

Московский орден Ленина и ордена  
Трудового Красного Знамени  
Государственный университет  
имени М.В. Ломоносова

На правах рукописи

**ЗЕЛИНСКИЙ ЮРИЙ ПАВЛОВИЧ**

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
ПРОХОДНЫХ И ОЗЕРНЫХ  
ПОПУЛЯЦИЙ АТЛАНТИЧЕСКОГО  
ЛОСОСЯ *SALMO SALAR L.*  
БАССЕЙНОВ БЕЛОГО И  
БАЛТИЙСКОГО МОРЕЙ**

(03.00.10-эктимология)

**А В Т У Р Е Ф Е Р А Т**  
диссертации на соискание ученой  
степени кандидата биологических  
наук

Москва, 1977

Работа выполнена в Институте биологии Карельского филиала АН СССР

Научные руководители: член-корреспондент АН СССР,  
доктор биологических наук, профессор  
Никольский Г.В., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник  
Смирнов Ю.А.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
профессор Моисеев П.А., кандидат биологических наук Максимов В.А.

Ведущее учреждение – Зоологический институт АН СССР  
(Ленинград)

Автореферат разослан " " \_\_\_\_\_ 1977 г.

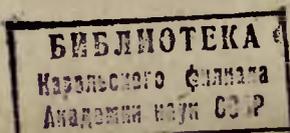
Защита состоится " " \_\_\_\_\_ 1977 г. на  
заседании Специализированного Биологического Совета № 3 Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета университета.

Отзывы, заверенные печатью, в двух экземплярах просим направлять по адресу: П17234, Москва В-234, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, Ученому секретарю.

Ученый секретарь Специализированного  
Биологического Совета № 3  
кандидат биологических наук

Б.А. Елизаров



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Атлантический лосось *Salmo salar* L. как исключительно ценный промысловый вид со сложной биологией, сложной структурой локальных стад привлекает внимание многих исследователей. В значительной мере это вызвано состоянием запасов и интенсификацией лососеводства. Изучение морфологических особенностей популяций атлантического лосося — составная часть комплексных исследований вида, необходимая для решения ряда теоретических и практических вопросов, связанных с обоснованием рыбоохранных мероприятий, искусственным разведением, акклиматизацией.

По сравнению с многочисленными популяциями атлантического лосося проходной формы его жилая форма имеет ограниченное распространение. Наибольшее число озерных популяций сформировалось в водоемах в пределах водораздела Белого-Балтийского морей. Несмотря на обилие работ, посвященных атлантическому лососю, вопросы изучения структуры вида, морфологической дифференциации проходных и озерных популяций все еще слабо разработаны. Накопленный за последние годы материал по морфометрии локальных стад почти не привлекался для сравнительного изучения. Практически отсутствуют сведения об остеологической дифференциации особой озерных популяций от проходных, а для ряда популяций в пределах водораздела Белого-Балтийского морей и по таким морфологическим признакам, как цитогенетические показатели, включая описание хромосомных наборов. Существен для понимания процессов становления вида *S. salar* и его жилых форм анализ данных о палео- и зоогеографии водоемов, в которых он обитает. Одновременное использование различных подходов и методических приемов позволяет, с одной стороны, яснее представить систему приспособительных

связей, особенности отдельных популяций и вида в целом, с другой — выявить наиболее перспективные направления дальнейших исследований.

Цель настоящей работы — изучить в сравнительном плане морфологические особенности проходных и озерных популяций атлантического лосося бассейнов Белого и Балтийского морей, рассмотреть на этой основе факторы, определяющие различия, а также обсудить некоторые вопросы становления, формирования вида и популяций.

Основные задачи исследования:

1. анализ дифференциации остеологических признаков атлантического лосося проходной и жилой форм;

2. морфометрическая характеристика ранее не исследованных популяций и их сравнительное изучение;

3. описание хромосомных наборов популяций проходной и жилой форм.

Научная новизна. Вопросы остеологической дифференциации проходной и жилой форм в <sup>по</sup> сопоставлении со статистическими данными по морфометрии освещены впервые. Также впервые проведено описание хромосомных наборов популяций атлантического лосося для данного региона.

Приводится ряд новых данных о частотах геномных нарушений в раннем эмбриогенезе в потомстве от скрещивания проходными и карликовыми самцами атлантического лосося.

