

УДК 597.553.2:575.858

НАРУШЕНИЕ РАЗВИТИЯ ГОНАД КАРЛИКОВЫХ САМОК И ПОНИЖЕННАЯ ВЫЖИВАЕМОСТЬ ИХ ПОТОМСТВА КАК ПРИЧИНЫ РЕДКОСТИ ЖИЛЫХ ПОПУЛЯЦИЙ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.)

© 2013 г. А. А. Махров, М. В. Пономарева*, О. В. Хаймина**, В. Е. Гилепп***, О. В. Ефимова***, Т. А. Нечаева***, Т. И. Василенкова***

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 г. Москва, Ленинский проспект, д. 33*

* *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
119991 г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы*

** *Российский государственный гидрометеорологический университет
195196 Санкт-Петербург, Малоохтинский пр., д. 98*

*** *Выгский рыболовный завод ФГУ “Карелрыбвод”
186530 Республика Карелия, Беломорский район, пос. Сосновец
E-mail: makhrov12@mail.ru*

Поступила в редакцию 28.04.13 г.
Окончательный вариант получен 13.06.13 г.

Определена плодовитость и масса икринок, а также выживаемость потомства искусственно выращенных мелких (массой менее 406 грамм) самок атлантического лосося. Показано, что абсолютная плодовитость и масса отдельных икринок этих рыб были существенно меньше, чем у проходных производителей. Для мелких самок также характерна задержка нереста; гистологический анализ выявил значительную асинхронность в развитии ооцитов у некоторых особей. Выживаемость потомства мелких самок на ранних стадиях развития существенно ниже, чем у проходных самок. Наши наблюдения полностью согласуются с литературными данными. Предполагается, что из-за пониженной воспроизводительной способности карликовых самок атлантического лосося они не выдерживают внутривидовой и межвидовой конкуренции. Это объясняет редкость природных популяций этого вида, представленных карликовыми (пресноводными) формами.

Ключевые слова: гонады, эксперимент, рыбы, икра, гистологический анализ.

DOI: 10.7868/S0475145013060074

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия изучение экологических форм (жизненных стратегий) дало очень много для понимания процесса эволюции: оказалось, что относительно небольшие различия в темпе роста особей могут привести к значительной дивергенции их экологии и морфологии (монографии: Лебедев, 1967; Алеев, 1986; Мина, 1986; Roff, 1992; Stearns, 1992; Schluter, 2000; Дгебуадзе, 2001; West-Eberhard, 2003; Медников, 2005). Закрепление таких различий на генетическом уровне может привести к возникновению новых таксонов, но проблема стабилизации видовых признаков, хотя и поставлена (Северцов, 2008), еще далека от окончательного решения.

Лососевые рыбы – прекрасный модельный объект для изучения эволюции жизненных стра-

тегий (обзоры: Hendry et al., 2004; Павлов, Савваитова, 2008; Кузишин, 2010; Jonsson, Jonsson, 2011). Кроме того, эти рыбы – ключевые компоненты экосистем, важные объекты промысла, спортивного рыболовства и товарного выращивания. Поэтому изучение закономерностей эволюции экологических форм этих видов крайне важно для сохранения и восстановления структуры природных и искусственно поддерживаемых популяций, а также управления ростом и созревaniem выращиваемых рыб.

Атлантический лосось интересен как пример уменьшения экологической пластичности по сравнению с предковым видом – кумжей, *Salmo trutta* (Zarnecki, 1960; Махров, 2005). Этот вид включает четыре экологических формы: проходную и три пресноводных (landlocked) – озерно-речную, жи-

Находки карликовых самок атлантического лосося в природе (в скобках – средние значения)

Водоем (* – отдельные рыбы)	Возраст	Длина АВ (*АС), мм	Масса, гр	Абсолютная плодовитость	Диаметр икры, мм	Ссылки
Река Namsen, Норвегия	3+...5+	(176)	–	55–190 (95)	(5.0)	Berg, Gausen, 1988
	3+...6+			36–360 (131)	–	Thorstad et al., 2009
Candlestick Pond, Ньюфаундленд	5	(~200*)	118.6	(182.1)		Barbour et al., 1979
Ouananiche Beck, Ньюфаундленд	2+...4+	*84–123 (102)	(17.03)	(33.0)	(4.5)	Gibson et al., 1996
Long Beach River, Ньюфаундленд	3+...4+	(111.7)	(20.56)	(34.7)	(4.7)	Gibson et al., 1996
river Fuglestadåna, Норвегия*	3.	188	–	–	5.8	Hindar, Nordland, 1989
river Otava (бассейн Эльбы)*	3+	245	–	–		Oliva, Johal, 1981
Elorn river, Франция*	3.	225	150	264	5.5–6.1 (5.8)	Prouzet, 1981
river Scorff, Франция*	1+	*211	–	158		Bagliniere, Maise, 1985
	1+	*150, 164, 170, 175	–	–	–	
	2+	*192	–	163		

люю озерную и жилую речную (монография: Смирнов, 1979). Однако, число популяций, представленных разными формами, очень различно.

Большинство популяций вида включает проходную форму – самцов и самок, проводящих в море одно или несколько лет, и карликовых самцов, созревающих в реке, без миграции (обзор: Fleming, 1996). Следует отметить, что некоторые карликовые самцы после первого нереста могут выжить, мигрировать в море и вернуться на нерест как проходные особи (см. ссылки в работе: Saunders et al., 1994).

Значительно реже встречаются популяции, представленные особями, мигрирующими на нагул не в море, а в большое озеро (озерно-речная форма), а также карликовыми самцами. В Европе известно несколько таких популяций, точно установлено их наличие в озерах Ладожском, Онежском, Сегозере, Выгозере, Нюк, Куйто (Россия), Венерн (Швеция) и Сайма (Финляндия), системах норвежских рек Otra и Nidelva (обзоры: Смирнов, 1979; Berg, 1985). В Северной Америке озерно-речная форма более многочисленна, счет пресноводных популяций идет на сотни (Kendall, 1935; MacCrimmon, Gots, 1979; Verspoor et al., 2007).

Следует отметить, что, видимо, часть упомянутых выше североамериканских популяций представлена особями, рождающимися и проводящими всю жизнь в небольших озерах (озерная жилая форма). Такие популяции достоверно известны в озерах Ньюфаундленда (Couturier et al., 1986;

Cowan, Baggs, 1988; Verspoor, Cole, 2005); в озере нерестится и часть особей лосося системы реки Otra (Dahl, 1927).

