

На правах рукописи

Хаймина Ольга Владимировна

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ
НА ПРОМЫСЛОВЫЕ ПОПУЛЯЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

25.00.28 – океанология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата географических наук

Санкт-Петербург
2013

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования Российский государственный гидрометеорологический университет (РГГМУ)

Научный руководитель

Карлин Лев Николаевич - доктор физико-математических наук, РГГМУ

Официальные оппоненты:

Родин Александр Васильевич - доктор географических наук, ООО Тихоокеанская рыбопромышленная компания г. Москва

Чернова Наталья Владимировна - кандидат биологических наук, Зоологический институт РАН

Ведущая организация

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича

Защита состоится «31» октября 2013 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 212.197.02 при Российском государственном гидрометеорологическом университете, по адресу: 195196, г. Санкт-Петербург, Малоохтинский пр., д. 98

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке РГГМУ, по адресу: 195196, г. Санкт-Петербург, Малоохтинский пр., д. 98

Автореферат разослан «26» сентября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Воробьев
Владимир Николаевич

I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

К числу важных природных ресурсов Мирового океана относятся запасы промысловых гидробионтов. Атлантический лосось (*Salmo salar* Linnaeus) — традиционный промысловый объект русского Севера. Атлантический лосось или семга – проходная рыба, для которой характерно разделение ареала на нерестовый и нагульные участки (особи, проводящие всю жизнь в пресной воде, в популяциях этого вида редки). В связи этим состояние отдельных популяций атлантического лосося определяется как условиями нагула в море (включая промысел во время миграции), так и условиями обитания в реке, в том числе различными видами антропогенного воздействия. Наличие у производителей атлантического лосося стремления вернуться для нереста в "родную" реку — хоминга, привело к формированию уникальных популяций рыб со специфическими адаптациями, приуроченных к каждой конкретной реке в пределах нерестового ареала. В свою очередь локальные популяции образуют две региональные группы популяций, объединенные общим ареалом нагула в море:

- европейская группа популяций, нагуливающаяся в Норвежском и Северном морях, а также в южной части Баренцева моря и западнее о. Исландия;
- северо-американская группа популяций, нагуливающаяся в районе о. Ньюфаундленд в Северной Атлантике.

В особую группу среди европейских популяций можно выделить популяции атлантического лосося рек бассейна Балтийского моря, нагуливающиеся в нем.

Сохранение специфических адаптаций локальных популяций в широком спектре внешних условий обеспечивает устойчивость вида в целом, однако, делает каждую популяцию более чувствительной к значимым изменениям условий обитания. «В широком смысле слова под адаптацией понимается гармония организмов (в том числе и популяций, видов) со средой обитания» [Яблоков, Юсуфов, 1989, с. 170]. Изучение данной гармонии возможно как бы «с двух сторон» - от среды и от объекта. При этом более полную картину влияния изменяющихся условий обитания на состояние промысловых популяций атлантического лосося можно получить, сочетая методы исследования промысловой океанологии и методы биологических исследований, т.е. используя междисциплинарный подход.

Актуальность темы. В последние десятилетия усилился интерес к морскому периоду жизни атлантического лосося, как ценного промыслового ресурса. Наблюдавшееся сокращение численности (и уловов) атлантического лосося в XX веке, а также изменение возрастной структуры нерестовых стад [ICES, 2008], потребовало введения «предосторожного подхода» к эксплуатации данного объекта промысла [Бабаян, 2000]. Снижение промысловых запасов атлантического лосося совпало с выраженным потеплением климата. По данным IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) глобальная температура воздуха за период 2001-2005 годы была на 0,76 °С выше, чем во второй половине XIX века. По результатам прогнозирования IPCC в XXI веке ожидалось

значительное потепление в высоких широтах северного полушария, т.е. во всем ареале обитания атлантического лосося [Contribution of Working Group I ..., 2007]. Взаимосвязь между динамикой численности (или уловов) как атлантических, так и тихоокеанских лососей, и климатическими изменениями рассматривалась различными исследователями [Берг, 1935; Saunders et al., 1983; Friedland et al., 2000; Кляшторин, Любушин, 2005; Мартынов, 2007; и другие]. Если принять, что изменения численности и, как следствие, уловов атлантического лосося являются, в том числе, и реакцией на изменения климата, то актуальным остается вопрос о выявлении механизма данной связи с целью оценки дальнейших климатически обусловленных изменений в динамике численности популяций данного вида.

В настоящее время практически все популяции атлантического лосося находятся под сильным антропогенным прессом, в том числе и на территории России. Для сохранения существующих и восстановления утраченных популяций атлантического лосося рек северо-запада России широко используется воспроизводство данного вида в искусственных условиях на рыбобродных заводах. Однако роль заводского воспроизводства в поддержании диких популяций, по мнению ряда исследователей [Артамонова, Махров, 2006 и другие], не всегда однозначна: при общем сохранении численности могут происходить негативные изменения в генофонде диких популяций. С другой стороны в критической ситуации (резкое сокращение численности популяции в результате внешнего воздействия) искусственное воспроизводство является единственным гарантом сохранения генетического разнообразия поддерживаемой популяции. Поэтому для принятия оптимальных решений по сохранению конкретной популяции необходимо понимание механизмов влияния на нее изменившихся условий обитания, в частности, механизма адаптации популяции атлантического лосося к вселению паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg (далее гиродактилюс).

Таким образом, комплексный подход при исследовании реакции популяций атлантического лосося на изменения факторов среды обитания различной природы - как в речной, так и в морской период жизни, позволяет более объективно подойти к решению проблемы сохранения естественных популяций данного вида и их устойчивого самовоспроизводства.

Степень разработанности проблемы. Изучению влияния изменений факторов среды обитания на состояние популяций атлантического лосося и вопросу сохранения и рационального использования самовоспроизводящихся популяций данного вида посвящено большое число как отечественных [Берг, 1935; Мартынов, 2007 и другие], так и зарубежных исследований [Saunders et al., 1983; Friedland et al., 2000; и другие]. Однако накопление новых данных и внедрение в практику исследований популяций атлантического лосося новых методов, в том числе вейвлет-анализа и анализа полиморфизма длин рестриктных фрагментов (ПДРФ), позволяют расширить и детализировать знания при изучении влияния изменяющихся условий среды обитания на состояние популяций атлантического лосося.

Цель данной работы - выявление отклика популяций атлантического лосося Белого и Баренцева морей на изменения факторов среды обитания под воздействием естественных и антропогенных факторов для совершенствования процесса управления промысловым запасом.

Задачи исследования:

- рассмотреть разнообразие основных показателей состояния популяций атлантического лосося в зависимости от изменения факторов среды на всем ареале обитания;

- проанализировать изменения климата морей северо-запада России и Норвежского моря в XX – начале XXI вв. с использованием климатических индексов (ИКЛ);

- выявить отклик популяций атлантического лосося Белого и Баренцева морей на изменения климатических условий;

- исследовать совместное влияние абиотических и биотических факторов среды на состояние популяции атлантического лосося на примере р. Кереть.

Предмет и объект исследования. Предмет исследования – это механизмы влияния изменений факторов среды обитания как естественного, так и антропогенного происхождения на состояние популяций атлантического лосося. Объектом исследования в данной работе являются популяции атлантического лосося, воспроизводящиеся в ряде рек бассейнов Белого и Баренцева морей. В данной работе исследовались отклики популяций атлантического лосося рек бассейнов Баренцева и Белого морей на изменения климатических условий в XX – начале XXI вв. как естественного фактора среды обитания, а также на инвазию гиродактилюса на примере популяции р. Кереть как результат антропогенного воздействия.

Научная новизна:

1. Впервые выполнена оценка климатических изменений за более чем вековой период с помощью интегрального климатического индекса для морей северо-запада России.

2. С использованием ИКЛ выполнена количественная оценка влияния климатических изменений на состояние популяций атлантического лосося Белого и Баренцева морей.

3. Показано, что изменения продолжительности морского нагула атлантического лосося рек Белого и Баренцева морей могут рассматриваться как адаптивный отклик на климатические изменения.

4. Впервые на основе результатов натуральных и экспериментальных исследований генетической структуры популяции семги р. Кереть Белого моря выявлена тенденция увеличения числа особей атлантического лосося, являющихся носителями балтийских гаплотипов, вызванная инвазией паразита гиродактилюса.