Практическое значение работы определяется необходимостью использования ее результатов при планировании рыбоводных мероприятий, проводимых на различных популяциях атлантического лосося, при контроле за формированием искусственно поддерживаемых локальных стад, в решении некоторых селекционных задач.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 120 страницах машинного текста, состоит из введения, пяти глав, выводов в заключении, списка использованной литературы - 311 наименований (из них 115 иностранной), 33 таблиц, 35 рисунков (из них 20 микрофотографий). Основные положения работы отражены в 12 печатных публикациях.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследовании по остеологии использовали головы ходовых самок атлантического лосося, в основном, на II-III стадиях созревания. Проводили измерения на предварительно отобранных (без повреждений) 38 черепах: по 10 - семга р. Кереть (Белое море), лосося озер Куйто (р. Писта), Онежского озера (р. Пяльма), по 3 - лосося Никозера, Ладожского озера, по 2 - лосося Сегозера. В крадиометрических исследованиях за основу принята схема измерений, предложенная Чернавским (Tchernavin, 1938). Анализировали по параметрам: длина, ширина, высота черепа и его отделов, которые выражали в процентных отношениях к  $SS'$  - "стандартной" величине, определяемой расстоянием между *ephenotica*. Величина  $SS'$  - изометрична длине тела, не изменяет своих пропорций у нерестовых особей.

Материал по морфометрии собирали в 1973-1974 гг. В нашем исследовании представлена проходная форма - семга р. Кереть летнего и осеннего ходов (105 экз.), а также небольшая выборка молодой формы - лосося озер Куйто (р. Писта, 10 ходовых самок, 6 самцов). Материалы обработаны статистически. Для сравнительного анализа вычисляли коэффициент различий ( $CD$ ) по Майру (1971), критерий выборочной разности Стьюдента ( $t$ ), критерий Фишера ( $F$ ) (Плюхинский, 1970).

В патогенетических исследованиях, проводимых в 1969-1975

гг., использовали методики: а) давленных временных препаратов зародышей на стадии ранней бластулы (Svärdsohn, 1945); б) покровного эпителия и скелетинированных эмбрионов (Rees, 1964); в) постоянных препаратов из клеток заберного эпителия, почки, предопята, гонад предварительно скелетинированных зародков, покатыников, карликовых самцов (McPhail, Jones, 1966; Ohno et al., 1968; Васильев, 1975). Общее число исследованных метафазных пластинок (митоз) равно 248.

При хромосомном анализе в клетках бластулы, так же как в работах Е.В.Черненко (1968, 1976), рассчитывали частоты встречаемости зародышей с генетическими мутациями в потомстве от скрещивания как проходными, так и карликовыми самцами. Всего проанализировано 578 зародышей из 4 вариантов скрещивания. Кроме того, изучали частоты появления спермиев с более крупными головками, наличие которых было установлено у самцов балтийского лосося (Lugten et al., 1968).

#### СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Остеологическая и морфометрическая дифференциация проходных и озерных популяций атлантического лосося

Сравнение краниологических признаков. Описания скелета атлантического лосося имеются в многочисленных публикациях (Bruch, 1861; Parkes, 1873; Чернавин, 1918; 1921, 1923; Tchernavin, 1937, 1938, 1938a, 1943; Берровага, 1962; Дорофеева, 1967, 1975 и др.).

По данным этих работ можно допустить, что изменчивость остеологических признаков у вида *S. salar* небольшая.

На основе сравнения по краниометрическим показателям установлено, что при идентичности многих параметров, у озерных лососей, по сравнению с проходной формой, наблюдается увеличение длины основания черепа, длины и высоты орбитального отдела, величины

(длины или высоты) орбитосфеноида. При обработке скелетов головы нами было отмечено, что жировая капсула, окружающая глазное яблоко, значительно больше у всех особей озерных популяций.

Из других элементов скелета выявлены различия в язычной кости (os linguale). Число зубов с каждой стороны у семги и лосося Онежского озера чаще по 4, а в остальных популяциях чаще по 5. Отношение передней части язычной кости ко всей ее длине меньше у семги и больше у лососей озерных популяций. Наблюдается перекрывание значений данного признака пресноводных лососей с показателями для *Salmo trutta* (Дорофеева, 1967). Диагностический признак от *S. trutta* - более узкая передняя часть язычной кости, характерная как для изученных ранее проходных, так и озерных лососей.

На мезэтмоиде (mesethmoideum) у особей озерных популяций, в отличие от семги, имеются небольшие боковые крыловидные выступы, свойственные особям *S. trutta* и отмеченные в качестве диагностического критерия между проходными формами этих видов (Дорофеева, 1967, 1975).

По отличительным признакам озерных популяций *S. salar* от проходных (величине орбитосфеноида, наличию небольших крыловидных выступов на мезэтмоиде, увеличению зубной части язычной кости) хорошо выражена направленность дифференциации в сторону усиления кушкелодобных черт.

