

В настоящей главе приводятся результаты сравнительного анализа 58 остеологических признаков нативной молодежи атлантического лосося из 8 рек, принадлежащих к 3 бассейнам (Белого, Баренцева и Балтийского морей) Северо-запада России. Размах варьирования меристических признаков (числа зубов на костях черепа и отверстий сейсмоденситивной системы) у молодежи из изученных рек сходен. Так, число зубов на нижнечелюстной кости (dentale) у всех исследованных рыб изменялось от 7-8 до 13-14, а на небной кости (palatinum) – от 6-7 до 15-16. Сходная тенденция наблюдалась и в изменчивости числа отверстий сейсмоденситивной системы: в нижнечелюстной кости их количество варьировало от 3-4 до 7-8, а в предкрышечной кости (praepreoperculum) – от 3-4 до 5-6.

Тем не менее, несмотря на сходный диапазон изменчивости меристических характеристик, между молодежью из разных рек были выявлены достоверные различия

в средних значениях этих признаков. Природная молодь атлантического лосося из рек Умба, Кола и Кереть имела статистически значимое большее число зубов на большинстве костей черепа в сравнении с молодь из рек Мезенская Пижма, Шуя и бассейна р. Печора (Унья, Ильч и Верхняя Печора) ($p < 0.05$) (табл. 3). Достоверные различия также выявлены в средних значениях числа отверстий в костях черепа. Молодь из р. Шуя и бассейна р. Печоры имеет в среднем большее число отверстий сейсмодатированной системы, чем рыбы, обитающие в реках Умба, Кола, Кереть и Мезенская Пижма ($p < 0.05$).

Таблица 3. Среднее значение (M) и ошибка среднего (m) числа зубов у молоди атлантического лосося (для левой стороны тела). Значимые различия ($p < 0.01$) между природными и культивированными выборками одного происхождения (Кола – Кола P3 и т.д.), выделены полужирным шрифтом.

	число экз.	dentale M ± m	praemaxillare M ± m	palatinum M ± m	maxillare M ± m	linguale M ± m
Печора	21	9.8 ± 0.2	6.6 ± 0.1	11.6 ± 0.3	16.1 ± 0.3	3.5 ± 0.1
Унья	20	9.3 ± 0.2	6.3 ± 0.2	10.8 ± 0.3	14.6 ± 0.4	3.2 ± 0.1
Ильч	15	9.8 ± 0.4	6.3 ± 0.2	10.8 ± 0.5	14.1 ± 0.5	3.4 ± 0.1
Шуя	28	9.4 ± 0.2	6.1 ± 0.1	10.6 ± 0.2	14.3 ± 0.3	2.9 ± 0.1
Пижма	30	9.2 ± 0.2	6.9 ± 0.2	10.8 ± 0.3	14.7 ± 0.2	3.3 ± 0.1
Кола	30	10.4 ± 0.2	6.4 ± 0.1	11.0 ± 0.2	17.1 ± 0.3	3.1 ± 0.1
Умба	30	11.2 ± 0.3	6.8 ± 0.1	11.8 ± 0.3	16.8 ± 0.4	3.6 ± 0.1
Кереть	30	10.1 ± 0.2	6.4 ± 0.2	10.9 ± 0.3	15.7 ± 0.4	3.1 ± 0.1
Кола P31	30	7.7 ± 0.2	5.5 ± 0.1	8.0 ± 0.2	11.5 ± 0.3	2.4 ± 0.1
Кола P32	30	8.1 ± 0.3	6.1 ± 0.2	8.8 ± 0.2	12.4 ± 0.4	2.3 ± 0.1
Умба P3	30	8.4 ± 0.3	5.8 ± 0.2	9.7 ± 0.3	14.1 ± 0.4	2.3 ± 0.1
Кереть P3	30	9.4 ± 0.3	6.0 ± 0.2	9.3 ± 0.2	15.5 ± 0.3	2.2 ± 0.1
Шуя P3	30	8.2 ± 0.2	5.8 ± 0.1	9.3 ± 0.2	13.8 ± 0.3	2.4 ± 0.1

Среди изученных 48 пластических признаков значимые различия между молодь из различных рек выявлены по признакам, характеризующим форму костей (articulare, dentale, hyomandibulare, еpihyale), связанных с питанием рыб. Также как и в случае с меристическими признаками, обнаружены наибольшие отличия молоди из притоков р. Печора от рыб из всех остальных изученных рек (рис. 2).