Теоретическая и практическая значимость работы. Выполненные исследования временных рядов интегральных климатических индексов морей северо-запада России позволили выявить общие черты и различия в изменениях климата Балтийского, Белого и Баренцева морей в XX - начале XXI вв., а также оценить тенденцию изменения климата на период до 2020 года. В ближайшие

годы можно ожидать снижение теплового фона во всем ареале обитания атлантического лосося; при этом межгодовые колебания ИКЛ могут сохранять значительную амплитуду, характерную для последнего периода потепления климата.

Результаты проведенных исследований рядов уловов атлантического лосося из популяций рек бассейнов Белого и Баренцева морей косвенно подтвердили тенденцию к сокращению доли особей с продолжительным морским нагулом, отмеченную ранее и для других популяций. Полагая, что это было обусловлено потеплением климата, следует предположить в дальнейшем смену данной тенденции на противоположную.

Исследования популяции атлантического лосося р. Кереть показали возможность стремительной адаптивной эволюции видов в неблагоприятных экологических условиях.

Полученные результаты на практике могут быть учтены при решении проблемы рационального использования и сохранения популяций атлантического лосося:

- в условиях изменения климата целесообразно производить учет меняющейся средней массы особи атлантического лосося при оценке общего допустимого улова (ОДУ);

- использованные впервые праймеры могут быть рекомендованы как элементы тест-системы для прижизненной идентификации особей атлантического лосося, носителей восточно-атлантических и балтийских гаплотипов митохондриальной ДНК;

- как маркер при селекционных работах по выведению линий атлантического лосося, устойчивого к гиродактилюсу, для товарного выращивания в бассейнах Белого и Баренцева морей перспективен митохондриальный гаплотип DBBAB.

Материалы работы использовались при подготовке программ дисциплин «Теория прогнозирования океанологических процессов» для магистров и «Основы аквакультуры» для бакалавров по направлению подготовки 280400 - Прикладная гидрометеорология, профиль подготовки – Прикладная океанология (РГГМУ) и в учебном пособии «Прибрежная аквакультура» [Шилин М.Б. и др., 2009].

Диссертация соответствует Паспорту научной специальности - 25.00.28 – «Океанология (науки о Земле)» по п. 6 «Биологические процессы в океане, их связь с абиотическими факторами среды и хозяйственной деятельностью человека, биопродуктивность районов Мирового океана», п. 11 «Антропогенные воздействия на экосистемы Мирового океана», п. 13 «Методы оценки экологически значимых гидрофизических и гидрохимических характеристик вод океана, оптимальных условий существования морских экосистем, защиты ресурсов океана от истощения и загрязнения».

Апробация работы. Основные результаты работы и положения, изложенные в диссертационной работе, были представлены на Втором международном симпозиуме по изучению инвазийных видов «Чужеродные виды Голарктики (Борок-2)», Борок Ярославской области, 27 сентября - 1 октября

2005 г.; конференции «Проблемы ихтиопатологии в начале XXI века» (к 80-летию создания лаборатории болезней рыб ФГНУ «ГосНИОРХ»), г. Санкт-Петербург, 7-11 декабря 2009; Втором Международном конгресс «ЕвразияБио-2010», 13-15 апреля 2010, Москва; Третьем международном симпозиуме по изучению инвазийных видов «Чужеродные виды Голарктики (Борок-3)», Борок – Мышкин Ярославской области, 5 - 9 октября 2010 г.; XI Всероссийской конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Санкт-Петербург, 9-11 ноября 2010 г.; Международной научной конференции «Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов», Мурманск, 25-28 октября 2011 г.; Международной научной конференции "Технологии сохранения редких видов животных", Москва, 21-23 ноября 2011 г.; XI Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования, Мурманск, 22-24 мая 2012 г., а также докладывались и обсуждались на заседаниях кафедры промысловой океанологии и охраны природных вод океанологического факультета Российского государственного гидрометеорологического университета.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 печатных работ, в том числе 3 статьи - в рецензируемых журналах из списка ВАК.

Личный вклад автора. На основании опубликованных данных сформировала массивы промысловых и гидрометеорологических рядов за период с 1900 года по 2012 год, выполнила их корреляционный, спектральный и вейвлет-анализы, оценила тенденцию изменения климата морей северо-запада России на период до 2020 года и влияние этих долгопериодных изменений на состояние популяций атлантического лосося рек бассейнов Белого и Баренцева морей. Участвовала в планировании и проведении экспериментальных исследований генетической структуры популяции семги р. Кереть. Выполнила генетический анализ 30 выборок молоди атлантического лосося р. Кереть. Участвовала в анализе полученных результатов и написании статей.

Основные положения, выносимые на защиту:

- изменения климата морей северо-запада России – Балтийского, Белого и Баренцева - на фоне общих черт имеют существенные различия;

- изменчивость продолжительности морского нагула атлантического лосося из популяций Белого и Баренцева морей является адаптивным откликом на климатические изменения;

- популяция атлантического лосося р. Кереть бассейна Белого моря менее устойчива к гиродактилюсу, чем популяции рек бассейна Балтийского моря, и в ней идет отбор по митохондриальной ДНК, как адаптация к инвазии этого паразита.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав (включающих обзор литературы, материалы и методы исследования, результаты и обсуждение), заключения, списка литературы объемом 210 наименований и приложений. Рукопись содержит 155 страниц, включая 43 рисунка и 24 таблицы.

Благодарности. Автор искренне благодарит научного руководителя – Л. Н. Карлина (РГГМУ) за конструктивное руководство, а также наставников –

В. С. Артамонову (ИПЭЭ РАН), А. А. Махрова (ИПЭЭ РАН), И. П. Карпову (РГГМУ) и М. Б. Шилина (РГГМУ) за постоянный научный интерес и создание творческой атмосферы.

Автор выражает глубокую признательность Б. С. Шульману (ЗИН РАН), И. Л. Щурову, В. А. Широкову (Северный НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского Гос. Университета), Д. Л. Лайусу (СПбГУ), а так же начальнику Карелрыбвода, заслуженному работнику рыбной промышленности РФ В. А. Мовчану, сотрудникам Выгского рыбоводного завода и лично директору В. Е. Гилеппу и заведующему рыбоводным пунктом на р. Кереть В. В. Игнатенко за помощь в сборе материалов, предоставленные данные и консультации.

Автор благодарна коллегам – сотрудникам кафедры промысловой океанологии и охраны природных вод РГГМУ за поддержку и конструктивные советы при подготовке текста диссертации.

II. СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обосновывается актуальность темы, формулируется цель и основные задачи исследования, отмечается научная новизна и практическая значимость работы, приводятся основные положения, выносимые на защиту.

Первая глава содержит краткий очерк биологии атлантического лосося, где анализируется разнообразие основных показателей состояния популяций атлантического лосося (размерно-весовые показатели, возрастная структура нерестового стада и др.) на всем ареале обитания как результат адаптации вида в зависимости от естественной изменчивости факторов среды. Особо обсуждается проблема снижения численности атлантического лосося во всем ареале обитания в XX веке [Берг, 1935; Лишев, Римш, 1961; Мартынов, 2007, ICES 2008, Реестр лососевых рек..., 2011 и другие] вплоть до утраты ряда популяций. Причины данного феномена в основном связаны с хозяйственной деятельностью человека. А так же анализируется существующая практика искусственного воспроизводства атлантического лосося, меры, регулирующие его промысел, и риски, связанные с товарным выращиванием данного вида. Показано, что данный подход не в полной мере обеспечивает сохранение генетического разнообразия в поддерживаемых популяциях.

Во второй главе приведена характеристика материалов и методов, использованных при выполнении работы.

Влияние изменений климата на состояние проходной океанической формы атлантического лосося из популяций ряда рек бассейнов Белого и Баренцева морей рассмотрено с учетом теплового режима нагульного ареала (Норвежское море) и нерестового ареала.