Наученность по морфометрическим признакам проходных и озерных популяций. В настоящее время имеются описания (различные по объему) семги рек Белого моря - Союна (Берг, 1935), Выг (Правдин, 1954), Северная Двина (Гуляева, 1966), Поньгома (Горбунова, 1966). Нам обработан материал по семге р. Кереть и лосося озер Куйто (бас. р. Кама), для которого ранее была дана статистическая характеристика по меристическим признакам (А. Ф. Смирнов, 1965). Для этого

региона также представлен биометрически обработанный материал по хвосту формы лосося Онежского озера популяции р.Пяльма (Прозорова, 1966), а меньшим числом признаков - р.Шуя (Сырнов, 1971), а также р.Лужма (Сегозеро) (Евсин, Костылев, 1976).

Сравнение меристических признаков проходных и озерных популяций. По большинству меристических признаков популяций проходной и озерной форм атлантического лосося степень различий невелика. Размах колебаний в основном соответствует пределам, указанным Д.С.Бергом (1948) в описании вида. Наибольшие различия отмечены в следующих случаях: число чешуй в боковой линии (пределы 112-127, среднее - 116,1) и по боку хвостового стебля (пределы 23-29, среднее - 26,29) меньше у сегозерского лосося; меньше число ветвистых лучей в анальном плавнике у лосося р.Шуя Онежского озера (пределы 7-9, среднее - 7,22), несколько больше у лосося Сегозера (пределы - 8-10, среднее - 9,2).

Половой диморфизм. В характеристике полового диморфизма разные авторы выделяют неодинаковое число пластических признаков, по которым проявляются достоверные различия между самками и самцами (Берг, 1935; Правдин, 1954; Горбунова, 1966; Гуляева, 1966; Прозорова, 1966; Евсин, Костылев, 1976 и др.), при этом степень различий не оценивалась.

В популяции семги р.Кереть, исследованной по 36 параметрам, наибольшая степень проявления полового диморфизма отмечена по следующим признакам: длине головы (у летней семги  $SD = 2,2$ ), рыла (2,42), челюстей (верхней - 1,43; нижней - 3,60), ширине жаба (1,37), высоте головы (1,04). Характер дифференциации у летней и осенней семги сходен, но у первой степень проявления диморфизма несколько выше, что объясняется состоянием половой зрелости.

Сравнение особей летнего и осеннего ходов в популяциях семги. В популяции семги р.Кереть между особями летнего и осен-

него ходов наблюдаются некоторые отличия, но степень их незначительна. К закономерным отличиям следует отнести увеличение высоты тела у самок осеннего хода ( $CD = 0.79$ ;  $t = 5.95$ ). По этому признаку достоверные различия установлены для популяций семги р.Сояна ( $M_{diff} = t = 6.9$ ; Берг, 1935), р.Выг ( $M_{diff} = t = 7.95$ ; Правдин, 1954), р.Северная Двина ( $M_{diff} = t = 3.72$ ; Гуляева, 1966).

Аллометрия пластических признаков. Л.С.Бергом (1935), А.М.Гуляевой (1966) приведены результаты сравнения ходовых особей семги с периодом нагула I+ и 2+, которые свидетельствуют о том, что с увеличением возраста и размеров рыб наблюдается уменьшение относительных величин высоты тела, длины туловища, постдорсального расстояния, хвостового стебля, брюшных плавников. Нами с помощью графического метода анализа показано, что у самок с увеличением размеров тела несколько уменьшаются относительные размеры длины головы; ширина лба изометрична длине тела.

Сравнение популяций семги по пластическим признакам. При сравнении популяции семги установлено, что у самцов тинды р.Выг при довольно высоком теле меньше антедорсальное расстояние, что, вероятно, обусловлено большей, чем обычно, длиной спинного плавника. У самцов р.Кереть больше длина заглазничного отдела, несколько смещены назад и сближены между собой грудные, брюшные и анальный плавники. Смещение в задней части тела брюшны и анальный плавники самцов летней формы семги Северной Двины, к тому же у них меньше длина спинного плавника, а у тинды большое палто-вентральное расстояние. К признакам, характеризующимися довольно высокой степенью изменчивости, относятся параметры плавников и высота головы у затылка.

Поскольку экстерьер особей определяется комплексным воздей-

ствием многих факторов, результаты одного лишь внешнего анализа не позволяют говорить о существенной дивергенции отдельных популяций беломорской семги.

Сравнение пластических признаков проходных и озерных популяций. Озерные популяции отличаются большим размахом изменчивости пластических признаков по отношению к проходным. Расчет по приведенному критерию Фишера показывает, что в 135 случаях из 155 значения дисперсии выше у озерных популяций. Достоверность влияния с минимумом по первому порогу проявляется в 25 случаях. Вероятно, больший размах изменчивости в популяциях озерных лососей определяется большим разнообразием условий жизни в пресных водах (Никольский, 1973).