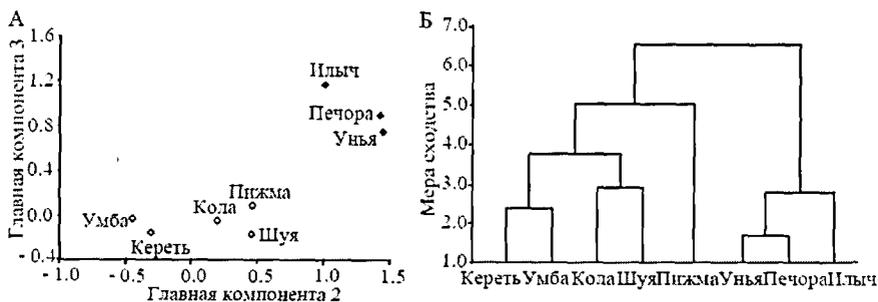


Рис. 2. Сходство и различия выборок атлантического лосося из нативных популяций по форме костей черепа. А – по 2 и 3 главным компонентам, полученным для пластических признаков. Черным ромбом отмечены выборки из притоков р. Печоры. Б – результаты кластерного анализа, проведенного по значениям главных компонент (ГК2-ГК7, ГК9), вычисленных для пластических признаков (мера сходства – квадратные Евклидовы дистанции, алгоритм кластеризации – метод невзвешенных парных групповых средних UPGMA).

При определении уровня флуктуирующей асимметрии было выявлено статистически значимое ($p < 0.05$) повышение этого показателя у молоди, обитающей в бассейне р. Печора, по сравнению с молодьёю из других частей ареала (табл. 4).

Таблица 4. Уровень флуктуирующей асимметрии (сумма рангов) в выборках молоди атлантического лосося из рек Северо-запада России.

Признаки	бассейн р. Печора			другие реки				
	Илыч	Унья	Печора	Умба	Кереть	Кола	Пижма	Шуя
Меристические	61	56	41	45	43	29	47	37
Пластические	290	301	254	252	186	186	144	115

Глава 4. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ УСЛОВИЙ РЫБОВОДНЫХ ЗАВОДОВ НА ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КУЛЬТИВИРУЕМОЙ МОЛОДИ

Культивируемая молодь атлантического лосося была выращена на 4 рыбоводных заводах, и получена от производителей из рек Кола, Умба, Кереть и Шуя. Молодь из р. Кола выращивалась на 2-х рыбоводных заводах – Кандалакшском и Князегубском, а молодь от производителей из рек Кереть и Шуя – на одном Кемском заводе.

Выявлено, что уровень варьирования числа зубов у культивируемой молоди выше, чем в природных популяциях лосося, за счет снижения нижнего или верхнего пределов количества зубов. Число зубов на нижнечелюстной кости (dentale) у культивируемой молоди изменялось от 5-6 до 12-14. В природных популяциях вообще не обнаружены экземпляры молоди с таким низким (5-6) числом зубов на dentale. На небной кости (palatinum) число зубов у культивируемой молоди

варьировало от 5-6 до 11-12. В нативных популяциях максимальное число зубов на этой кости больше (15-16), чем у выращенных на заводах рыб. Напротив, размах изменчивости числа отверстий в каналах сейсмочувствительной системы у культивируемых рыб не отличался от такового у лососей из природных популяций.

Различия по меристическим признакам обнаружены как между молодой лосося, культивируемой на разных заводах, так и в условиях одного завода. Так, генетически сходная молодь от производителей из реки Кола, выращенная на Кандалакшском и Княжегубском рыбоводных заводах, различалась по числу зубов на *praemaxillare* и *palatinum* ($p < 0.01$) (табл. 3). Молодь от производителей разных рек (Кереть и Шуя), выращенная на одном (Кемском) рыбоводном заводе, также как и в предыдущем случае, различалась по числу зубов на *dentale* и *maxillare* и количеству отверстий в нижнечелюстном канале, проходящем в *dentale* ($p < 0.01$).

По пластическим признакам наибольшие различия между культивируемой молодой, выращенной на разных заводах, выявлены в форме костей *dentale* и *hyomandibulare* ($p < 0.01$). Молодь от генетически сходных производителей из р. Колы, выращенная на разных рыбоводных заводах, по форме костей черепа была довольно однородной, и значимых различий выявлено не было. Молодь от производителей из разных рек, выращенная на одном (Кемском) рыбоводном заводе, различалась по форме *articulare* и *supraoccipitale* ($p < 0.01$). Причем эти различия превышали таковые между генетически сходной молодой, выращенной на разных заводах.