Для исследования отклика популяций атлантического лосося Белого и Баренцева морей на изменения естественных факторов среды обитания были проанализированы следующие ряды промысловых и гидрометеорологических характеристик:

– ежегодный мировой вылов атлантического лосося за период с 1950 по 2010 гг. [FAO, 2010];

– ежегодный вылов атлантического лосося в Канаде, Норвегии и России в конце XIX в. - начале XXI в. [Берг, 1935; FAO, 2010];

– ежегодные уловы семги (в тоннах) в акватории Белого моря и Мурманском промысловом районе в XX – начале XXI в. [Мартынов, 2007];

– ежегодные уловы семги (в тоннах и (или) штуках) для рек Онега, Кереть, Варзуга, Кица, Поной, Западная Лица, Тулома, Кола, Ура, Йоканьга, Печора во второй половине XX века [Мартынов, 2007 и другие];

– средняя масса особи (в кг) в уловах для рек Варзуга, Кица, Поной, Западная Лица, Тулома, Кола, Ура, Йоканьга, Печора во второй половине XX века [Мартынов, 2007; данные книг учета рыбоучетного заграждения (РУЗ) р. Кереть и другие];

– нормированные ежегодные уловы семги (т.е. отнесенные к средней массе особи) в акватории Белого моря на рубеже XIX-XX веков [«Море...», 2010];

– уловы тинды и лосося (в шт.) для рек Кольского полуострова с 1970 по 2007 гг [ICES, 2008];

– среднемесячные значения температуры воздуха по станциям Белого (Кандалакша, Онега, Архангельск), Балтийского (Хапаранда, Санкт-Петербург, Калининград) и Баренцева (Вардё, Канин Нос) морей, а также по станциям Торсхавн, Будё, Ян-Майен (Норвежское море) с января 1900 по декабрь 2012 гг. – архив NOAA NCDC GHCN version 2 [<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCDC/.GHCN/.v2/.raw/.mean/.temp/>];

– среднемесячные значения температуры поверхности океана (ТПО) (реконструкция) с января 1900 по декабрь 2012 гг. в сетке 2°x2° акватории Белого (5 узлов), Балтийского (14 узлов) и Баренцева (62 узла) морей – архив NOAA NCDC ERSST version3b [<http://iridl.ldeo.columbia.edu/.SOURCES/.NOAA/.NCDC/.ERSST/.version3b/.sst/>];

– среднемесячные значения температуры поверхности океана (ТПО) с января 1854 по декабрь 2012 гг. в сетке 2°x2° акватории Норвежского моря (77 узлов) – архив NOAA NCDC ERSST version3b [<http://iridl.ldeo.columbia.edu/.SOURCES/.NOAA/.NCDC/.ERSST/.version3b/.sst/>];

– средняя ледовитость Баренцева моря за май-июль, выраженная в % площади свободной ото льда с 1900 по 2012 гг. (данные Мурманского УГМС);

– средняя за декабрь-май ледовитость Белого моря, выраженная в % площади занятой льдом с 1900 по 1985 гг. [Гидрометеорология и гидрохимия, 1991].

– максимальная за ледовый период ледовитость Балтийского моря, выраженная в абсолютных значениях площади (км²), занятой льдом, с 1900 по 2010 гг. (данные ледового отдела Финского института морских исследований).

На основании перечисленных рядов гидрометеорологических характеристик были рассчитаны интегральные климатические индексы (ИКЛ) [Бойцов, 2006] для акваторий Белого, Балтийского и Баренцева морей за период с 1900 по 2012 годы:

$$IKI_j = \sum \left[(Ta_j - \overline{Ta_j}) / \sigma_{Ta_j} + (Tw_j - \overline{Tw_j}) / \sigma_{Tw_j} + (L_j - \overline{L_j}) / \sigma_{L_j} \right]$$

где IKI_j – интегральный климатический индекс j-того моря,
 Ta_j, Tw_j – фактические значения температуры воздуха и воды (°C) соответственно,
 L_j – фактическая ледовитость (%),
 $\overline{Ta_j}, \overline{Tw_j}, \overline{L_j}$ – средние многолетние значения температуры воздуха, воды и ледовитости,
 $\sigma_{Ta_j}, \sigma_{Tw_j}, \sigma_{L_j}$ – среднеквадратические отклонения температуры воздуха, воды и ледовитости.

Как следует из формулы, все исходные гидрометеорологические параметры были нормированы, значение климатического индекса, равное «0», соответствует норме за 1900-2010 годы.

Исследование структуры временных рядов промысловых и гидрометеорологических характеристик осуществлялось на основе анализа трендов, спектрального анализа и вейвлет-анализа. Расчеты функции спектральной плотности проводились с помощью прикладной программы «Призма Лайт», где также осуществлялась полосовая фильтрация с использованием фильтра Баттерворта [Методические рекомендации по использованию..., 1997] для выделения энергонесущих квазигармоник и оценки их вклада в общую дисперсию анализируемых рядов. Расчеты коэффициентов вейвлет-преобразования были выполнены в пакете MATLAB. В качестве базисной функции использовался вейвлет Морле. Максимальный масштаб вейвлета не превышал половины длины анализируемого ряда. Для количественной оценки взаимосвязи промысловых и гидрометеорологических характеристик применялся корреляционный анализ.

Для исследования реакции популяции атлантического лосося на совместное влияние абиотических и биотических факторов был проведен эксперимент на реке Кереть. Экосистема данной реки подверглась инвазии гиродактилюса [Иешко и др., 2008 и другие]. Популяцию атлантического лосося р. Кереть с 1968 года и по настоящий момент частично воспроизводит Выгский рыболовный завод, и в отдельные годы Кемский рыболовный завод. В работе использовались выборки молоди от диких производителей р. Кереть, собранные на порогах реки и в условиях Выгского рыболовного завода (табл. 1).

Для экспериментальных исследований по заражению молоди семги гиродактилюсом, проведенных в 2008 - 2010 годах, дополнительно использовались выборки молоди атлантического лосося от производителей маточного стада р. Кереть Выгского и Кемского рыболовных заводов, а также молодь атлантического лосося от диких производителей р. Шуя бассейна Балтийского моря Кемского рыболовного завода (табл.1). Материалы экспериментальных работ также включали результаты паразитологических исследований и данные о температуре воды в реке в период проведения эксперимента.

Во время эксперимента садки с молодь семги (возраст 0+ и 1+) устанавливались на Морском пороге р. Кереть. В качестве источника заражения

гиродактилюсом в садки подсаживалась дикая молодежь, отловленная так же на Морском пороге (по 2-3 особи на садок). Плотность посадки пестряток в садки в начале каждого этапа эксперимента была равномерной, к моменту снятия садков плотность посадки определялась гибелью рыб. Погибшие рыбы изымались с указанием даты отхода, остальные особи - при снятии садков с указанием даты подъема садка. Все пробы фиксировались в 96 %-ном этаноле и подвергались паразитологическому анализу, выполнявшемуся методом неполного вскрытия рыб.

Таблица 1 – Объем, места и годы сбора исследованных выборок молоди (0+ – 2+) атлантического лосося

Происхождение производителей	Место отлова	Годы	Количество выборок	Количество особей
«Дикие» р. Кереть (бассейн Белого моря)	Пороги р. Кереть	2001, 2003, 2004, 2005	16	253
	Выгский рыболовный завод	2001, 2003, 2004, 2005	5	180
	Экспериментальные садки	2008, 2009, 2010	5	225
Маточное стадо р. Кереть Выгского рыболовного завода	Выгский рыболовный завод	2001	1	27
	Экспериментальные садки	2010	1	102
«Дикие» р. Шуя (бассейн Балтийского моря)	Экспериментальные садки	2008, 2009	2	76
Всего			30	863

Для большинства исследованных выборок молоди семги имелись дополнительные сведения, касающиеся морфологии, возраста и пола исследованных особей.

Исследование генетической структуры популяции атлантического лосося р. Кереть выполнено путем анализа полиморфизма длин рестриктных фрагментов (ПДРФ-анализ). С этой целью использовали ДНК, выделенную из проб кожи и мышц, реже – гонад, преимущественно фиксированных 96 % этанолом. Выделение ДНК проводилось фенольным методом и с использованием набора реагентов DiatomTM DNA Prep 200.

Аmplификацию фрагмента митохондриальной ДНК (мтДНК) длиной около 1410 пар нуклеотидов, частично содержащего гены, кодирующие NADH-дегидрогеназу I (ND-1) и 16S РНК проводили с использованием праймеров, предложенных в работе [Vespoor et al., 1999].

В некоторых случаях для проб с плохой сохранностью ДНК синтез полноразмерного фрагмента был невозможен. В связи с этим для идентификации гаплотипов осуществлялся синтез укороченного фрагмента ДНК (401 п. н.) с использованием следующих праймеров:

Ssalmt 2F: 5'-CTCGCACTTTCCAGCCTAGCC-3' – прямой;

Ssalmt 3R: 5'-GCCGAGAGTGTGTTTCATTAGAAGG-3' – обратный.