И, наконец, крайне редки популяции атлантического лосося, включающие только созревающих в реке карликовых самок и самцов (речная жилая форма). Такие популяции известны выше водопадов в норвежской реке Намсен (Berg, 1953; Berg, Gausen, 1988; Thorstad et al., 2009) и одной из малых рек в системе реки Bristol Cove, Ньюфаундленд (Gibson et al., 1996).

Кроме того, карликовые самки единично встречаются в популяциях, представленных проходной формой (таблица). В некоторых случаях видовой принадлежности карликовых самок подтверждена с помощью генетического анализа (Hindar, Nordland, 1989; Moore, Riley, 1992). Кроме указанных в таблице фактов поимок карликовых самок, упоминание о существовании подобных особей, но без подробного описания, есть в некоторых старых работах (Yarrell, 1836, p. 48; Shaw, 1840).

Причины редкости пресноводных популяций атлантического лосося точно не выяснены. А.Г. Черницкий (1986) указывает две возможные причины редкости карликовых самок атлантического лосося. Одна из них – крупным самкам легче строить гнезда, чем карликовым. Однако, самки близкого вида – кумжи (*Salmo trutta*) также обычно строят гнезда, но карликовые самки кумжи – очень распространенное явление (обзор:

Кузищин, 2010). Мелкие самки обоих видов могут нереститься без строительства гнезд (Couturier et al., 1986; Кузищин, 2010).

В то же время, второе предположение А.Г. Черницкого (1986) – что более мелкие самки дают и более мелкую икру, из которой выходят более мелкие и поэтому менее жизнеспособные личинки – представлялось нам весьма перспективным; оно и было проверено и подтверждено в ходе данного исследования.

Пресноводные популяции атлантического лосося в настоящее время находятся под угрозой исчезновения, они занесены в “Красную книгу Российской Федерации” (2001). Сбор представительных выборок особей из этих популяций невозможен. Поэтому в настоящей работе нами описываются особенности развития гонад и изучается выживаемость потомства экспериментально полученных самок атлантического лосося, по размерам соответствующих самкам карликовых – речной и озерной форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Краткая характеристика популяции атлантического лосося реки Кереть. Река Кереть расположена на западном побережье Белого моря (Республика Карелия, Россия). В одном километре от устья реки (в начале Морского порога) функционирует рыбоучетное заграждение (РУЗ). Максимальная учтенная численность производителей (1983 год) составляет 4660 экземпляров, минимальная (1997 год) – 180 экземпляров (Шуров, 1998; данные Выгского рыболовного завода).

С начала 1990-х годов, в связи с инвазией опасного паразита *Gyrodactylus salaris*, отмечено резкое падение численности этой популяции (Иешко и др., 2008). Снижение численности сопровождалось сильным изменением генетической структуры популяции – в основном в результате отбора на устойчивость к паразиту, хотя дрейф генов и гибридизация с кумжей (*Salmo trutta*) также имели место (Артамонова и др., 2011). Таким образом, сохранение генофонда этой популяции весьма актуально.

Искусственное воспроизводство атлантического лосося Керети. С 1967 года популяция реки Кереть частично поддерживается путем искусственного воспроизводства молоди на Выгском и Кемском рыболовных заводах. Производителей для заводов (как диких, так и заводского происхождения) ежегодно отлавливают на РУЗе (обычно не менее 100 особей). В период, когда рыболовные работы только начинались, в Кереть иногда выпускали молодь, полученную от производителей других рек, однако уже более трех десятилетий сюда вселяют только потомков производителей керетской популяции (данные Выгского рыболовного завода; Артамонова, Махров, 2005).

Формирование маточного стада на Выгском рыболовном заводе. Впервые маточное стадо атлантического лосося было создано на Выгском рыболовном заводе еще в 1970-х годах. Потомство от производителей из этого маточного стада получено в 1980 году (Крамаренко и др., 2002).

Этот эксперимент был повторен в 1998 году, когда на заводе была оставлена группа двухгодовалых атлантического лосося, полученных от производителей из Керети. Производители, в отличие от племенных хозяйств, выращивались в стандартных рыболовных бассейнах (2 × 2 м). Рыбы кормились гранулированными кормами для производителей, в соответствии с навеской.

Самки из этой группы рыб созрели на пятом году жизни, осенью 2000 года (Крамаренко и др., 2002). Потомков этих рыб (второе поколение маточного стада) также выращивали на рыболовном заводе. Только 1/3 часть молоди была оставлена на заводе после первого года, это были самые крупные рыбы. В настоящей работе изучено созревание самок второго и третьего поколений, выращенных на Выгском рыболовном заводе, и выживаемость на ранних стадиях развития рыб четвертого поколения.

Сбор материала. Нами фиксировалась дата созревания самок маточного стада, у 31 особи определена рабочая плодовитость. В период нереста мы забивали часть рыб, определяли их длину (АС) и массу (изучено 57 особей). У самок также подсчитывали абсолютную плодовитость, оценивали среднюю массу икринки у каждой самки, были взяты пробы гонад для гистологического анализа (фиксированы в жидкости Буэна). Мы вынуждены были ограничить объем изучаемых выборок из-за небольшого числа производителей в маточном стаде.

С момента оплодотворения икры до перехода на внешнее питание ежедневно собирали и подсчитывали погибшие икринки и личинок. Для контроля использовали аналогичные показатели потомства диких производителей из реки Кереть.

Гистологический анализ. Изучено 10 самок. Обработка проводилась по стандартным методикам: гонады фиксировали в жидкости Буэна, заливали в парафин и срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали железным гематоксилином по Генденгайну (Роскин, 1951, Микодина и др., 2009). Стадии зрелости оценивали по шкале, предложенной И.Г. Мурзой и О.Л. Христофоровым (1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности созревания экспериментальных самок. Среди нескольких рыб из второго поколения маточного стада, погибших весной 2005 года, была обнаружена одна созревшая самка, длиной 25.0 см и массой 176.7 г. Таким образом, эта рыба созрела на четвертом году жизни.