Согласно сравнительному анализу (табл. I), у озерных форм именно в связи с увеличением длины головы меньше пропорции длины туловища. Тело выше. Сходны с семгой показатели для передней части тела. Постдорсальное расстояние меньше, но пропорции его, по-видимому, сохраняются в отношении длины туловища. Явно больше высоты дорсального и анального, длины грудных, брюшных, анального, хвостового плавников.

Представляют интерес данные по признакам головы, выраженные как к длине тела, так и в отношении к ее длине. Длина рыла и высота головы увеличены у озерных лососей, но только пропорционально длине головы. Заглазничный отдел головы и ширина лба больше по отношению к длине тела и меньше в отношении длины головы. Следовательно, в основе дифференциации признаков головы у лососей жилой формы выступает увеличение ее длины до заглазничной части включительно, увеличение высоты головы; в меньшей степени изменяется ширина лба. Эти данные морфометрии согласуются с результатами остеологического исследования, показывающего уве-

Таблица I

Коэффициент различий (СД) пластических признаков от семги  
р.Кареть (M<sub>0</sub>), лосося Сегозеро (M<sub>1</sub>), лосося Онежского  
озера (р.Пяльма) (M<sub>2</sub>), лосося озер Куйто (M<sub>3</sub>)

П р и з н а к и	Семки			Семги	
	M <sub>1</sub> - M <sub>0</sub>	M <sub>2</sub> - M <sub>0</sub>	M <sub>3</sub> - M <sub>0</sub>	M <sub>1</sub> - M <sub>0</sub>	M <sub>2</sub> - M <sub>0</sub>
В % длин тела					
Длина туловища	-0.80	-1.06	-1.99	-1.105	-0.26
Постдорсальное расстояние	-1.37	-	-1.13	-2.16	-
Длина грудных плавников	2.19	1.68	2.24	1.72	1.62
Длина брюшных плавников	3.26	2.32	2.73	2.24	2.14
Высота спинного плавника	1.89	3.01	0.81	2.21	1.68
Длина анального плавника	0.835	0.73	0.79	0.55	0.38
Высота анального плавника	1.10	1.32	1.96	0.92	0.95
Длина хвостового стебля	-0.37	0.14	-0.19	-1.15	-0.67
Наибольшая высота тела	1.74	0.70	0.81	0.72	0.045
Наименьшая высота тела	1.12	0.47	0.54	0.675	0.38
Длина средних лучей хвостового плавника	1.375	-	2.36	1.83	-
Длина головы	3.52	2.40	2.93	2.08	1.50
Длина рыла	1.05	0.91	2.70	1.085	0.67
Заглазничный отдел головы	1.655	2.06	2.13	1.18	1.07
Ширина верхнечелюстной кости	1.19	-	2.70	1.00	-
Длина нижней челюсти	1.335	2.48	2.00	2.56	2.69
Ширина лба	1.35	-	1.49	1.27	-
Высота головы у затылка	1.58	1.01	1.22	1.23	0.62
Высота головы через середину глаза	0.98	-	1.25	2.06	-
В % длины головы					
Длина рыла	-0.61	0.66	-0.04	-0.01	0.35
Заглазничный отдел головы	-1.01	-0.52	0.52	-1.38	-0.31
Высота головы у затылка	0.98	-	-0.54	2.06	-
Ширина лба	-0.99	-	-0.48	-0.95	-
Ширина верхнечелюстной кости	0.46	1.12	1.32	0.66	0.41
Длина нижней челюсти	1.03	0.85	0.14	1.03	1.07

Примечание. Таблица составлена по материалам Э.В.Прозоровой (1966), В.Н.Евнина, Ю.В.Костилева (1976) и нашим.

личение у озерных лососей орбитосфеноида, орбитального отдела, длины основания черепа и, соответственно, длины головы.

Что касается других данных, то сравнение по единицам (самец и самка) небольшими по размерам, но половозрелыми лососями из озерной системы Хуйто с семгой р. Выг проводил И. Ф. Правдин (1937, 1939, 1954). Он отметил, что у озерного лосося происходит увеличение длины головы, парных плавников, высоты тела, высоты спинного и анального плавников. Д. С. Берг (1948), характеризуя озерных лососей, подчеркивал увеличение у них числа пятен на теле, обилие пластических признаков с таковыми у *S. trutta*.

Достаточно полное представление о морфологическом типе озерных лососей невозможно без сопоставления с аналогичными популяциями проходной и хилдой формы атлантического лосося в другой части ареала - на североамериканском континенте. При сходстве в счетных признаках Джирард (Girard, 1854), Кендолл (Kendall, 1935), Булдер (Wilder, 1947) отмечали увеличение параметров головы, количества пятен на теле у взрослых ходовых озерных лососей по сравнению с проходной формой атлантического лосося. Кроме этого, Булдер (1947) указывал на увеличение длины плавников, а Кендолл (1935) на увеличение высоты хвостового стебля. Анализ этих материалов позволил установить, что особи проходных и хилдых формы в разных частях ареала близки по многим значениям признаков. Различия по средним величинам проходной и озерной формами на этих двух континентах идентичны в большинстве случаев. Параллельная изменчивость хилдых форм подтверждает определенную направленность влияния экологических условий.