При сравнении природной молодежи из рек Кола, Умба, Кереть и Шуя с генетически сходной культивируемой молодой, полученной от производителей из этих рек, наибольшие различия обнаружены по меристическим признакам, характеризующим число зубов на изученных костях черепа (табл. 3). Так, значимые различия между молодой от производителей р. Кола выявлены в среднем количестве зубов на *dentale* (7.7 против 10.4 соответственно), *praemaxillare* (5.5 против 6.4), *maxillare* (11.5 против 17.1), *palatinum* (8.0 против 11.0) и *linguale* (2.4 против 3.1). Для других пар выборок нативной и искусственной молодежи одного происхождения показана такая же закономерность: культивируемая молодь имеет заметно меньшее число зубов, чем естественная (табл. 3).

Сходная закономерность также прослеживается в числе отверстий в каналах сейсмочувствительной системы. Так, в *praepreoperculum* лосося из естественной популяции р. Кола было в среднем 4.8 отверстий, в то время как у культивируемого лосося от производителей этой же реки, выращенного на Кандалакшском заводе – 4.4 отверстия ($p < 0.01$).

Таким образом, различия по меристическим признакам между природной и генетически сходной культивируемой молодой, полученной от производителей из одной нерестовой реки, превосходят таковые между нативными популяциями из различных рек.

Среди пластических признаков наиболее выраженные отличия между природной и культивируемой молодой отмечены по признакам тех же костей (*articulare*, *dentale*, *hyomandibulare* и *supraoccipitale*), что и между молодой из

различных рек. Различия в уровнях флукутирующей асимметрии между природной и культивированной молодью были не значимы для меристических признаков, но значимы для пластических. Так, выборка заводской молоди от производителей из р. Шуи обладала более высоким уровнем асимметрии, чем природная молодь из этой же реки ($p < 0.05$). Напротив, заводская молодь от производителей из р. Кереть обладала более низким уровнем асимметрии, чем молодь из р. Кереть ($p < 0.05$).

Глава 5. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ВАКЦИНАЦИИ И ГОЛОДАНИЯ НА РАЗВИТИЕ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

В данной главе приводятся результаты эксперимента по оценке влияния вакцинации и голодания на остеологические признаки атлантического лосося.

Вакцинацию с целью уменьшения смертности рыб от возбудителей инфекционных заболеваний проводили молоди лосося в возрасте 40 недель. Для этого применяли стандартную поливалентную вакцину, которая используется в рыбоводстве. Изучение динамики воздействия вакцины на развитие костных структур проводили с использованием рыб, собранных в возрасте 52, 55 и 108 недель. В качестве контроля служили невакцинированные рыбы. В результате проведенных исследований установлено, что через 12 недель после вакцинации развитие скелета у вакцинированных и невакцинированных рыб длиной 158-202 мм было сходным и различия между ними не были выявлены. Однако уже через 15 недель после вакцинации были отмечены статистически значимые различия в 12 пластических признаках 3-х из 7 исследуемых костей черепа: *hyomandibulare*, *ceratohyale* и *epihyale* ($p < 0.05$). Так, у вакцинированных особей наблюдалось уменьшение длины *ceratohyale* и *epihyale* в сравнении с невакцинированными рыбами. В возрасте 108 недель, через 68 недель после вакцинации, инъецированные лососи характеризовались меньшей длиной тела (средняя длина 65 см), чем рыбы, не подвергавшиеся вакцинации (69 см) ($p < 0.001$, табл. 2). При этом у вакцинированных рыб наблюдались изменения 15 признаков следующих костей черепа: *hyomandibulare*, *ceratohyale* и *articulare* ($p < 0.05$). Следует отметить, что не обнаружены различия в форме *epihyale* у вакцинированных и невакцинированных особей. Эффект вакцинации отразился на *hyomandibulare* в удлинении дорсальной части и относительном укорочении и расширении вентральной части этой кости. *Articulare* у вакцинированных рыб также увеличилась в размерах, особенно в области суставной поверхности данной кости. У инъецированных особей относительные размеры кости *ceratohyale* оставались меньшими, чем у рыб из контрольной группы ($p < 0.01$). При этом у большинства рыб (около 80% общего числа вакцинированных особей) наблюдалась деформация этой кости (Рис. 3). Напротив, у невакцинированных лососей в большинстве наблюдений (более 70% общего числа) отмечена нормальная форма *ceratohyale*. Различия в частоте встречаемости деформаций между экспериментальной и контрольной группами статистически значимы ($p < 0.001$).