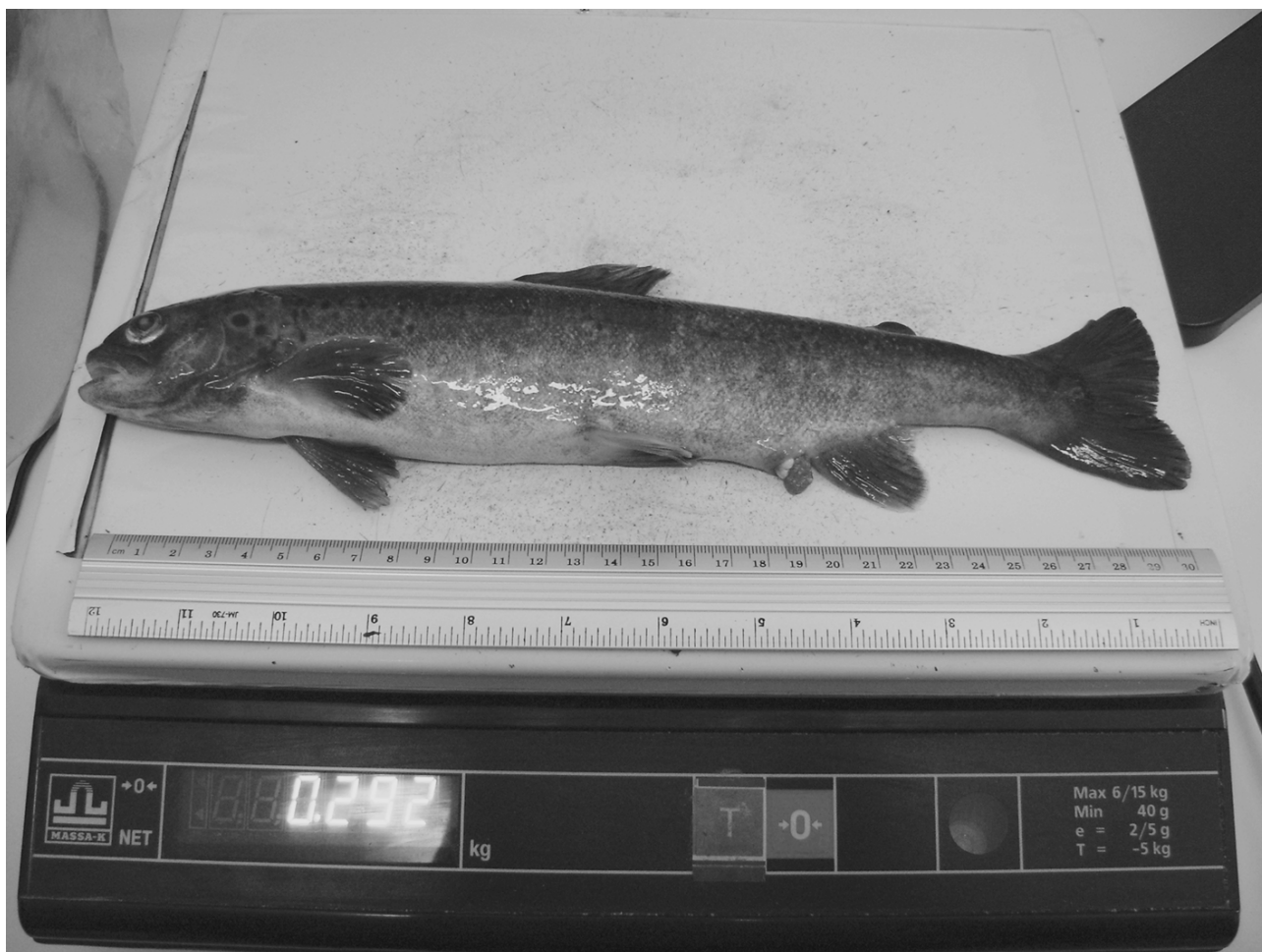


Рис. 1. Особь из маточного стада, созревшая в 2010 году.

Однако в массе самки второго поколения маточного стада созрели на пятом году жизни. Нерест проходил с 31 октября по 2 ноября 2005 года. Производители атлантического лосося из реки Кереть нерестились в этом году с 13 по 21 октября.

На анализ было взято 27 самцов и 22 самки из маточного стада. Длина тела самцов составила 22.0–36.4 см, в среднем 29.7 см, масса 122–412 г, в среднем 285.9 г. Длина тела самок составила 27.5–34.1 см, в среднем 30.5 см, масса тела 228–406 г, в среднем 315.5 г. Абсолютная плодовитость самок маточного стада составила 354–1025 шт., в среднем – 629.8 шт. икринок. Средняя масса икринок была 75–129 (в среднем 102.4) мг.

В ноябре 2009 г., на четвертом году жизни, созрели некоторые самки третьего поколения маточного стада. Значительно раньше, 6–19 октября, была получена в этот год икра от анадромных производителей атлантического лосося из реки Кереть.

Основная часть самок созрела, как и их матери и бабушки, на пятом году жизни, оплодотворение икры было проведено 9 и 22 ноября 2010 года (у

анадромных производителей на Керети икру брали 11 и 14 ноября этого года). Средняя рабочая плодовитость 31 самки, нерестившихся 22 ноября, составила от 116 до 563, в среднем 276.5 икринок. Это значительно ниже абсолютной плодовитости, свойственной диким особям (более 2000 шт.). Некоторые самки дали икру перезревшую или с кровью (эту икру не оплодотворяли и не просчитывали). Длина восьми созревших самок составляла 26.3–34.2, в среднем 30.2 см. Масса этих рыб была 172–326, в среднем 25.8 г (рис. 1).

Некоторые самки 22 ноября были еще незрелыми. Гистологический анализ показал, что у многих особей есть значительная асинхронность в развитии ооцитов (рис. 2). Гонады некоторых рыб в момент сбора проб (23 ноября 2010 года) находились только на 3 ранней стадии (рис. 3).

Жизнеспособность рыб четвертого поколения маточного стада. Икра самок-четырёхлеток была существенно меньше, чем икра проходных производителей (средняя масса одной икринки составляла 70 мг и 110 мг, соответственно). Отход за период инкубации икры четырёхлеток был значи-