Как известно, за счет в основном плотности, определяемой солевым составом воды, выталкивающая сила меньше в пресных водах. Большая отрицательная плавучесть лосося в озерных условиях по сравнению с морскими и в этой связи необходимость усиления

функции сохранения равновесия и торможения у них. является причиной увеличения, в первую очередь, длины грудных, брюшных, хвостового, высоты спинного, анального плавников. Увеличение наименьшей высоты тела (хвостового стебля) озерных лососей, вероятно, необходимо для поддержания более высоких, из-за значительной отрицательной плавучести, локомоторных функций; возможно, в этом проявляется зависимость от наибольшей высоты тела, размаха хвостового плавника.

Таким образом, характер морфологической дифференциации озерных популяций от проходных, их сходство между собой позволяет рассматривать озерных лососей в качестве экологической расы вида.

#### Характеристика хромосомных наборов атлантического лосося

Материалы ряда цитогенетических исследований на атлантическом лососе (Nugten et al., 1968, 1972; Roberts, 1968, 1970) свидетельствуют о том, что в клетках овариальной и соматических тканей наблюдается вариабельность признаков кариотипа, которая определяется изменчивостью по числу хромосом и числу плеч. Анализ дифференциации популяций основывается либо на сравнении модальных значений кариотипов (Roberts, 1968, 1970; Nugten et al., 1972), либо, в основном, на данных по числу хромосом в клетках семянков одноплодных (парликовых) самцов (Nugten et al., 1968). Помимо изменчивости хромосомных комплексов в клетках у одной особи (мозаицизма), существует вероятность полиморфизма, т.е. наличия в популяции нескольких хромосомных форм (морф) в таком числовом соотношении, что эти формы нельзя отнести к результатам повторного мутирования (Орлов, 1974).

Семга В. Кареть. Кариотипы в диплоидных наборах зародышевых

клеток имеет 54-58 хромосом с модальным числом 58 (33% из 24 метафаз).

В метафазах (к-митоз из клеток покровного эпителия эмбрионов, заберного эпителия и предпочки пестряток) число хромосом и число плеч подвержено изменчивости у одной особи, что свидетельствует о мозаицизме. Для данной выборки в целом (17 особей-54 метафазы) определена изменчивость по числу хромосом (50-61) и числу плеч (68-76). Модальное число хромосом - 58 (32% метафаз). Среди двуплечих хромосом в модальных карิโอטיפах выделяются большими размерами 2-4 хромосомы. Акроцентрические хромосомы также подразделяются на две размерные группы, в пределах которых они плавно убывает по величине. Для некоторых хромосом отсутствует возможность объединения их в пары по принципу наибольшего подобия.

На двух карликовых самцах исследовали клетки семенников на стадии метафазы I мейотического деления (30 пластинок). Отмечены колебания числа бивалентов (21-25), а также мультивалентов, которые представлены 1-2 кольцевыми или цепочными тетра-, гекса-, октовалентами. Число хромосом равно 58, что согласуется с данными Нигрена с сотр. (Nygren et al., 1968) по лососю скандинавских популяций. Наличие мультивалентов указывает на возможность полиморфизма.

Лосось озер Куйто. Карิโอטיפы (65 метафаз) изучены в клетках предпочки пестряток лосося (15 рыб). Отмечены колебания числа хромосом в пределах 52-60. Модальные значения карิโอטיפов равны 56, 57, 58 хромосомам. Модальное число плеч - 74 (54%), с колебаниями от 70 до 76. Для этой популяции не удалось выявить преобладающего хромосомного набора, однако чаще число плеч 74 соответствует карิโอטיפам  $2n = 55-56$ . В равных по числу хромосом и числу плеч модальных карิโอטיפах разных особей одной популяции наблю-

дается от двух до четырех больших субметацентрических хромосом, из которых только две можно считать гомологами. Эти данные также свидетельствуют в пользу полиморфизма.

Лосось Онежского озера. Карิโอטיפы, изученные в метафазах клеток бластулы пелядьской ( $2n=57-60$ ) и лижемской ( $2n=56-60$ ) популяций, не отличаются по модальным значениям ( $2n=58$ , в 42% метафаз из 36). Отмечены 2-4 крупных субметацентрика.