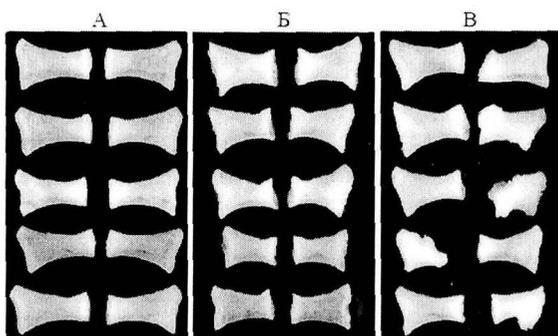


Рис. 3. Различия в форме ceratohyale в конце эксперимента (возраст рыб 108 недель), проведенного на Исследовательской станции Матре (Норвегия): норма (А), умеренная деформация (укорочение) (Б) и серьезная деформация (В) кости.

Наряду с вакцинацией, часть рыб подвергали воздействию голодания, которое проводилось на особях возрастом 40 недель, при этом продолжительность голодания составляла 3 недели. В качестве контроля использовали особей этого же возраста, которых кормили в стандартном режиме. Исследования костей черепа также как и в первом случае, проводились на рыбах в возрасте 52, 55 и 108 недель. Через 9 недель после окончания голодания эффекта этого воздействия на форму и размеры изученных костей, а также длину особей выявлено не было. Спустя 12 недель после голодания различий в длине тела также не было установлено. Однако воздействие голодания проявилось в увеличении средних значений 23 признаков 5 костей черепа (articulare, dentale, hyomandibulare, ceratohyale и quadratum) из 7 изученных. Голодавшие рыбы в сравнении с контролем имели относительно большую длину головы (19.9% против 19.4% соответственно) ($p < 0.01$). У голодавших рыб, подвергшихся вакцинации, уровень флуктуирующей асимметрии по сумме рангов был ниже (115), чем у вакцинированных не голодавших рыб (149) ($p < 0.05$) (Табл. 5). Через 65 недель после голодания, в возрасте 108 недель, эффект длительного отсутствия пищи проявлялся лишь на форме одной кости черепа (quadratum), в сторону уменьшения значений 3-х признаков. Более низкий уровень флуктуирующей асимметрии был обнаружен у всех голодавших рыб в сравнении с контрольной группой ($p < 0.001$) (Табл. 5).

Таблица 5. Уровень флуктуирующей асимметрии (сумма рангов) у вакцинированного и невакцинированного лосося, подвергавшегося и не подвергавшегося голоданию (контроль)

Возраст рыб 52 недели				Возраст рыб 55 недель				Возраст рыб 108 недель			
контроль		голод.		контроль		голод.		контроль		голод.	
невакц.	вакц.	невакц.	вакц.	невакц.	вакц.	невакц.	вакц.	невакц.	вакц.	невакц.	вакц.
41	40	36	41	148	149	119	115	164	157	114	93

Глава 6. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

6.1. Сравнительный анализ молодежи атлантического лосося из природных популяций 8 рек Северо-запада России показал, что уровень варьирования 10 меристических признаков сходен у всех изученных популяций. Межпопуляционные различия по меристическим признакам (числу зубов на костях черепа и отверстий сейсмодатчика системы) выявлены только по средним значениям отдельных признаков. Изученные нами меристические признаки так же, как и исследованные ранее количественные характеристики (число чешуй в боковой линии, жаберных тычинок, лучей в плавниках и др.), не позволяют определить принадлежность молодежи к конкретным популяциям атлантического лосося (Вернидуб, 1977; MacCrimmon, Claytor, 1985; Казаков, Ляшенко, 1987а; Claytor, MacCrimmon, 1988; Riley et al., 1989; Казаков, 1992).

Показано что исследованные пластические признаки, характеризующие форму костей черепа, могут быть с высокой надежностью (около 80%) использованы для выявления принадлежности молодежи к определенной популяции атлантического лосося. Эти данные являются важным дополнением к ранее полученным сведениям, согласно которым молодежь разных популяций различалась по пластическим признакам, характеризующим внешнеморфологические признаки (Зелинский, 1976, 1985; MacCrimmon, Claytor, 1985; Claytor, MacCrimmon, 1988; Riley et al., 1989).