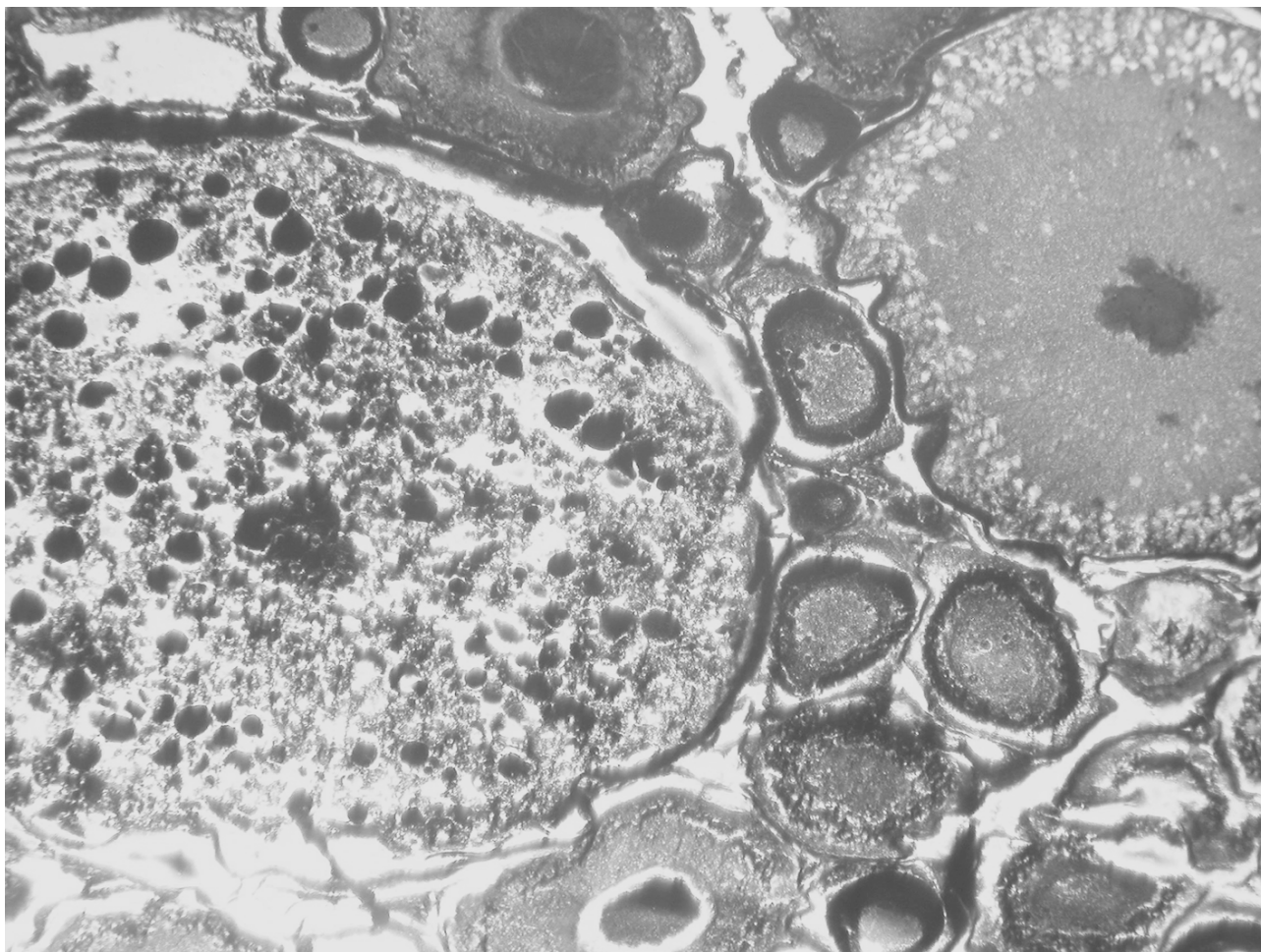


Рис. 2. Срез гонад самки на III–IV стадия зрелости. Асинхронность в развитии. Виден ооцит начала периода вителлогенеза (слева) и фазы формирования кортикальных вакуолей.

тельным – до 50%, при отходе 10.5–11.9% у икры, полученной от “диких” производителей.

Средняя масса икринок у самок-пятiletок изменялась от 50 до 117 мг, в среднем составила 83.8 мг. Отход за инкубацию этой икры был также высок – 71.5%. В период выдерживания гибель личинок составила 4.5% (от количества заложенной на инкубацию икры). На дальнейших этапах развития смертность особей была незначительна.

ОБСУЖДЕНИЕ

Неконтролируемый отбор на увеличение скорости роста и созревания в искусственных условиях среды. Карликовые популяции атлантического лосося, судя по всему, имеют определенные генетические отличия от “проходных” популяций. Даже при выращивании в идентичных условиях потомки производителей из карликовых популяций начинают созревать в более раннем возрасте, чем потомки проходных особей (Sutterlin, MacLean, 1984). Молодь озерно-речного лосося

реки Шуя на рыбоводных заводах всегда растет быстрее, чем молодь проходного лосося реки Кереть (наблюдения авторов).

Видимо, тенденция к отбору в этом направлении есть и в маточном стаде Выгского рыбоводного завода, поскольку среди производителей третьего поколения появились особи, созревающие в возрасте 3+. В первом поколении таких особей не отмечено (Крамаренко и др., 2002), во втором поколении обнаружена только одна такая особь.

Ускорение роста и созревания отмечено у атлантического лосося из маточного стада Выгского рыбоводного завода и из маточных стад, созданных за рубежом (см. ссылки в работе: Artamonova et al., 2010). Это явление, обусловлено, видимо, “неконтролируемым” отбором в пользу более крупных рыб, идущим в искусственных условиях. Это предположение подтверждается и генетическими исследованиями – в маточном стаде Выгского рыбоводного завода отмечено снижение ча-