С применением колхицина изучены метафазные пластинки лосося р.Пяльма. При наблюдаемой изменчивости хромосомных наборов в клетках соматических тканей от 52 до 63 (29 метафаз от 10 рыб), модальное число (31%) и число хромосом в метафазах митотического деления клеток семенников карликовых самцов (10 пластинок) равно 58. Преобладающее значение числа плеч - 74.

Лосось Ладожского озера. Хромосомные наборы популяций р.Хиттола имеет  $2n=51-59$ ,  $XF=71-76$  (41 метафаза, от 10 особей). В модальных значениях кариотипов  $2n=58$ ,  $XF=74$  (58%) представлена одна пара крупных гомологичных субметацентрических хромосом. Выявить другие хромосомные наборы не удалось, возможно, из-за ограниченной выборки особей.

Анализ по модальным значениям кариотипов изученных популяций показывает, что хромосомные наборы популяций проходной формы - семги р.Кереть и лосося Онежского, Ладожского озер-сходны между собой. Вероятно, кариотипы лосося озер Куйто отличаются от них по двум транслокациям типа центрического слияния.

Сравнением кариотипов скандинавских популяций проходной и жилой форм не выявлено различий для лососей оз.Венерн, оз.Биглансфюрден ( $2n=58$ ) (Nugren et al., 1968). Робертс (Roberts, 1968) не обнаружил различий по численным значениям признаков кариотипов у лосося оз.Крайг Вук ( $2n=56$ ,  $XF=72$ ) от кариоти-

популяции проходной формы реки Гаспа, Кобекюд, Мирамичи (Boethroyd, 1959; Roberts, 1970). Установлено модальное число  $2n=57$ ,  $MF=73$  для популяции лосося оз. Вест Гранд (Roberts, 1968).

В одном случае данные по хромосомным наборам в клетках бластулы сайменского лосося -  $2n=56$  (54-57), которые сравнивались с результатами исследований А.А.Прокофьевой (1934, 1935;  $2n=60$ ) и Спердсона (Spärdsen, 1945;  $2n=60$ ), были использованы для выделения этой популяции в ранг подвида *Salmo salar salmenais* (Verreuche, 1962). Одно из модальных значений каротида куйтозерского лосося также равно 56 хромосомам, отличаюсь от каротида  $2n=58$ ,  $MF=74$  по двум транслокациям типа центрического слияния. Эти транслокации обычны для клеток одной особи. С учетом степени обособления кариотипов атлантического лосося от близкого и более древнего вида - кумля ( $2n=80$ ,  $MF=96-100$ , Spärdsen, 1945; Wright, 1955; Kugren et al. 1971 и др.), должно быть совершенно очевидным, что не следует переоценивать значимость подобных перестроек при решении таксономических задач относительно вида *S. salar*. Об этом не свидетельствуют результаты, полученные Вестманом (Westman, 1970); наборы фракций в электрофоретических программах гемоглобина у проходного лосося Ботнического залива и ледого лосося оз. Сайма оказались идентичными. В своих выводах Вестман (1970) присоединяется к мнению Коли (Koli, 1969), указавшего на то, что нет оснований для выделения в подвид популяции сайменского лосося, которая вместе с другими озерными популяциями представляет равноправную в таксономическом отношении экологическую расу вида.

Некоторые показатели цитогенетического анализа  
воспроизводительных систем проходных и карликовых  
самцов атлантического лосося

При цитогенетическом изучении зародышей встречаются, кроме диплоидных и партеногенетических, зародыши с геномными мутациями: триплоидные (3n), тетраплоидные (4n), гаплоидные (n) и т.д. Для лососевых это отмечалось неоднократно (Svårdson, 1945; Boothroyd, 1959; Димобска, 1959; Дорофеева, 1967a; Черненко, 1968, 1976 и др.). Обнаружена в аутотриплоидная особь у стального лосося (Suellar, Уэла, 1972).

Подобные данные применительно к атлантическому лосою особенно важны для всесторонней характеристики производственных партий оплодотворенной икры и для сравнения воспроизводительных потенциалов проходных (мигрирующих-ходовых) и карликовых самцов. В этой связи нами при хромосомном анализе на клетках бластулы исследовались нарушения хромосомного аппарата в потомстве от скрещивания как проходными, так и карликовыми самцами.

В таблице 2 представлены результаты анализа 4 скрещиваний. Из основной группы данных, относящихся к диплоидным зародышам, выделены диплоидно-мозаичные бластодиски. В них обнаружены, наряду с диплоидными, клетки с гаплоидным набором хромосом.

По численным значениям (табл.2) эти данные согласуются с результатами, представленными Джонсом и Кингом (Jones, King, 1952): количество развивающихся зародышей в потомстве у карликовых составляло около 97%.