Обобщенный анализ всех изученных остеологических признаков у молодежи атлантического лосося из 8 рек 3 бассейнов: Белого моря (реки Кереть, Умба и Мезенская Пижма), Баренцева моря (реки Кола, Илыч, Верхняя Печора и Унья) и Балтийского моря (р. Шуя) показал, что наибольшие отличия характерны для рыб из притоков и верхнего течения р. Печоры. Все остальные изученные популяции лосося, независимо от принадлежности к бассейну, показали большее сходство между собой, чем с печорской молодежью. Отличия атлантического лосося из системы р. Печора, вероятно, обусловлены близостью этой речной системы к северо-восточной границе ареала этого вида и комплексом экологических факторов, препятствующих его расселению. Полученные по остеологическим признакам данные по обособленности лосося из системы р. Печора от других популяций Северо-запада России не согласуются с опубликованными ранее сведениями о генетической дифференциации популяций лосося в этом регионе (Казаков, Титов, 1998; Asplund et al., 2004; Makhrov et al., 2005; Tonteri et al., 2005; Титов, 2007). Особенности распределения частот генетических маркеров разделяют популяции атлантического лосося на 2 кластера: популяции из рек Балтийского моря и рек Белого и Баренцева морей (Казаков, Титов, 1998; Титов, 2007). Напротив, остеологические данные показывают сходство лососей из бассейнов Балтийского и Белого морей на фоне их отличий от лосося системы р. Печора, относящейся к бассейну Баренцева моря.

6.2. Исследование культивируемой на 4 рыбоводных заводах молоди показало, что условия, при которых происходит выращивание рыб, оказывают влияние на диапазон варьирования отдельных меристических признаков (числа зубов), а также форму и размеры костных структур черепа. Проведенные ранее исследования остеологических признаков молоди, также полученной на рыбоводных заводах северо-запада России, сходным образом, показали более высокую степень изменчивости пропорций головы и формы костей черепа, в сравнении с генетически сходной молодью из естественных местообитаний (Салманов, 1986, 1989). Следует отметить, что в сравнительно однородных условиях рыбоводных заводов размах изменчивости морфологических признаков выше, чем в более разнообразных естественных условиях нерестовых рек. Вероятно, это обусловлено различной силой и направлением действия отбора в естественных и искусственных условиях.

Условия выращивания на рыбоводных заводах Северо-запада России оказывают значительное влияние на развитие костных структур черепа атлантического лосося и отражаются на средних значениях признаков и на уровне их флуктуирующей асимметрии. Наибольшие различия между генетически сходной природной и культивированной молодью отмечены среди меристических признаков в числе зубов на костях черепа. Культивированная молодь характеризуется меньшим числом зубов в сравнении с рыбами из природных популяций. Причем, на небной, нижнечелюстной и предчелюстной костях минимальное количество зубов у культивируемой молоди меньше такого у нативных рыб. Полученные результаты согласуются с полученными ранее литературными сведениями о меньшей длине зубного ряда у молоди, выращенной на рыбоводном заводе, в сравнении с молодью из природных местообитаний (Салманов, 1986). Вероятно, это является следствием различных условий питания и состава корма у молоди атлантического лосося в реках и на рыбоводных заводах.

Среди исследованных пластических остеологических признаков наибольшие различия между нативной и культивируемой молодью выявлены в форме костей, также связанных с питанием рыб (*articulare, dentale* и *hyomandibulare*). К этим костям крепятся мышцы, задействованные при открывании и закрывании рта (Ballintijn, Hughes, 1965; Westneat, 1990, цит. по: Piotrowski et al., 1996; Diogo et al., 2008). В зависимости от питания лососевых рыб гранулированными искусственными и естественными живыми кормами нагрузка на кости и мышцы, связанные с захватом и удержанием пищи, различна. Это приводит к формированию морфологических различий, обусловленных рационом питания (Skúlason et al., 1989; Wootton, 1998; Adams et al., 2003; Alexander, Adams, 2004; Solem et al., 2006).

Интересным является тот факт, что остеологические различия между культивируемой и нативной молодью, полученной от производителей из одной реки, выше таковых между генетически различной молодью разных рек. Исходя из этого факта, можно заключить, что биотехнологии, применяемые на рыбоводных заводах, воздействуют на остеологические признаки молоди больше, чем природные факторы.