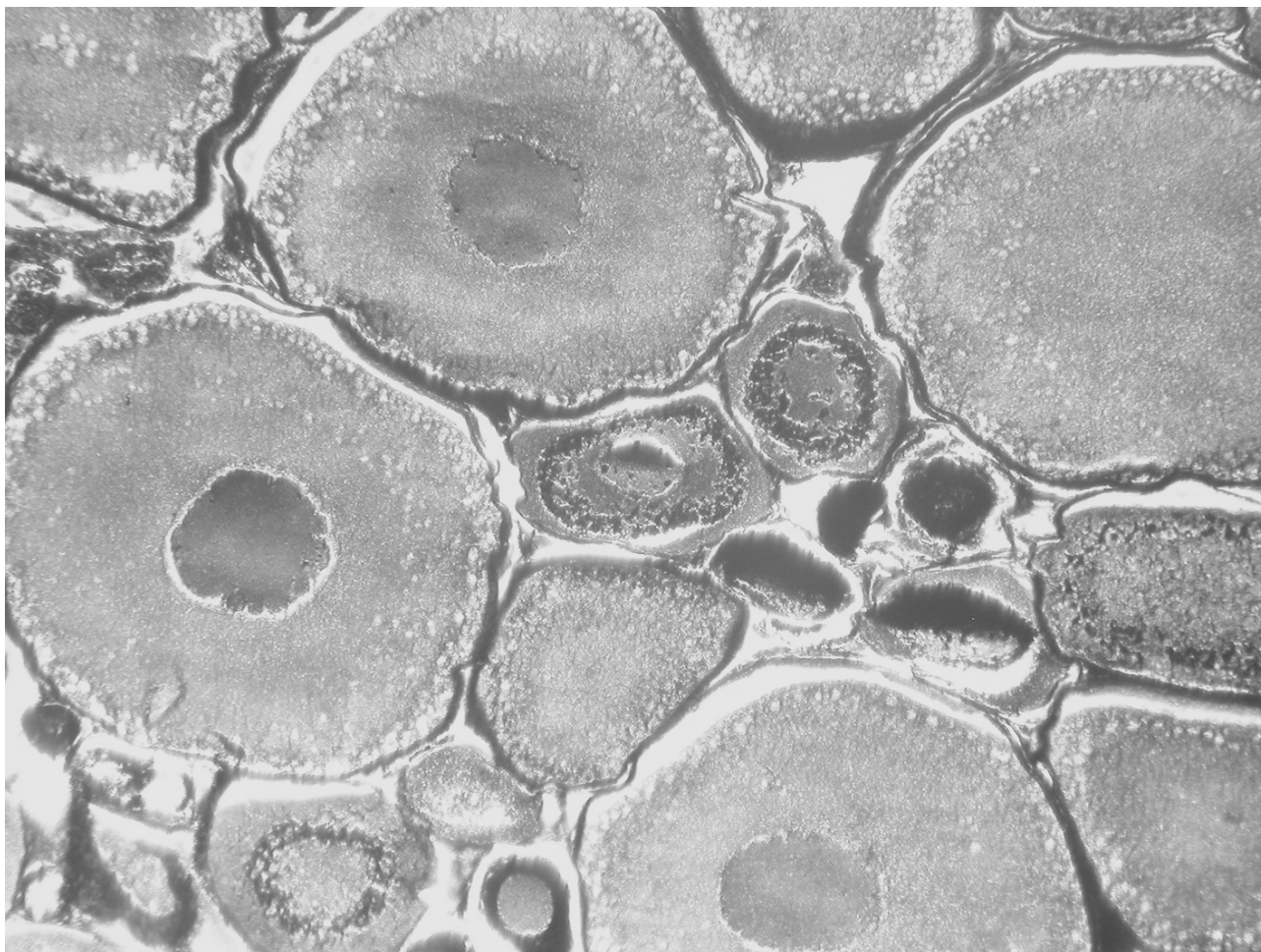


Рис. 3. Срез гонад самки на III ранней стадии зрелости, формирование кортикальных вакуолей.

стоты одного из аллелей локуса, кодирующего фермент малик-энзим (Artamonova et al., 2010).

В литературе описано снижение размера икринок в результате ускорения роста атлантического лосося в искусственных условиях среды (Fleming et al., 2000). Возможно, ускоренный рост изученных нами особей этого вида также отчасти способствовал снижению размера икринок. Однако, нарушение развития гонад и снижение выживаемости потомства неконтролируемым отбором нельзя объяснить, поскольку, как показывают многочисленные публикации, такой отбор ведет к улучшению воспроизводства в искусственных условиях (обзор: Артамонова, Махров, 2006).

Особенности развития гонад карликовых самок.

Судя по нашим данным, для карликовых самок атлантического лосося характерна асинхронность в развитии ооцитов, которая, видимо, и ведет к значительной задержке созревания многих особей. Тенденция задержки нереста у мелких рыб хорошо известна рыбоводам. Она проявилась, в частности у особей из маточного стада атлантического лосося, созданного на Лужском рыбовод-

ном заводе; у этих рыб отмечено и асинхронное созревание самок (Мурза, Христофоров, 2010).

Тенденция к задержке нереста, отмеченная у карликовых заводских рыб, также проявляется у диких карликовых особей. По наблюдению С.Г. Atkins'a (1884), пресноводный лосось в Северной Америке нерестится на неделю позже проходного. Карликовый лосось озера Bygglandsfiord нерестится в декабре (Barlaup et al., 2009). Три дикие речные карликовые самки с хорошо развитой икрой пойманы в феврале-марте (Yarrell, 1836).

Другая особенность карликовых самок, выявленная нами — мелкая икра. Уменьшение размеров икры отмечалось ранее у самок из маточных стад, созданных на основе популяций атлантического лосося рек Little Salmonier (O'Connell, Gibson, 1989), Шуи (Попова, 2004), Нарвы (Дихнич, 2005) и Луги (Мурза, Христофоров, 2010). В то же время, различия в размерах икринок у самок, питавшихся разным кормом, незначительны (Eske-linen, 1989).

Икра дикого пресноводного лосося также меньше, чем икра проходного, это отмечено еще в 19 веке (Malmgren, 1864); результаты некоторых современных работ отражены в таблице. Видимо, в некоторых случаях отклонение от нормального развития гонад у карликовых самок атлантического лосося приводит к появлению ясно выраженных аномалий. Так, есть сообщение о поимке карликового гермафродита (Fontaine, Vibert, 1950). Аткинс (Atkins, 1884) упоминает о болезни яичников у пресноводного лосося, ведущей к сильному уменьшению числа икринок. Погибшие икринки отмечаются и в яичниках пресноводного лосося реки Пяльма, притока Онежского озера (Прозорова, 1966).

Особенности развития мелкой икры атлантического лосося и кумжи. У атлантического лосося проявляется тенденция повышенной смертности мелкой икры — отход за инкубацию мелкой икры больше, чем крупной, в 3 раза (Песлак, 1967). В цитируемой работе рекомендовано отбраковывать икру массой менее 100 мг. Не удивительно поэтому, что оплодотворенная мелкая икра карликовых производителей отличается высоким отходом.

Повышен был отход икры (средняя масса — 90 мг) у самок атлантического лосося Онежского озера (Ермолаев, 1982). Отмечена высокая смертность развивающейся икры, полученной от диких мелких производителей озер Куйто (Отчеты Кемского рыболовного завода), от карликовой самки реки Elorn (Prouzet, 1981), от искусственно выращенных мелких производителей в Howietoun (Day, 1885), на Лужском рыболовном заводе (Мурза, Христофоров, 2010), в настоящей работе, а также в предыдущие годы на Выгском рыболовном заводе (Крамаренко и др., 2002).

Отметим, что у выращенных в искусственных условиях крупных самок отход икры низок (Эскелинен, 1991; Петренко, 2002; Дихнич, 2005), то есть условия рыболовных заводов сами по себе не влияют на смертность развивающейся икры.