Эти праймеры были разработаны в процессе данного исследования на основании анализа последовательности мтДНК, представленной в GenBank (NCBI) (№ U12143). При анализе результатов эксперимента по заражению молоди атлантического лосося гиродактилюсом данный фрагмент использовали в качестве тест-системы.

Для расщепления полноразмерного фрагмента мтДНК (1410 п.н.) были использованы 5 рестриктаз: *Hae III*, *Dra I*, *Ava II*, *Hinf I* и *Rsa I*. Расщепление укороченного фрагмента (401 п.н.) осуществлялось с использованием только рестриктаз *Hae III* и *Ava II*.

Определение наличия полноразмерного и укороченного фрагментов мтДНК, а также анализ длин рестриктных фрагментов после расщепления полноразмерного фрагмента (1410 п.н.) рестриктазами *Hinf I* и *Dra I* выполнялись в агарозных гелях различной концентрации (от 1 % до 2,1 %) с использованием трис-ацетатного или трис-боратного буферов. Анализ длин рестриктных фрагментов, полученных в результате обработки полноразмерного фрагмента *Hae III*, *Dra I*, *Ava II*, *Hinf I* и *Rsa I* или укороченного фрагмента (401 п.н.) ферментами *Hae III* и *Ava II* проводился в 5 – 7 % полиакриламидном геле в трис-боратном буфере.

Агарозные и полиакриламидные гели по завершении электрофореза окрашивались раствором бромистого этидия и фотографировались в ультрафиолете ($\lambda=312$ нм) цифровыми камерами. Полученные изображения заносились в компьютерную базу данных. Длины фрагментов ДНК в исследованных пробах оценивались визуально с учетом подвижности стандартных фрагментов ДНК в составе маркеров (50bp DNA Step Ladder; 100bp+1,5Kb+3Kb DNA Ladder; ДНК фага λ , расщепленная рестриктазами *Pst I* или *Hind III*).

Значимость различий полученных частот гаплотипов между выборками устанавливалась с использованием псевдовероятностного теста (метод Монте-Карло) в программе CHIRXS. Сравнение выборок по другим параметрам выполнялось с использованием критерия χ^2 Пирсона, t-критерия Стьюдента и F-критерия Фишера.

В третьей главе рассмотрены изменения климата морей северо-запада России, а также Норвежского моря за вековой период, приведена оценка взаимосвязи выявленных климатических изменений и динамики уловов атлантического лосося.

Взаимосвязь между динамикой численности (или уловов) как атлантических, так и тихоокеанских лососей, и климатическими изменениями рассматривалась различными исследователями [Берг, 1935, Saunders et al, 1983; Friedland et al, 2000; Кляшторин, Любушин, 2005; Мартынов, 2007; и многие другие].

Естественные факторы среды обитания, такие как климатические условия, характеризуются полициклическими колебаниями. Анализ рядов рассчитанных

интегральных климатических индексов морей северо-запада России - части нерестового ареала атлантического лосося - за период с 1900 года по 2010 год, а также ТПО районов нагула данного вида в Норвежском и Балтийском морях с 1854 года по 2010 год показал наличие в изменениях этих характеристик выраженных нелинейных трендов, а также присутствие квазигармоник с периодами от 2-3 лет до ~70 лет. Использование наряду со спектральным анализом, вейвлет-анализа для исследования данных рядов позволило выявить нестационарность квазигармонических колебаний во времени (рис. 1).

Основными энергонесущими гармониками в изменчивости ИКЛ, кроме ~70-летней составляющей, являлись квазишестилетняя и квазидвенадцатилетняя составляющие, однако вклад квазишестилетней составляющей был незначим для акватории Баренцева моря, значим на отдельных временных интервалах для бассейна Белого моря и значим практически на протяжении всего 110-летнего интервала для бассейна Балтийского моря. Похожие результаты были получены и при исследовании рядов ТПО в зонах нагула популяций атлантического лосося из рек северо-запада России. Такое сочетание вкладов гармонических составляющих в изменчивость климатических показателей свидетельствует об определяющей роли квазигармонических колебаний с периодом 12 лет для морей, имеющих свободный водообмен с Мировым океаном, и об увеличении доли квазишестилетних колебаний в морях с ограниченным водообменом.

Анализ долгопериодной изменчивости рядов ИКЛ морей северо-запада России, аппроксимированной квазисемидесятилетней гармоникой, выявил также различия, проявляющиеся в некотором запаздывании экстремумов для Белого и Баренцева морей по сравнению с Балтийским морем. Кроме того, экстраполяция долгопериодных составляющих рядов климатических индексов свидетельствует о смене знака тенденции в изменении теплового режима уже в ближайшие 10 лет (рис. 2). Данный прогноз подтверждается динамикой термических условий в 2011-2012 годах. Так, в 2011 году для акватории Балтийского моря наблюдался максимум ледовитости (309 км²) за последние 25 лет, в то время как на Белом и Баренцевом морях температурный фон сохранял тенденцию к потеплению.

Подобные полициклические колебания присущи и динамике уловов атлантического лосося. Так, для популяций данного вида, нерестящихся в реках бассейнов Белого и Баренцева моря, характерны колебания уловов с квазишестилетним и квазидвенадцатилетним периодами (табл. 2). Эти квазигармонические изменения прослеживаются как на уровне суммарных уловов в данном регионе, так и на уровне уловов в отдельных реках. Тот факт, что данные ритмические изменения выявляются и при анализе динамики уловов в Норвегии и Канаде позволяет их интерпретировать как реакцию данного вида на изменения факторов среды обитания.