В пределах сходных условий одного рыбоводного завода молодь, полученная от производителей разных рек, также различалась по остеологическим характеристикам, что свидетельствует о влиянии генетических особенностей на развитие костных структур лосося.

Условия развития молоди на рыбоводных заводах также оказывали негативное влияние на стабильность развития, оцениваемую по уровню флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1987; Казаков и др., 1989). У молоди, выращенной на рыбоводном заводе от производителей р. Шуя, уровень флуктуирующей асимметрии в форме костей черепа был выше, чем у генетически сходной природной молоди из этой реки. Ранее полученные результаты по другим признакам (числу лучей в плавниках, чешуй в боковой линии, жаберных тычинок на первой жаберной дуге) также показали более высокий уровень флуктуирующей асимметрии у заводской молоди (Казаков, Ляшенко, 1987б; Казаков и др., 1989; Казаков, 1990; Crozier, 1997; Moran et al., 1997; Vøllestad, Hindar, 1997; Sánchez-Galán et al., 1998; Романов, 2001). Однако следует отметить, что у молоди из р. Кереть уровень флуктуирующей асимметрии был выше, чем у заводской молоди, полученной от производителей из этой же реки.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о значительном влиянии условий рыбоводных заводов на формирование костных структур у выращиваемой молоди атлантического лосося и вызванной этим морфологической дифференциацией рыб из естественных и искусственных условий. Это может негативно сказаться на выживаемости культивируемых рыб после выпуска в реки, и таким образом – на эффективности мероприятий по поддержанию численности природных популяций атлантического лосося.

6.3. В условиях эксперимента впервые показано влияние вакцинации стандартной поливалентной вакциной на развитие костных структур черепа атлантического лосося. Изменение формы костей было отмечено через 15 недель после вакцинации. С возрастом рыб эффект усиливался и через 68 недель у большинства особей (более 80% общего числа вакцинированных рыб) отчетливо проявлялся в виде деформации отдельных костей черепа. Ранее норвежскими ихтиологами было установлено негативное влияние вакцинации на развитие позвоночника атлантического лосося, которое проявлялось в виде деформации тел в основном хвостовых позвонков (Berg et al., 2006, 2011).

Развитие поствакцинальных деформаций в различных отделах скелета свидетельствует, согласно нашим данным, о системном ответе организма на вакцинацию. Согласно гистологическим и биохимическим исследованиям, вакцинация поливалентными вакцинами на основе неорганических масел приводит к развитию системного аутоиммунного ответа у атлантического лосося, а также к изменению минерального обмена (Koppang et al., 2008; Haugarvoll et al., 2010; Berg et al., 2011).

Однако следует отметить, что деформированию подвергаются не все костные структуры, а только те, которые, по мнению Виттена и Фьеллдала с соавторами (Witten et al., 2005; Fjellidal et al., 2007), испытывают наибольшие механические нагрузки. Так, деформации позвоночника чаще всего диагностируются в хвостовом отделе, несущем значительную нагрузку во время движения рыб (Witten et al., 2005; Fjellidal et al., 2007). Среди исследованных нами костей черепа изменения были выявлены в тех из них, которые подвергаются механической нагрузке во время дыхания и питания рыб (Tchernavin, 1948; Ballintijn, Hughes, 1965; Diogo et al., 2008).

Таким образом, наши исследования развития костей черепа у рыб после вакцинации показали, что поливалентные вакцины при несомненной их эффективности в борьбе с инфекционными заболеваниями, тем не менее, обладают побочным эффектом, выражающимся в деформации костных структур.

Голодание, так же, как и вакцинация, оказывает влияние на развитие костей черепа у культивированного атлантического лосося. Эффект голодания начинает проявляться на костных структурах через 12 недель после его окончания, и выражается в увеличении относительных размеров большинства (более 70%) изученных костей черепа, а также относительной длины головы. Это свидетельствует о некоторой асинхронности в развитии костей черепа и позвоночника у подвергшихся голоданию лососей. Со временем, через 65 недель после голодания, различия между голодавшими и не голодавшими рыбами почти полностью нивелируются, и выявляются только на 6% изученных признаков.

Более низкий уровень флуктуирующей асимметрии, обнаруженный у голодавших рыб, на наш взгляд, свидетельствует о более низкой скорости развития и сопутствующей этому высокой степени стабильности развития рыб после голодания. Известно, что высокий, искусственно вызванный темп роста холодноводных рыб способствует повышению частоты фенотипических вариаций, и снижению стабильности развития у рыб в аквакультуре (Fjellidal et al., 2005; Waagbø et al., 2005).