Особо ярко доказывает связь смертности потомства, размера икры и размера производителей атлантического лосося опыт создания маточного стада на Лужском рыболовном заводе. Трехлетние самки массой 800 гр давали мелкую икру, выживаемость личинок была очень низка. По мере роста самок размер икры возрастал, и пятилетние самки, средней массой 2.2 кг, дали икру диаметром 5.5 мм, причем выживаемость потомства не отличалась от выживаемости потомства проходных рыб (Петренко, 2002).

Тенденция увеличения выживаемости на ранних стадиях развития потомства выращенного на рыболовном заводе лосося с увеличением возраста и размеров производителей видна и при анализе данных из другой работы (Jaggams, 1979). В этой работе приведены также данные по выживаемости

потомства выращенной на рыболовном заводе кумжи, и видно, что потомство кумжи лучше выживает на ранних стадиях развития, чем потомство атлантического лосося того же возраста.

В другом эксперименте у кумжи была повышена смертность молоди, появившейся из мелкой икры, по сравнению с молодь, появившейся из крупной икры, но только в полу-естественных условиях выращивания; в искусственных условиях такой тенденции не отмечено. Кроме того, масса икринок в обеих группах кумжи (60.5 и 78.9 мг) была существенно меньше, чем обычных икринок атлантического лосося (Einum, Fleming, 1999).

У искусственно выращенных производителей каспийской кумжи икра была очень мелкой (28—38 мг), однако выживаемость эмбрионов была высокой, 85% (Агибайлов, 2005). Не отмечено снижения выживаемости и у потомства искусственно выращенных самок черноморской кумжи (Махров и др., 2011).

Экологическое значение пониженной воспроизводительной способности карликовых самок атлантического лосося. Таким образом, полученные в настоящей работе и литературные данные позволяют считать, что потомство карликовых самок атлантического лосося отличается высоким отходом на ранних стадиях развития. Это, несомненно, снижает конкурентоспособность карликовых самок (имеется в виду конкуренция за места нереста, поскольку места нагула у карликовых самок отличаются от мест нагула у проходных и озерно-речных особей). Кроме того, мелкие особи, выклюнувшиеся из мелких икринок, в большей степени погибают после выхода из нерестовых бугров (Einum, Fleming, 2000).

Хотя единичные речные карликовые самки встречаются в проходных популяциях атлантического лосося, видимо, эта жизненная стратегия значительно менее эффективна, чем жизненная стратегия проходных самок, и отбор работает против речных карликовых самок, если возможен нагул в море или крупном озере. Популяции, включающие речных карликовых самок, возникают на участках рек выше водопадов, где невозможно существование проходной и озерно-речной формы.

Озерные карликовые самки крупнее речных карликовых самок, и, видимо, выживаемость их потомства выше, и они более конкурентоспособны. Тем не менее, и они, видимо, не выдерживают конкуренции с проходными самками и не входят в одну популяцию с ними — на Ньюфаундленде известны водные системы, где симпатрично существуют популяции, представленные озерной и проходной формой (Verspoor, Cole, 1989). Отметим, что у кумжи известны многочисленные популяции, включающие ручьевую и проходную или ручьевую и озерно-речную формы (обзоры: Кузицин, 2010; Jonsson, Jonsson, 2011).

Интересно, что жилые формы атлантического лосося широко распространены в Северной Америке, где кумжи до вселения человеком не было, а в Европе, в условиях симпатрии с кумжей, жилые формы атлантического лосося крайне редки (Regan, 1920). При этом два вида сосуществуют только в бассейнах крупных озер, в небольших озерных системах, как правило, обитает только кумжа, в озерах средней величины – либо тот, либо другой вид (обзор: Махров, 1999). Более того – имеются данные, что кумжа, вселенная в водоемы Ньюфаундленда, вытесняет мелкую форму атлантического лосося (Cowan, Baggs, 1988). Вполне вероятно, что это связано с лучшими репродуктивными способностями мелких самок кумжи, чем мелких самок атлантического лосося.

Карликовые формы атлантического лосося как реликт. Обсуждаемые в настоящей работе данные имеют значение и для изучения процесса видообразования. Как уже говорилось во “Введении”, атлантический лосось произошел от кумжи, причем видообразование сопровождалось не возникновением новых адаптивных признаков, а сужением спектра экологического и морфологического разнообразия (Махров, 2005). Поэтому есть основания рассматривать пресноводные популяции атлантического лосося как реликт (Кудерский, 1977).

Видимо, повышенная смертность потомства карликовых форм атлантического лосося как раз является причиной такого сужения спектра морфоэкологического разнообразия этого вида. Из-за пониженной репродуктивной способности пресноводных особей большинство популяций этого вида представлены проходными особями (у предкового вида, кумжи, преобладают пресноводные особи). Очевидно, в данном случае такое сужение разнообразия не адаптивно, как при специализации, а инадаптивно – это утрата эволюционной пластичности, иммобилизация, по терминологии И.И. Шмальгаузена (1945).

Возможно, это сужение спектра разнообразия связано с другим событием, сопровождавшим видообразование атлантического лосося – значительным уменьшением числа хромосом, произошедшим, скорее всего, в результате крупной перестройки генома (Зелинский, 1985). Создается впечатление, что в результате этой перестройки были затронуты ген или гены, отвечающие за формирование гонад у карликовых самок.

Авторы признательны В.С. Артамоновой, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Дихничу, И.Я. Крамаренко, Н.И. Лапочкиной, К.В. Кузищину, Д.Л. Лайусу, М.В. Мине, И.Г. Мурза, Э.К. Поповой, Ю.А. Смирнову, О.Л. Христофорову за обсуждение затронутых в статье проблем. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11-04-00697.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агибайлов В.В. Характеристика производителей каспийского лосося *Salmo trutta caspius* Kessler, выращиваемых в заводских условиях // Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России. М. 2005. С. 397–409.
- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 422 с.
- Артамонова В.С., Махров А.А. Популяционная структура семги (*Salmo salar* L.) и ее изменение под влиянием рыбоводства // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2005. С. 144–157.
- Артамонова В.С., Махров А.А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика. 2006. Т. 42. № 3. С. 310–324. (Artamonova V.S., Makhrov A.A. Unintentional genetic processes in artificially maintained populations: proving the leading role of selection in evolution // Russian Journal of Genetics. 2006. V. 42. № 3. P. 234–246.)
- Артамонова В.С., Махров А.А., Шульман Б.С. и др. Реакция популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) реки Кереть на инвазию паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 2–14. (Artamonova V.S., Makhrov A.A., Shulman B.S. et al. Response of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Population of the Keret River to the Invasion of Parasite *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. № 2–3. P. 73–80.)
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- Дихнич А.В. Сравнительная характеристика производителей атлантического лосося *Salmo salar* L. анадромных и заводских маточных стад // Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России. М. 2005. С. 373–391.
- Ермолаев Г.И. Особенности выдерживания производителей и инкубации икры онежского лосося *Salmo salar* L. морpha *sebago* (Girard) // Сборник науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 183. С. 135–140.
- Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. 128 с.
- Иешко Е.П., Шульман Б.С., Шуров И.Л., Барская Ю.Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2008. Т. 42. Вып. 6. С. 486–496.
- Крамаренко И.Я., Лапочкина Н.И., Артамонова В.С., Махров А.А. Опыт создания пресноводного маточного стада семги (*Salmo salar* L.) // Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусств. условиях. Матер. научн. конф. 14–18 октября 2002 г. Петрозаводск. 2002. С. 68–72.
- Красная книга Российской Федерации (животные). М.: Аст, 2001. 862 с.