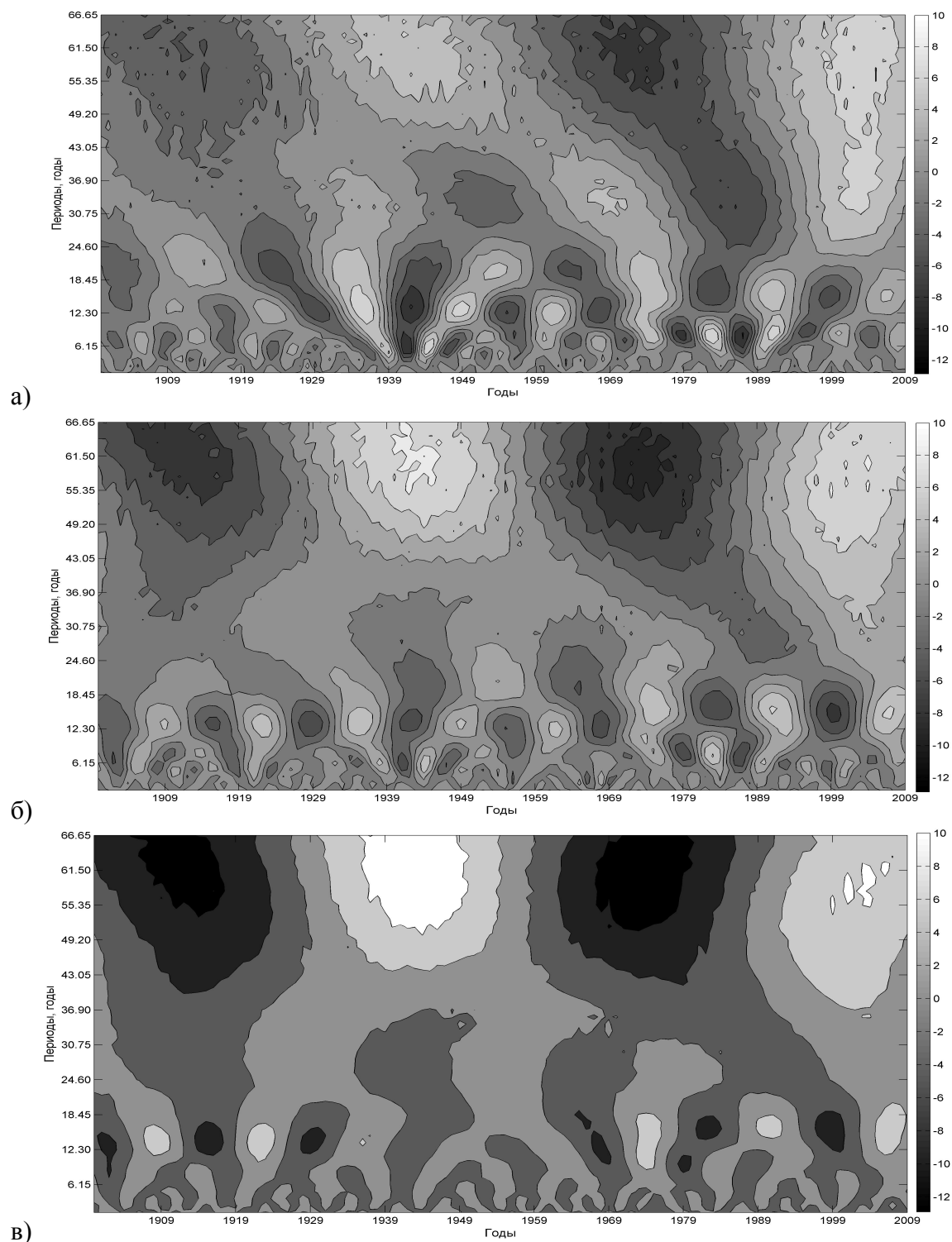


Рисунок 1 - Коэффициенты вейвлет-преобразования рядов климатических индексов Балтийского (а), Белого (б) и Баренцева (в) морей

Применение для анализа данных промысловой статистики вейвлет-преобразования позволило выявить в рядах уловов атлантического лосося для отдельных рек бассейнов Белого и Баренцева морей различия во временных интервалах кульминирования квазигармоник с периодами ~6 лет и ~12 лет, что нехарактерно для обобщенных данных об уловах. В то же время сравнение результатов вейвлет-преобразования рядов уловов атлантического лосося в

Норвегии и России (бассейны Белого и Баренцева морей) показало, что, начиная с 1950 года, чередование периодов с преобладанием квазишестилетних и квазидвенадцатилетних колебаний в этих рядах носит противофазный характер, а в конце XIX - начале XX веков колебания уловов семги происходили синхронно и были представлены двумя квазигармониками одновременно.

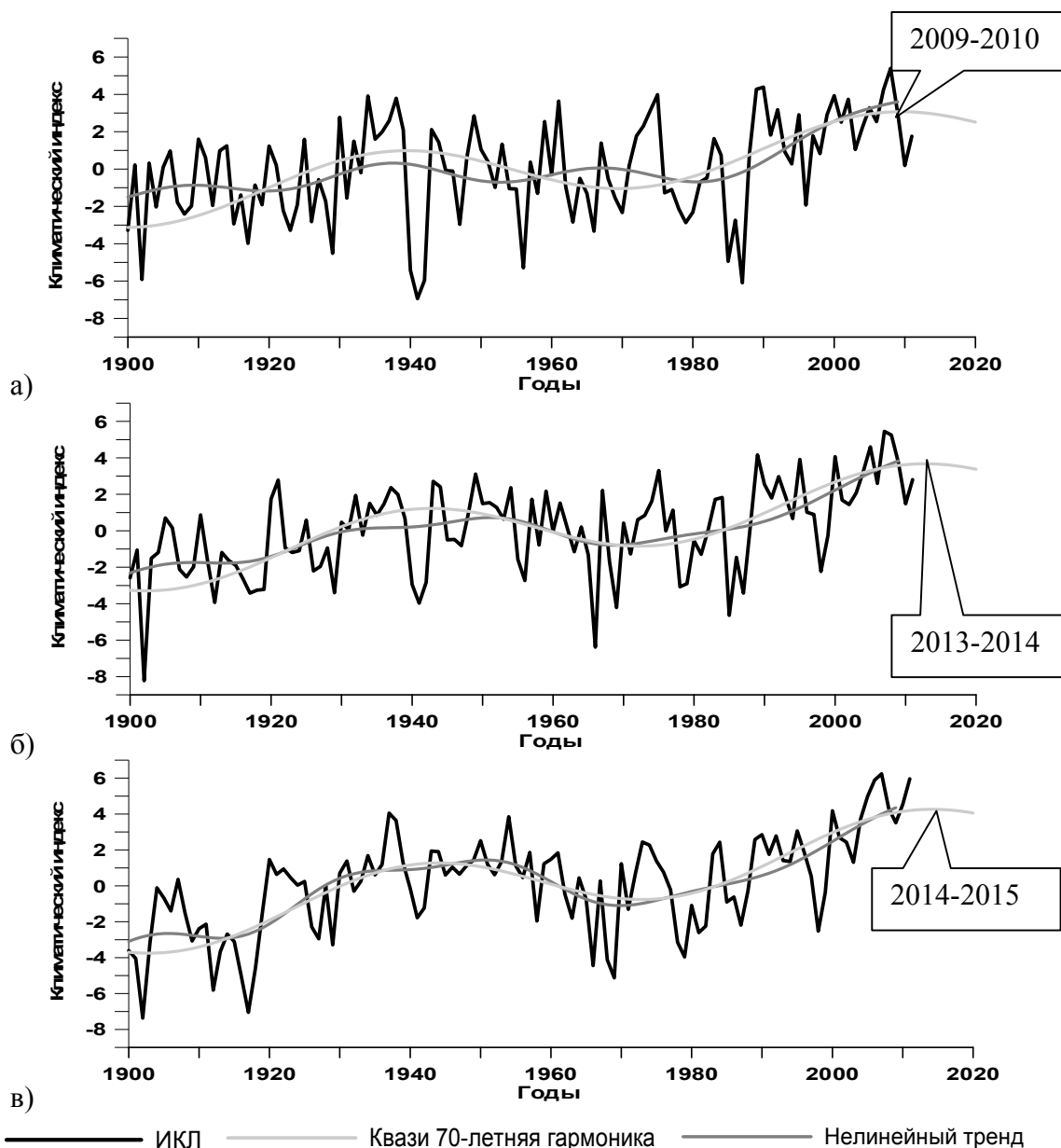


Рисунок 2 – Гармоническая аппроксимация долгопериодной составляющей рядов ИКЛ Балтийского (а), Белого (б) и Баренцева (в) морей и ее экстраполяция (в рамках указаны годы ожидаемого экстремума)

Механизм адаптации популяций атлантического лосося к изменениям климатических условий наиболее вероятно связан с морским периодом жизни. Так колебания уловов атлантического лосося отражают не только изменения численности производителей, промысловое усилие, но и среднюю массу особей в уловах. По результатам многочисленных исследований [Берг, 1935; Мартынов, 2007 и другие] масса особей атлантического лосося в большей степени зависит

от продолжительности ее морского нагула. В связи с этим доля более крупных особей возрастает в популяциях, где в возрастной структуре присутствуют производители с 2-3 годами и более морского нагула (например, р. Печора, р. Онега).

Таблица 2 – Вклад нелинейных трендов и квазигармонических составляющих в дисперсию рядов уловов атлантического лосося (в %, при округлении до 5 %)

Ряд	Вклад в дисперсию рядов	
	Нелинейный тренд	Квазигармоники*
Канада 1870-1930 гг.	50	15 / (8-13 лет) 15 / (5-4 лет)
Норвегия 1876-1933 гг.	80	15 / (5-8 лет)
Россия 1874-1915 гг.	30	45 / (6-12 лет)
Канада 1950-1997 гг.	85	10 / (5-10 лет)
Норвегия 1950-2008 гг.	80	10 / (6-12 лет)
Россия 1950-2005 гг.	90	5 / (5-12 лет)

* - в числителе приведено значение вклада в дисперсию, в знаменателе дан период квазигармонических составляющих.

В последние десятилетия наблюдается сокращение в популяциях атлантического лосося доли особей с продолжительным периодом морского нагула и увеличение доли особей с небольшой массой. Анализ рядов средней массы особей атлантического лосося в уловах рек Белого и Баренцева морей показал, что данная характеристика испытывает колебания с квазипериодами 6-12 лет. Кроме того, наблюдается увеличение вклада нелинейного тренда в общую изменчивость средней массы особи при увеличении в популяции доли рыб с более продолжительным морским нагулом (обращает на себя внимание тот факт, что происходит это в основном за счет самок (табл.3)). В свою очередь нелинейные тренды в динамике средней массы особи значимо коррелируют с аналогичными трендами для климатических индексов.