Поскольку геномные мутации могли возникнуть и в сперматогенезе, о чем свидетельствует появление спермиев с более крупной головкой, т.е., по-видимому, с диплоидным набором хромосом (Kjurgren et al., 1968), были изучены частоты встречаемости таких спермиев у производителей в популяциях семги р.Кереть, лосося

Таблица 2  
Частоты геномных мутаций в раннем эмбриогенезе  
у потомства от скрещивания с проходными и кар-  
ликовыми самцами атлантического лосося, %

Популяция, : формы год сбора : самцов		З а р о д к и							Всего экз.
		2n	2n, n	3n	4n	2n, 2n	7n	n (парт.)	
Семга р. Ке- реть, 1970	тинда	94.5	2.2	1.1	-	-	-	2.2	91
Лосось р. Дикма (Онежское оз.), 1970	карли- ковые самцы	92.1	1.05	3.2	0.5	-	1.05	2.1	189
Семга р. Ке- реть, 1971	тинда	93.6	1.95	2.55	-	-	0.6	1.3	157
Семга р. Ке- реть, 1971	карли- ковые самцы	88.65	2.15	4.25	-	0.65	2.15	2.15	141

Примечание: 2n - диплоидные; 2n, n - диплоидные-мозаичные;  
3n - триплоидные; 4n - тетраплоидные;  $\frac{2n}{2}$  - гипердиплоидные;  
n - гаплоидные; парт. - партеногенетические

озер Куйто в Онежского озера.

Для 8 проходных (мигрирующих) производителей этот показа-  
тель варьировал от 0.05 до 0.2%, среднее - 0.11%, для 6 карли-  
ковых - от 0.1 до 0.5%, среднее - 0.27%.

Несмотря на некоторые отличия, в целом по полученным по-  
казателям наблюдается определенное соответствие воспроизводи-  
тельных систем данных форм производителей. Все это согласует-  
ся с представлениями о том, что проходные (мигрирующие) и кар-  
ликовые самцы являются составной частью репродуктивной струк-  
туры стада, взаимодополняют друг друга в брачный период.

### Некоторые вопросы генезиса атлантического лосося

Происхождение атлантического лосося от предка кумжи подтверждается цитогенетическими данными (Wees, 1964; Pegginton, Wees, 1967). Ранее на основе морфологических особенностей кумжи и атлантического лосося на это указывалось рядом исследователей (Wogan, 1914; Mall, 1930; Tebergnavin, 1939 и др.).

Считается, что на процесс видообразования могли накладываться отпечаток периоды оледенения. Балон (Balon, 1969) приурочивает дивергенцию атлантического лосося от предка кумжи ко времени максимального распространения верхнеплейстоценового ледникового покрова в Европе; Джонс (Jones, 1959) — относит к одному из периодов межледниковья. Пайн, Чайлд и Форрест (Paine, Child, Forrest, 1971), обнаружившие различия между европейскими и североамериканскими популяциями по аллелям трансферринов (общий аллель —  $Tf_1$ ;  $Tf_2$  — только в европейских;  $Tf_3$ ,  $Tf_4$  — только в североамериканских), считают, что обособление этих популяций (в ранге подвидов) произошло в последнее межледниковье.

Для ряда лососевых рыб отмечается определенная "диспропорция" между степенью собственно морфологических и кариологических отличий (Васильев, 1975). Вероятно, в большей мере это выражено у атлантического лосося, особенно если учесть его морфологическое сходство с кумжей и дивергенцию кариотипов.

Как известно, уменьшение числа хромосом и, естественно, числа плеч приводит к снижению рекомбинативной изменчивости. Если сравнить структуру популяций кумжи и атлантического лосося, то можно проследить характер видообразования последнего в этом направлении. Так, с одной стороны, у лосося упрощена структура популяций за счет речного периода, поскольку отсутствуют сосре-

варious в пределах речного биотопа самки, с другой - более четко выражены отдельные ходы, возрастные группы производителей. Не описаны для кумки самцы, которые спавываются после созревания в реке, а затем возвращаются, как у атлантического лосося (Митанс, 1973), половозрелыми особями. На основе этого можно также предполагать, что столь значительные структурные перестройки хромосом в процессе видообразования лосося связаны, в известной степени, с формированием структуры популяций.

Исходя из данных палеогеографии о максимальном распространении последнего (позднеплейстоценового) европейского ледникового покрова (Асеев и др., 1973), вероятно, следует принять, что репродуктивная часть ареала лосося в этот период была ограничена реками атлантического побережья западной и юго-западной Европы. С отступлением ледника и проникновением около II-10 тыс. лет назад в освободившуюся котловину Балтики океанических вод (Гудалис, 1976), по-видимому, возможно было формирование популяций протобалтийскоморского типа лосося. Освоение проходной формой лосося рек бассейнов Норвежского, Баренцева и Белого морей могло происходить только после изменения ледовой обстановки в Скандинавии, т.е. началось с бореального периода - не более 8 тыс. лет назад.