- Кудерский Л.А. О происхождении озерного лосося // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Сборник № 19. Л. 1977. С. 34–39.
- Кузицин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae). Дисс. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. М.: МГУ, 2010. 49 с.
- Лебедев Н.В. Элементарные популяции рыб. М.: Изд-во Пищевая пром-сть, 1967. 212 с.
- Махров А.А. Кумжа *Salmo trutta* L. бассейнов Белого и Баренцева морей // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 110–120.
- Махров А.А. “Диалектическое” видообразование: от кумжи (*Salmo trutta* L.) к атлантическому лососю (*S. salar* L.) // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 248–256.
- Махров А.А., Артамонова В.С., Сумароков В.С. и др. Изменчивость сроков нереста у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pallas в искусственных и естественных условиях // Изв. РАН. Серия биол. 2011. № 2. С. 178–186. (Makhrov A.A., Artamonova V.S., Sumarokov V.S. et al. Variation in the timing of spawning of the Black sea brown trout *Salmo trutta labrax* Pallas under artificial and natural conditions // Biology Bulletin. 2011. V. 38. № 2. P. 138–145.)
- Медников Б.М. Избранные труды. Организм, геном, язык. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. 452 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 112 с.
- Мина М.В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: ГосНИОРХ, Физиол. НИИ ЛГУ, 1991. 102 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Рост и половое созревание самок атлантического лосося *Salmo salar* L. без нагула в природных водоемах // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т. 1. Петрозаводск, 2010. С. 176–192.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Песлак Я.К. Влияние качества производителей на качество выращиваемой на рыбоводных заводах молоди лосося // Обмен веществ и биохимия рыб. М, 1967. С. 73–75.
- Петренко Л.А. Разработка технологии выращивания и создание критериев оценки подбора производителей для формирования донорских популяций атлантического лосося в условиях Лужского рыбозавода // Обзорная информация. серия: Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. М. 2002. Вып. 1. С. 14–32.
- Попова Э.К. Эффекты лазерного воздействия на рыб в раннем онтогенезе. Петрозаводск: ГПЗ “Кивач”, 2004. 126 с.
- Прозорова З.В. О биологии озерного лосося реки Пяльмы (Онежское озеро) // Тр. Карельск. отд-ния ГосНИОРХ. 1966. Т. IV. Вып. 1. С. 80–99.
- Роскин Г.И. Микроскопическая техника. М.: Советская наука, 1951. 478 с.
- Северцов А.С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК; Авторская Академия, 2008. 176 с.
- Смирнов Ю.А. Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование). Л.: Наука, 1979. 156 с.
- Черницкий А.Г. Эколого-физиологические причины полиморфизма производителей атлантического лосося *Salmo salar* L. (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 3. С. 524–526.
- Шмальгаузен И.И. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6. № 1. С. 3–25.
- Шуров И.Л. Атлантический лосось реки Керети (естественное и искусственное воспроизводство) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск, 1998. С. 51–63.
- Эскелинен У. О деятельности рыбозаводной исследовательской станции Лаукаа (Финляндия) // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1991. Вып. 297. С. 44–51.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Popova E.K. Unintentional Selection in Captive Broodstocks Intended for Restoring Natural Populations: Description of the Phenomenon and a Novel Method of Controlling It // Stream Restoration: Halting Disturbances, Assisted Recovery and Managed Recovery. G.D. Hayes and T.S. Flores, eds. New York. 2010. P. 149–160.
- Atkins C.G. Notes on land-locked salmon // Forest and Stream. 1884. V. 23. № 2. P. 29–31.
- Bagliniere J.L., Maisse G. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican Massif, France // Aquaculture. 1985. V. 45. P. 249–263.
- Barbour S.E., Rombough P.I., Kerekes J.J. A life history and ecological study of an isolated populations of ovaniche, *Salmo salar*, from Gros Morne Park, Newfoundland // Naturaliste Can. 1979. V. 106. № 2. P. 305–311.
- Barlaup B.T., Sandven O.R., Skoglund H. et al. Bleka i Byglandsfjorden – bestandsstatus og tiltak for okt naturlig rekruttering 1999–2008. Trondheim: Direktoratet for naturforvaltning, 2009. 88 s.
- Berg M. A relict salmon, *Salmo salar* L., called “smablank” from the river Namsen, North-Trondelag // Acta Borealia. A. Scientia. 1953. № 6. P. 17.
- Berg O.K. The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe // J. Fish Biology. 1985. V. 27. P. 805–815.
- Berg O.K., Gausen D. Life history of a riverine, resident Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Fauna norw. Ser. A. 1988. V. 9. P. 63–68.
- Couturier C.Y., Clarke L., Sutterlin A.M. Identification of spawning areas of two forms of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhabiting the same watershed // Fish. Res. 1986. V. 4. P. 131–144.