Таблица 3 - Вклад нелинейного тренда в изменчивость средней массы нерестовых мигрантов атлантического лосося из популяций рек бассейнов Белого и Баренцева морей

Река	Длина ряда	Возрастная структура	Вклад тренда (%)
Варзуга	54	3+1+ (♂♀)	40
Туллома	40	4(3)+1+ (♂) 4(3)+2+ (♀)	48
Умба	29	3+1+ (♂) 3+2(1)+ (♀)	50
Ура	43	4+1+ (♂) 4+2(1,3)+(♀)	66
Западная Лица	43	4+1+ (♂) 4+2(3)+(♀)	70

Прослеживается следующая тенденция: проведя первую зиму в море в теплых условиях, большее количество атлантического лосося возвращается на нерест уже в следующее лето, что способствует снижению среднего веса особей в уловах. Наоборот, в более прохладные годы увеличивается доля рыб, оставшихся на повторную зимовку и возрастает средний вес рыбы в уловах.

Вышеуказанное приводит к выводу, что динамика средней массы особи в уловах атлантического лосося зависит от климатических условий и определяется продолжительностью морского нагула, и это можно рассматривать как адаптивный отклик на климатические изменения. Выявленные квазипериоды изменения средней массы особи атлантического лосося из разных популяций могут быть учтены при составлении ОДУ для отдельных рек.

В четвертой главе изложены результаты исследования динамики численности атлантического лосося под влиянием изменений абиотических и биотических факторов среды на примере популяции р. Кереть, где снижение численности семги во второй половине XX века носило катастрофический характер.

В исходном ряду численности производителей атлантического лосося р. Кереть дикого происхождения (рис. 3) более 80 % изменчивости приходится на вклад нелинейного тренда. В то же время вклад нелинейного тренда в изменчивость ряда ИКЛ Белого моря в этот период составляет около 20 %. Поэтому можно предположить, что тренд в исходном ряду численности дикой части популяции атлантического лосося р. Керети не является климатически обусловленным, и вызван причинами другой природы.

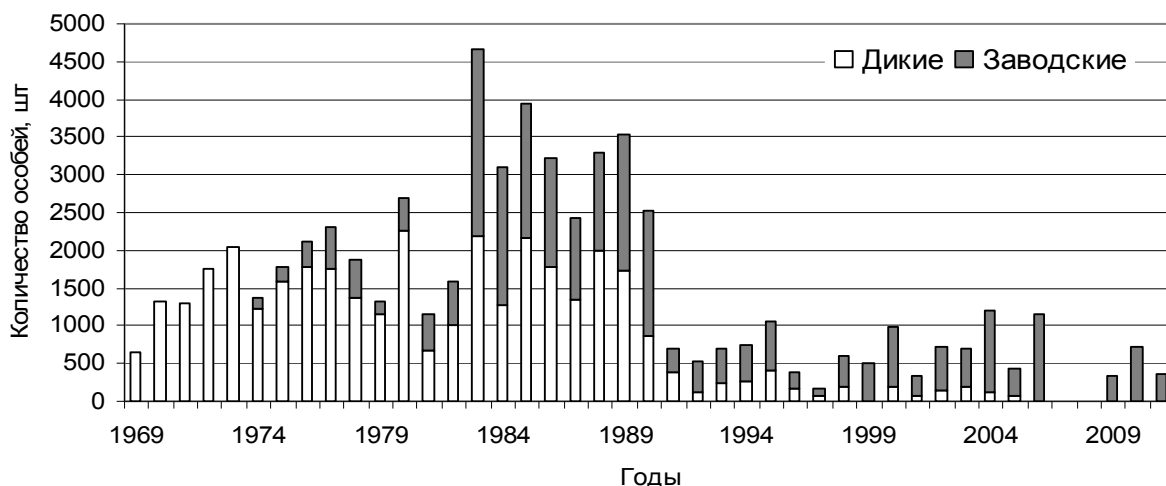


Рисунок 3 – Численность производителей атлантического лосося р. Кереть в 1969-2011 гг. (данные за 2007 и 2008 год отсутствуют)

Данный ряд отличается четко выраженной статистической неоднородностью по математическому ожиданию и дисперсии, поэтому для анализа его частотной структуры (вклада квазигармонических составляющих) исходный ряд был разбит на два участка (с 1969 по 1990 год включительно и с 1991 года по 2005 год включительно), каждый из участков ряда был нормирован, а затем весь ряд приведен к стационарному виду. Для нормированного ряда

наибольший вклад в изменчивость количества производителей вносили квазигармонические изменения с периодами около 3 лет (~60 %) и около 6-12 лет (~30 %). Колебания с квазипериодами ~2-3 года отражают возрастную структуру, характерную для нерестового стада р. Кереть (2(3)+1(2)+), а с квазипериодами ~6-12 лет являются климатически обусловленными.

Коэффициент взаимной корреляции рядов ИКЛ Белого моря (с исключенным линейным трендом) и нормированной численности дикой части популяции атлантического лосося р. Кереть при сдвигах на 3 года и 7 лет являются значимыми, хотя их значения невелики ($r_3=0,34$ и $r_7=-0,37$ соответственно). Для рядов температуры воздуха в Кандалакше за отдельные зимние и летние месяцы при сдвигах на 3 года и 7 лет корреляция с нормированным рядом численности производителей р. Кереть сохранялась в том же диапазоне.

При составлении уравнения регрессии для прогноза численности диких производителей р. Керети с наиболее значимым предиктором – ИКЛ со сдвигом на 7 лет, доля дисперсии, описываемая полученной зависимостью, составила 17 %. Это можно принять за оценку климатически обусловленных изменений в динамике численности атлантического лосося р. Кереть.

Причинами, вызвавшими столь резкое снижение численности молоди и, как следствие, нерестового стада семги р. Кереть стали: во-первых, вселение в реку гиродактилюса, впервые обнаруженного в реке в 1992 году [Иешко и др, 2008 и другие], во-вторых, отсутствие генетически обусловленной устойчивости к заражению им данной популяции рыб.

Исторически ареал обитания гиродактилюса ограничивался реками бассейна Балтийского моря [Иешко и др, 2008 и другие]. При этом его соседство с балтийским лососем не приводит к массовой гибели молоди рыб, что является результатом совместной эволюции обоих видов, определившей взаимную адаптацию паразита и хозяина.

Для подтверждения различной устойчивости популяций атлантического лосося из рек бассейна Балтийского моря и р. Кереть (бассейн Белого моря) были выполнены экспериментальные исследования по заражению гиродактилюсом молоди из разных популяций атлантического лосося. В эксперименте использовалась молодь от диких производителей современной популяции семги р. Кереть, от производителей из маточного стада р. Кереть (заложенного до появления в реке паразита) и р. Шуя (бассейн Балтийского моря).

По результатам трех этапов эксперимента (2008-2010 гг.) к концу периода выращивания (через 3-4 месяца) все рыбы в садках были заражены гиродактилюсом. Значимые различия по средней зараженности молоди семги наблюдались (табл. 4):

- для особей возраста 0+ из популяций р. Керети и р. Шуя (312 и 195 экз. соответственно);

- для особей возраста 0+ из популяции р. Кереть и потомков маточного стада р. Кереть (332 и 200 экз. соответственно);

- для особей возраста 0+ и 1+ из популяции р. Кереть (312 и 168 экз. соответственно).

Повлиять на интенсивность заражения молоди семги гиродактилюсом могли температурные условия. Сравнение данных по температуре воздуха по пункту Кандалакша выявило значимые различия выборок в 2008, 2009 и 2010 годов как по среднему арифметическому, так и по дисперсии.

Таблица 4. - Зараженность молоди атлантического лосося гиродактилюсом в эксперименте 2008-2010 годов

Год	Происхождение молоди	Возраст	Зараженность <i>G. salaris</i> , экз.		
			минимум	максимум	средняя
2008	р. Шуя	0+	56	393	195
	р. Кереть	0+	41	507	312
2009	р. Шуя	1+	33	594	173
	р. Кереть	1+	27	464	168
2010	Маточное стадо	0+	32	446	200
	р. Кереть	0+	32	446	200
	р. Кереть	0+	20	543	332

Однако в период наиболее массовой гибели рыб (последняя декада августа – первая декада сентября) в 2010 году, температура воздуха не превышала значений, характерных для этого же периода 2009 года и не опускалась ниже температур, зафиксированных в 2008 году.