Если озерные популяции в бассейне Балтийского моря, вероятно, образовались от соответствующей проходной формы еще в период существования Кольцевого моря, то вопрос о генезисе озерных лососей в бассейне Белого моря, являду возможности позднеледникового соединения между этими морями, не представляется достаточно простым.

## ВЫВОДЫ

1. По краниометрическим показателям дифференциация особей озерных популяций от проходных выражается в увеличении орбито-сфеноида, орбитального отдела, длины основания черепа, зубной части язычной кости. Характерно для пресноводных лососей наличие небольших крыловидных выступов на мезатмонеде.

2. По меристическим признакам проходные и озерные популяции атлантического лосося сходны между собой.

3. Показатели пластических признаков самок и самцов семги р. Кереть летнего и осеннего ходов имеют небольшие отличия, которые выражены, главным образом, в увеличении высоты тела у самок осеннего хода, что согласуется с литературными данными.

Степень различий по большинству пластических признаков популяций беломорской семги рек Союна, Выг, Северная Двина, Поньгома, Кереть невелика.

4. Особи популяций жилой формы отличаются от проходной увеличением длины, высоты головы, длины рыла, челюстей, заглазничного отдела, ширины лба, наибольшей и наименьшей высот тела, высоты спинного, анального, длины грудных, брюшных, хвостового плавников; относительным уменьшением длины туловища и постдорсального расстояния. Сопоставление признаков головы, выраженных по отношению к телу, так и к ее собственной длине, выявлена меньшая степень увеличения длины головы за счет заглазничного отдела, что подтверждает остеологические данные.

5. Анализ морфометрических данных по североамериканским популяциям атлантического лосося проходной и жилой форм показывает, что характер дифференциации особей этих форм в обеих частях ареала сходен. Проявление параллельной морфологической из-

ненчивости позволяет рассматривать популяции хилой формы в качестве экологической расы вида.

6. Хромосомные наборы в клетках зародышевой и соматических тканей характеризуются изменчивостью как по числу хромосом, так и по числу плеч у одной особи, что свидетельствует о мозаицизме. Существует также возможность полиморфизма. По модальным значениям сходны кариотипы ряда западноевропейских популяций в семги р. Кереть, лосося Онежского, Ладожского озер:  $2n=58$ ,  $XV=74$ . Популяция куйтозерского лосося, возможно отличается по двум транслокациям типа центрического слияния:  $2n=56$ ,  $XV=74$ .

7. По результатам анализа частот геномных нарушений в сперматогенезе и в раннем эмбриогенезе при оплодотворении проходными и карликовыми самцами установлены незначительные стимулы этих форм самцов.

8. Процессы видообразования атлантического лосося связаны с ледниковыми периодами. Эволюционные преобразования по линии ускорения числа хромосом и числа плеч у атлантического лосося по сравнению с близкими видами обуславливают снижение рекомбинационной изменчивости и, возможно, имеют прямое отношение к формированию сложной внутривидовой структуры данного вида.

Материалы диссертации отражены в следующих основных публикациях:

1. <sup>ММ</sup>Остеологическая дифференция и некоторые вопросы генезиса проходных и озерных популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. в бассейнах Белого и Балтийского морей. *Вопр. ихтиол.*, т. 16, вып. 2 (97), 1976: 283-295.

2. Некоторые показатели цитогенетического анализа воспроизводительных систем проходных и карликовых самцов атлантического

лосося *Salmo salar* L. В Об. Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976: 62-68.

3. Хромосомные наборы атлантического лосося *Salmo salar* L. жилой популяции озер Куйто (бассейн Белого моря). Вопр. ихтиол., т. 16, вып. 6, (101), 1976: III9-III24.

4. Морфологическая дифференциация проходных и озерных популяций атлантического лосося бассейнов Белого и Балтийского морей. В кн. Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976: 34-36.

Материалы диссертации публиковались и докладывались: на научной конференции биологов Карелии, посвященной 50-летию образования СССР, Петрозаводск, 1972; на молодежной научной конференции "Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования", Петрозаводск, 1973; на Всесоюзной конференции "Биология промысловых рыб и беспозвоночных в ранних стадиях развития", Мурманск, 1974; на IX сессии Ученого совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера", Петрозаводск, 1974; на молодежной конференции "Пути повышения продуктивности животных и растений", Рига, 1975; на научно-практической конференции молодых ученых и специалистов Карелии, Петрозаводск, 1976; на II Всесоюзной научной конференции молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных, Москва, 1976; на I совещании по изучению лососевых рыб, Ленинград, 1976.