Таким образом, широко применяемое при культивировании рыб голодание приводит к временному замедлению их развития, что, в итоге, оказывает положительное влияние на стабильность формирования костных структур у атлантического лосося в условиях аквакультуры.

Результаты проведенного исследования выявили морфологическую дифференциацию нативной молодежи из рек Северо-запада России. Показано значительное влияние условий рыбоводных заводов на формирование костных структур молодежи, превышающее действие природных факторов. В условиях аквакультуры обнаружено влияние вакцинации на деформацию отдельных костей черепа и замедление развития при длительном голодании.

ВЫВОДЫ

1. Выявлены значительные остеологические различия между молодью атлантического лосося из природных популяций восьми рек Северо-запада России. Межпопуляционные остеологические различия более выражены по средним значениям пластических признаков, характеризующих форму костей черепа, чем меристических признаков, характеризующих число зубов и отверстий сейсмочувствительной системы. По остеологическим признакам наблюдается разделение анализируемых выборок атлантического лосося из рек Северо-запада России на две группы. К первой относятся выборки из бассейна р. Печоры, а ко второй – выборки из рек Кольского полуострова (Умба, Кола), Карелии (Кереть и Шуя) и Архангельской области (Мезенская Пижма).

2. В выборках молоди из природных популяций отмечено повышение уровня флуктуирующей асимметрии, и снижение стабильности развития, в направлении с запада на северо-восток к границе ареала.

3. Различия между природной и культивированной молодью превосходят таковые между молодью из разных природных популяций. Это свидетельствует о том, что развитие остеологических признаков молоди атлантического лосося в значительной степени определяется условиями обитания, а условия различных рыбоводных заводов сходны и существенно отличаются от условий в реках.

4. Культивированная молодь лосося отличается от молоди из естественных местообитаний меньшим числом зубов, а также формой костей *articulare*, *dentale* и *hyomandibulare*. Поскольку эти структуры принимают активное участие в питании рыб, выявленные остеологические различия рассматриваются как следствие различного питания молоди атлантического лосося в естественных и искусственных условиях.

5. Показано, что вакцинация приводит к повышению частоты костных деформаций у культивируемого атлантического лосося. Изменения в наибольшей степени выражены в костях черепа, подвергающихся большой механической нагрузке во время питания и дыхания рыбы. Кость *ceratohyale* наиболее подвержена поствакцинальным деформациям, поэтому относительная длина этой кости может быть использована в качестве маркерного признака при изучении влияния вакцинации.

6. Продолжительное голодание в возрасте рыб 40-43 недель приводит к уменьшению скорости развития скелетных образований у атлантического лосося, однако через год после голодания этот эффект нивелируется. Голодание приводит к снижению флуктуирующей асимметрии признаков костей черепа, что говорит о повышении стабильности их развития.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК:

1. Юрцева А.О., Лайус Д. Л., Артамонова В. С., Титов С. Ф., Студенов И. И. 2008. Изменчивость остеологических признаков молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-запада России: уровень флуктуирующей асимметрии и средние значения признаков. Вестник СПбГУ, серия 3, вып. 3. С. 29-40.
2. Лайус Д.Л., Грэм, Д.Х., Католикова М.В., Юрцева А.О. 2009. Флуктуирующая асимметрия и случайная фенотипическая изменчивость в популяционных исследованиях: история, проблемы, перспективы. Вестник СПбГУ, серия 3, вып. 3. С. 98-110.
3. Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. 2010. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia. Journal of Applied Ichthyology 26 (2), 307–314.
4. Hansen T., Fjellidal P.G., Yurtseva A., Berg A. 2010. A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Journal of Applied Ichthyology 26 (2), 355–359.
5. Артамонова В.С., Махров А.А., Шульман Б.С., Хаймина О.В., Лайус Д.Л., Юрцева А.О., Широков В.А., Щуров И.Л., 2011. Реакция популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) реки Кереть на инвазию паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg. Российский журнал биологических инвазий. №1. С. 2-14.