Массовая гибель молоди (38 %) наблюдалась в 2010 году только среди потомков маточного стада р. Кереть (рис. 4). В то же время среди молоди из современной популяции р. Кереть на всех этапах эксперимента (в 2008 – 2010 гг.) отход рыб был единичным, как и среди молоди из популяции р. Шуя (в 2008 – 2009 гг.).

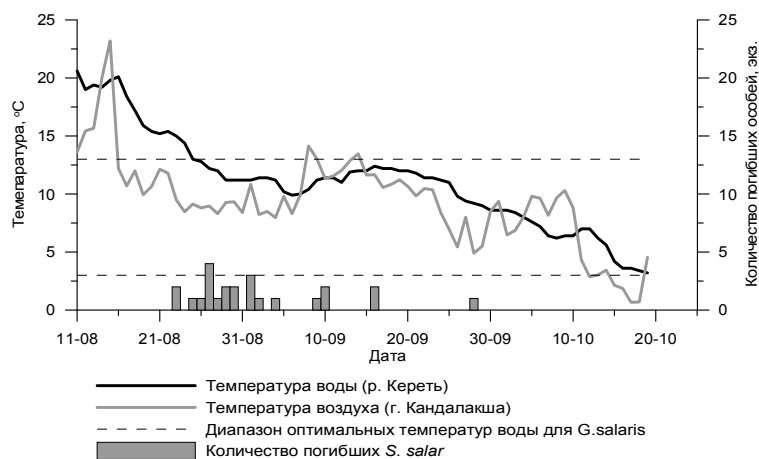


Рисунок 4 – Изменения термического режима в районе р. Кереть и динамика гибели молоди атлантического лосося (потомков маточного стада) в эксперименте 2010 года

Следовательно, термические условия в 2010 году не являлись определяющими для массовой гибели рыб. Учитывая, что условия содержания рыб, происходящих из разных популяций, в течение всего периода выращивания были идентичны в рамках каждого этапа эксперимента, что подтверждается

статистически незначимыми различиями размеров рыб, выявленные различия наиболее вероятно имеют генетическую природу.

Таким образом, результаты эксперимента показали различия в устойчивости исследованных популяций атлантического лосося р. Шуя (бассейн Балтийского моря) и р. Кереть (бассейн Белого моря) к заражению гиродактилюсом, а именно популяция атлантического лосося реки Кереть имеет пониженную устойчивость. Полученные данные хорошо согласуются с результатами других экспериментов. Так, ранее было показано, что атлантический лосось из рек Норвегии, Шотландии, Дании, юго-западной Швеции менее устойчив к заражению гиродактилюсом, чем лосось бассейна Балтики (за исключением популяции реки Indalselv) [Bakke et al., 2004; и другие]. Поэтому целесообразно рассмотреть особенности генетической структуры популяции атлантического лосося р. Кереть.

Для анализа генетического разнообразия атлантического лосося р. Кереть был использован ПДРФ-анализ полноразмерного фрагмента мт ДНК (1410 н.п.), что позволило выявить в популяции атлантического лосося реки Кереть четыре различных гаплотипа митохондриальной ДНК, которые были описаны в соответствии с обозначениями, предложенными в работе [Verspoor et al., 1999]: балтийские гаплотипы - DBBAB, DBBBB и восточно-атлантические гаплотипы-АВААА, АВААВ (порядок рестриктаз — *HaeIII*, *DraI*, *Avall*, *Hinfl*, *RsaI*).

При анализе генетических различий между исследованными выборками молоди атлантического лосося, происходящей из р. Кереть, с использованием обобщенных оценок встречаемости балтийских (DBBAB+DBBBB) и восточно-атлантических (АВААА+АВААВ) гаплотипов (табл. 5) были выделены четыре группы статистически однородных выборок:

I группа – выборки, в которых доля балтийских гаплотипов не превышала 10 % (заводская молодежь 2001 года и потомки маточного стада 2010 года);

II группа – выборки, в которых доля балтийских гаплотипов составляла от 20 до 30 % (заводская молодежь 2003 года и потомки маточного стада 2001 года);

III группа – выборки, в которых доля балтийских гаплотипов изменялась от 50 до 70 % (дикая молодежь 2001 и 2003 годов);

IV группа – выборки, в которых доля балтийских гаплотипов превышала 75 % (заводская молодежь 2004, 2005 и 2008 годов, а также дикая молодежь 2004-2005 годов).

В целом наблюдается кардинальная перестройка генетической структуры популяции атлантического лосося р. Кереть на достаточно коротком временном интервале - около 10 лет. Основной причиной этого стал направленный отбор в условиях заражения гиродактилюсом против особей, носителей восточно-атлантических митохондриальных гаплотипов, неустойчивых к данному паразиту.

Это подтверждается результатами изложенных выше экспериментальных исследований. По опубликованным данным известно, что в популяции атлантического лосося р. Шуя фиксирован балтийский гаплотип DBBAB. Согласно результатам ПДРФ-анализа выборок молоди семги (табл. 5), в современной популяции атлантического лосося р. Кереть также преобладают (частота встречаемости $0,75 \div 0,82$) особи с балтийскими гаплотипами. В то же время потомки маточного стада р. Кереть – это особи с восточно-

атлантическими гаплотипами (частота встречаемости свыше 0,75), что соответствует характеру колонизации реки данным видом. Следовательно, в эксперименте массовая гибель рыб при заражении гиродактилюсом наблюдалась только для особей - носителей восточно-атлантических гаплотипов (табл. 5).

Таблица 5 - Частоты встречаемости гаплотипов мтДНК в выборках молоди атлантического лосося, происходящих из популяции р. Кереть

Происхождение молоди	Год сбора материала	Объем выборки	Частоты встречаемости гаплотипов (HaeIII, DraI, AvaII, HinfI, RsaI)			
			Балтийские		Восточно-атлантические	
			DBBAB	DBBBB	АВААА	АВААВ
"заводская"	2001	45	0,02	0,07	0,91	0
"заводская"	2003	51*	0,20		0,80	
"заводская"	2004	54	0,81	0	0,19	0
"заводская"	2005	29**	0,64	0,18	0,18	0
"заводская"****	2008	52*	0,75		0,25	
"дикая"	2001	30	0,30	0,07	0,43	0,20
"дикая"	2003	56	0,48	0	0,52	0
"дикая"	2004	68	0,79	0	0,21	0
"дикая"	2005	104	0,76	0,01	0,23	0
"заводская" маточное стадо	2001	27*	0,26		0,74	
"заводская"**** маточное стадо	2010	101*	0,09		0,91	

*- по результатам ПДРФ-анализа с использованием укороченного фрагмента мт ДНК

** - обнаружена одна особь с гетероплазмией DBB(A+B)B

***- выборки, использованные в эксперименте на р. Кереть

Совместный учет возраста диких особей, их гаплотипа, распределения по порогам и присутствия гиродактилюса, выявил резкое сокращение числа рыб с гаплотипом АВААА в зоне заражения данным паразитом и вне ее. Так, при наличии гиродактилюса на Морском пороге в 2003 году в выборке молоди семги возраста 1+ в 2004 году резко (в 1,6 раза) увеличилась доля особей - носителей балтийских гаплотипов, по сравнению с выборкой молоди возраста 0+ с этого порога в 2003 году (рис. 5а), на Сухом пороге при отсутствии паразита изменений не наблюдалось (рис. 5б).

Таким образом, как показали результаты экспериментальных исследований и мониторинга состояния воспроизводящейся в реке части популяции атлантического лосося механизм отбора – это селективная гибель особей с восточно-атлантическими гаплотипами. Сохранение же восточно-атлантического гаплотипа АВААА в настоящее время в популяции семги р. Кереть является целиком заслугой заводского воспроизводства.



Рисунок 5 - Частота встречаемости особей с различными гаплотипами мтДНК в выборках дикой молодежи популяций семги р. Кереть в 2003-2004 годах (генерация 2002 года): а) при наличии паразита на Морском пороге в 2003 году; б) при отсутствии паразита на Сухом пороге

Важным результатом исследования является перспективность использования при селекционных работах по выведению линий атлантического лосося устойчивого к гиродактилиозу в качестве маркера митохондриального гаплотипа DBBAA. Гаплотип особи может быть установлен прижизненно, путем выделения мтДНК из тканей жирового плавника.