- Cowan G.I.McT., Baggs E.M. Incidences of lacustrine spawning of the ouananiche, *Salmo salar*, and the brook charr, *Salvelinus fontinalis*, on the Avalon Peninsula, Newfoundland // J. Fish Biology. 1988. V. 32. № 2. P. 311–312.
- Dahl K. The “Blege” or dwarf-salmon. A landlocked salmon from lake Bygglandsfiord in Setesdal // Skrifter utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Matem.-Naturv. Klasse. 1927. № 9. P. 1–25.
- Day F. On the breeding of salmon from parents which have never descended to the sea // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. Zoology. 1885. V. 2. P. 447–468.
- Einum S., Fleming I.A. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reactions to environmental quality // Proc. R. Soc. London. B. 1999. V. 266. P. 2095–2100.
- Einum S., Fleming I.A. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Evolution. 2000. V. 54. № 2. P. 628–639.
- Eskelinen P. Effects of different diets on egg production and egg quality of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Aquaculture. 1989. V. 79. № 1/4. P. 275–281.
- Fleming I.A. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 1996. V. 6. P. 379–416.
- Fleming I.A., Hindar K., Mjølnerød I.B. et al. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population // Proc. R. Soc. Lond. B. 2000. V. 267. P. 1517–1523.
- Fontaine M., Vibert R. Sur un parr de saumon hermaphrodite parvenu a maturite sexuelle // Journal du Conseil. 1950. V. 16. № 2. P. 216–226.
- Gibson R.J., Williams D.D., McGowan C., Davidson W.S. The ecology of dwarf fluvial Atlantic salmon, *Salmo salar* L., cohabiting with brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in southeastern Newfoundland, Canada // Pol. Arch. Hydrobiol. 1996. V. 43. № 2. P. 145–166.
- Hendry A., Bohlin T., Jonsson B., Berg O.K. To sea or not to sea? Anadromy versus non-anadromy in salmonids // Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives. A.P. Hendry and S.C. Stearns (editors). Oxford etc.: Oxford University Press, Inc., 2004. P. 92–125.
- Hindar K., Nordland J. A female Atlantic salmon, *Salmo salar* L., maturing sexually in the parr stage // J. Fish Biology. 1989. V. 35. P. 461–463.
- Jarrams P. Egg, fry and smolt production from salmon, *Salmo salar* L. and sea trout *Salmo trutta* L. reared entirely in freshwater // J. Fish Biology. 1979. V. 15. № 5. P. 607–611.
- Jonsson B., Jonsson N. Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout. Habitat as a Template for Life Histories. Dordrecht: Springer, 2011. 708 p.
- Kendall W.C. The fishes of New England. The salmon family. Part 2. The Salmon // Memoirs of the Boston Society of Natural History. 1935. V. 9. № 1. 166 p.
- MacCrimmon H.R., Gots B.L. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Res. Board Can. 1979. V. 36. P. 422–457.
- Malmgren A.J. Kritische Uebersicht der Fisch-Fauna Finlands // Archiv für Naturgeschichte. 1864. V. 30. № 1. P. 259–351.
- Moore A., Riley W.D. A sexually mature female Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolt // Aquaculture and Fisheries Management. 1992. V. 23. P. 273–274.
- O’Connell M., Gibson R.J. The maturation of anadromous female Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked in a small pond in urban St John’s, Newfoundland, Canada // J. Fish Biology. 1989. V. 34. № 6. P. 937–946.
- Oliva O., Johal M.S. On the last Bohemian salmon (*Salmo salar*) // Vest. čs. Společ. zool. 1981. V. 45. № 2. P. 102–114.
- Prouzet P. Observation d’une femelle de tacon de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) parvenue a maturite sexuelle en riviere // Bull. Francais Piscicult. 1981. № 282. P. 16–19 (English summary).
- Regan C.T. The geographical distribution of salmon and trout // Salmon and Trout magazine. 1920. V. 22. June. P. 25–35.
- Roff D.A. The Evolution of Life Histories. New York: Chapman & Hall, 1992. 535 p.
- Saunders R.L., Harmon P.R., Knox D.E. Smolt development and subsequent sexual maturity in previously mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 1994. V. 121. № 1–3. P. 79–93.
- Schluter D. The Ecology of Adaptive Radiation. New York: Oxford University Press, 2000. 288 p.
- Shaw J. Account of experimental observations on the development and growth of salmon-fry, from the exclusion of the ova to the age of two years // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1840. V. XIV. Part. 2. P. 547–566.
- Stearns S.C. The Evolution of Life Histories. Oxford/New York/Tokyo: Oxford University Press. 1992. 249 p.
- Sutterlin A.M., MacLean D. Age at first maturity and the early expression of oocyte recruitment process in two forms of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and their hybrids // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1984. V. 41. № 8. P. 1139–1149.
- Thorstad E.B., Hindar K., Berg O.K. et al. Status for småblankbestandene i Namsen // NINA Rapport. 2009. V. 403. 95 s.
- Verspoor E., Cole L.J. Genetically distinct sympatric populations of resident and anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Zool. 1989. V. 67. P. 1453–1461.
- Verspoor E., Cole L.E. Genetic evidence for lacustrine spawning of the non-anadromous Atlantic salmon populations of Little Gull Lake, Newfoundland // Journal of Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 200–205.
- Verspoor E., Stradmeyer L., Nielsen J.L., eds. The Atlantic salmon. Genetics, Conservation and Management. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2007. 500 p.
- West-Eberhard M.J. Developmental Plasticity and Evolution. New York: Oxford University Press, Inc., 2003. 794 p.
- Yarrell W. A History of British Fishes. London: John van Voorst. 1836. V. 2. 472 p.
- Zarnecki S.S. Some evolutionary aspects in salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*S. trutta*). ICES. C.M. 1960. № 130. 3 p.

Abnormal Development of Gonads of Dwarf Females and Low Survival of Their Offspring as the Cause of Rarity of Resident Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.)

A. A. Makhrov^a, M. V. Ponomareva^b, O. V. Khaimina^c, V. E. Gilepp^d, O. V. Efimova^d, T. A. Nechaeva^d, and T. I. Vasilenkova^d

^a *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia*

^b *Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

^c *Russian State Hydrometeorological University, Malookhtinskii pr. 98, St. Petersburg, 195196 Russia*

^d *Vygskiy Fish Hatchery, Sosnovetz, Belomorsky raion, Karelia, 186530 Russia*

e-mail: makhrov12@mail.ru

Received April 28, 2013; in final form, June 13, 2013

Abstract—Fecundity and mass of eggs, as well as survival of offspring, of hatchery-reared small (less than 406 g) females of Atlantic salmon are determined. The absolute fecundity and mass of egg of artificially reared fish are sufficiently less than that of anadromous spawners. Small females are characterized by delayed spawning; histological analysis has demonstrated significant asynchrony in oocyte development of some specimens. Survival of offspring of dwarf females at the early stages of development is lower than of anadromous females. Our results agree completely with the published data. It is suggested that dwarf females are not able to withstand intraspecific and interspecific competition because of low reproductive ability. This explains rarity of natural populations of dwarf (landlocked) forms of Atlantic salmon.

Keywords: gonads, experiment, fish, eggs, histological analysis