Статьи в других изданиях:

1. Юрцева А.О., Лайус Д.Л., Студенов И.И. 2001. Оценка флуктуирующей асимметрии остеологических признаков молоди атлантического лосося *Salmo salar* (L.). VIII Региональная научно-практическая конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». 16-18 апреля 2001 года. Беломорск, Республика Карелия. Архангельск. С. 200-201.
2. Yurtseva A., Lajus D., Studenov I. 2001. Fluctuating asymmetry of three populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from Northwest Russia. The 10th European Congress of Ichthyology - ECI X, September 3-7, 2001, Prague, Czech Republic, p.92.
3. Юрцева А.О. 2002. Морфологическая изменчивость атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-запада России: оценка биоразнообразия и стабильности развития популяций. Седьмая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов. Изд-во СПбГУ. СПб. С. 66.
4. Юрцева А.О., Артамонова В.С., Махров А.А., Лайус Д.Л. 2002. Флуктуирующая асимметрия природной и заводской молоди атлантического лосося (*Salmo salar*

- Л.). Материалы научной конференции «Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях». Изд-во ПетрГУ. Петрозаводск. С. 117-120.
5. Юрцева А.О., Аршавский Д.С., Голод В.М., Лайус Д.Л. 2002. Флуктуирующая асимметрия Ропшинской форели, форели Дональдсона и их гибридов, выращенных в ФСГЦР «Ропша». Материалы научной конференции «Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях». Изд-во ПетрГУ. Петрозаводск. С. 218-221.
 6. Yurtseva A., Lajus D. 2002. Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of Atlantic salmon *Salmo salar* L. from the White and Barents Sea basins. SALGEN Quantitative/Experimental Workshop, Arredondo, Spain, 13-15 September 2002.
 7. Юрцева А.О., Лайус Д.Л., Алексеев М.Ю., Артамонова В.С., Студенов И.И., Титов С.Ф. 2003. Изменчивость остеологических признаков молодежи атлантического лосося бассейнов Белого и Баренцева морей. III Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Сыктывкар. С. 100 (рус.), 181 (англ.).
 8. Lajus D.L., Yurtseva A.O., Artamonova V.S., Makhrov A.A., Studenov I.I., Titov S.F., 2004. Variation patterns of bilateral osteological characters in Atlantic salmon *Salmo salar* L. from northern Russia: variation among wild populations and effect of hatcheries. The 11th European Congress of Ichthyology XI. September 6-10, 2004. Tallinn, Estonia, pp. 43-44.
 9. Юрцева А.О., Лайус Д.Л., Махров А.А., Артамонова В.С., Студенов И.И., Титов С.Ф. 2005. Влияние условий рыбоводных заводов на стабильность развития атлантического лосося из природных популяций рек бассейна Белого моря. Материалы IX Международной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря». 11-14 октября 2004 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. С. 349-353.
 10. Юрцева А.О., Лайус Д.Л., Махров А.А., Артамонова В.С., Титов С.Ф. Студенов И.И. 2006. Изменчивость остеологических признаков молодежи атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-запада России. VII Научная сессия Морской Биологической Станции СПбГУ. Санкт-Петербург, изд-во СПбГУ. С. 44.
 11. Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. 2009. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia. The First International Workshop «Interdisciplinary approaches in fish skeletal biology». 27-29 April 2009, Tavira, Portugal. P. 80.
 12. Hansen T., Fjelldal P.G., Yurtseva A., Berg A. 2009. The effect of vertebral deformities on growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). The First International Workshop «Interdisciplinary approaches in fish skeletal biology». 27-29 April 2009, Tavira, Portugal. P. 39.

13. Makhrov A.A., Shulman B.S., Artamonova V.A., Khaimina O.V., Yurtseva A.O., Lajus D.L., Shirokov V.A., Shurov I.L. 2010. Response of the Atlantic salmon *Salmo salar* population of the Keret' River on the invasion of parasite *Gyrodactilus salaricus*. Book of Abstracts of The III International Symposium "Invasion of alien species in Holarctic. Borok – 3". Borok-Myshkin, Yaroslavl District, Russia. P. 109-110.
14. Berg A., Yurtseva A., Hansen T., Lajus D., Fjellidal P.G. 2011. Effect of vaccination and starvation on morphology of vertebrae and skull bones of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). The Second International Workshop «Interdisciplinary approaches in fish skeletal biology». 26-28 April 2011, Tavira, Portugal.

Подписано в печать 20.09.2011г.
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 1,3. Тираж 100 экз.
Заказ № 2236.

Отпечатано в ООО «Издательство "ЛЕМА"»
199004, Россия, Санкт-Петербург, В.О., Средний пр., д. 24
тел.: 323-30-50, тел./факс: 323-67-74
e-mail: izd_lemma@mail.ru
<http://www.lemaprint.ru>