Полученные данные о быстрой адаптивной эволюции популяций атлантического лосося р. Кереть, наглядно демонстрируют необходимость проведения мониторинга генетической структуры современных популяций данного вида, особенно поддерживаемых искусственно. Кроме того, на примере популяции семги р. Кереть показана целесообразность создания маточных стад популяций атлантического лосося рек, находящихся под интенсивным антропогенным прессингом, с целью сохранения их генофонда.

В заключении сформулированы основные результаты работы:

1) рассчитаны значения интегральных климатических индексов морей северо-запада России - части нерестового ареала атлантического лосося за период с 1900 года по 2010 год;

2) результаты анализа долгопериодной изменчивости рядов ИКЛ морей северо-запада России, аппроксимированной квазисемидесятилетней гармоникой, выявили различия, проявляющиеся в некотором запаздывании экстремумов для Белого и Баренцева морей по сравнению с Балтийским морем;

3) экстраполяция долгопериодных составляющих рядов климатических индексов свидетельствует о смене знака тенденции в изменении термического режима уже в ближайшие 5-10 лет. В 2011 году площадь ледяного покрова на Балтийском море была максимальной за последние 25 лет и составила ~75 % площади моря, а средняя ледовитость в 2010-2012 годах была ~ 60 %, что свидетельствует о начавшемся снижении температурного фона;

4) проанализированы полициклические колебания уловов атлантического лосося различного уровня обобщения (мировой, отдельные страны, отдельные реки). На фоне выраженного нелинейного тренда в уловах прослеживаются

колебания с квазишестилетним и квазидвенадцатилетним периодами. Тот факт, что данные ритмические изменения выявляются и при анализе динамики уловов в различных частях ареала обитания, позволяет их интерпретировать как проявление адаптации данного вида к изменениям термических условий, испытывающих аналогичные колебания;

5) показано увеличение вклада нелинейного тренда в общую изменчивость средней массы особи атлантического лосося из популяций рек бассейнов Белого и Баренцева морей, при увеличении в них доли рыб с более продолжительным морским нагулом, что происходит в основном за счет самок. Результаты анализа соотношения в уловах в реках Кольского полуострова особей, прошедших одну зиму в море (тинды) и особей, зимовавших более продолжительный период, также свидетельствуют об увеличении доли тинды в условиях потепления климата. В свою очередь нелинейные тренды в рядах средней массы особей имеют значимую корреляцию с аналогичными трендами рядов ИКЛ и ТПО Норвежского моря;

6) выделены периоды колебаний средней массы особей для популяций атлантического лосося отдельных рек бассейнов Белого и Баренцева морей. Анализ показал, что данная характеристика испытывает колебания с квазипериодами в диапазоне от 6 до 12 лет. Выявленные периоды могут быть учтены при составлении ОДУ;

7) результаты исследования популяции атлантического лосося р. Кереть показали, что на фоне климатически обусловленного увеличения доли тинды в уловах, может наблюдаться резкое сокращение численности вида за счет биологических факторов, в частности инвазии паразитов;

8) на основании результатов экспериментальных исследований по заражению гиродактилюсом молоди из разных популяций атлантического лосося и мониторинга состояния современной популяции данного вида, воспроизводящейся в р. Кереть, показана ее меньшая устойчивость к заражению этим паразитом. В экспериментальных садках выявлена селективная гибель молоди от производителей из маточного стада Выгского рыбозавода, носителей восточно-атлантических гаплотипов. Аналогичный процесс наблюдается после вселения гиродактилюса и в дикой части популяции, воспроизводящейся в р. Кереть;

9) использованные впервые для получения укороченного ПЦР-продукта праймеры могут быть рекомендованы как элементы тест-системы для прижизненной идентификации особей атлантического лосося, носителей восточно-атлантических и балтийских гаплотипов. Маркером при селекционных работах по выведению линий атлантического лосося, устойчивого к заражению гиродактилюсом, для товарного выращивания в бассейнах Белого и Баренцева морей может являться митохондриальный гаплотип DBBAB;

10) показано, что роль заводского воспроизводства популяций атлантического лосося как основного механизма их сохранения может быть усилена, путем создания маточных стад с целью поддержания не только численности, но и генетического разнообразия вида.

Таким образом, проведенное диссертационное исследование позволило выявить отклик популяций атлантического лосося Белого и Баренцева морей на изменения факторов среды обитания различной природы с целью совершенствования процесса управления промысловым запасом.

III. СПИСОК ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы в журналах из перечня ведущих рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК РФ для публикации основных результатов диссертации:

1. Артамонова В.С., **Хаймина О.В.**, Махров А.А., Широков В.А., Шульман Б.С., Щуров И.Л. Эволюционные последствия вселения паразита (на примере атлантического лосося, *Salmo salar* L.)// Доклады Академии Наук, 2008.- т. 423.- №2.- С. 275-278

2. Артамонова В.С., Махров А.А., Шульман Б.С., **Хаймина О.В.**, Лайус Д.Л., Юрцева А.О., Широков В.А., Щуров И.Л. Реакция популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) реки Кереть на инвазию паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg.- Российский Журнал Биологических Инвазий.- 2011.-№1.- С.2 – 14

3. **Хаймина О.В.**, Бойцов В.Д., Карпова И.П. Вековые колебания климата морей северо-запада России. – Ученые записки РГГМУ. Научно-теоретический журнал. Вып. 24.- СПб, Изд. РГГМУ, 2012.- С.62-74

Учебные и учебно-методические издания:

1. Шилин М.Б., Голубев Д.А., Алексеев А.П., Бугров Л.Ю., Иванов М. В., **Хаймина О.В.** Прибрежная аквакультура.- СПб.: Изд-во РГГМУ, 2009.- 287 с.

Публикации в прочих научных изданиях:

1. **Хаймина О.В.**, Шульман Б.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Махров А.А., Игнатенко В.В., Артамонова В.С. Различия в устойчивости к паразиту *Gyrodactylus salaris* атлантического лосося (*Salmo salar*) двух популяций бассейнов Белого и Балтийского морей// Сб. научн. тр. ГосНИОРХ.- 2009.- вып. 338.- С. 205-209

2. **Хаймина О.В.**, Карпова И.П., Бойцов В.Д. Внутривековые изменения климата Белого моря в XX – начале XXI столетий и прогноз его состояния до 2025 года//Вопросы промысловой океанологии.- М., Изд. ВНИРО, 2010.- Вып.7.- №2.- С. 48-57.

3. **Хаймина О.В.**, Махров А.А., Широков В.А., Щуров И.Л., Артамонова В.С. Изменение генетической структуры популяции семги *Salmo salar* Linnaeus, 1758 р. Кереть (Белое море) в результате инвазии паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg// Чужеродные виды Голарктики (Борок-2). Тез. Докл. Второго мед. Симпоз. По изучению инвазийных видов. Борок Ярославской области, Россия. 27 сентября- 1 октября 2005 г. Рыбинск-Борок. 2005.- С. 179-180

4. **Хаймина О.В.** Влияние климатических изменений на динамику уловов атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Белого моря// Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов:

Тез. Докл. Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 9-11 ноября 2011 г.).- Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2011.- С. 194-196

5. **Хаймина О.В.**, Бойцов В.Д., Карпова И.П. Циклические изменения климата в северо-западных морях России// Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов: Тез. Докл. Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 9-11 ноября 2011 г.).- Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2011.- С. 193-194

6. Артамонова В.С., **Хаймина О.В.**, Махров А.А. Устойчивость атлантического лосося к *Gyrodactilus salaris*: перспективы, связанные с митохондриальной ДНК. // Сборник тезисов Второго международного конгресса «ЕвразияБио-2010». Москва, 13-15 апреля, 2010 года. – М.: Изд. «Копиринг», 2010.- С. 17-18.

7. Артамонова В.С., Гилепп В.Е., Ефимова О.В, Махров А.А., Нечаева Т.А., Пономарева М.В., **Хаймина О.В.** Маточное стадо атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Выгского рыбоводного завода/ Технологии сохранения видов животных. Материалы научной конференции.- М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011.- С. 64

8. **Хаймина О.В.**, Карпова И.П. Циклические компоненты в динамике уловов атлантического лосося и возможность их использования при прогнозировании// Материалы XI Всероссийской конференции по проблемам рыбопромышленного прогнозирования, посвященной 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича.- Мурманск, Изд-во ПИНРО, 2012.- С. 196-203