

УДК 597.553.591.471.32

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ И ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У МОЛОДИ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ (SALMONIDAE) В СВЯЗИ СО СМОЛТИФИКАЦИЕЙ

© 2019 г. К. В. Кузицин<sup>1,2, \*</sup>, М. А. Груздева<sup>1</sup>, М. Ю. Пичугин<sup>1</sup>, Д. С. Павлов<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

\*E-mail: KK\_office@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 18.12.2018 г.

Изучены изменения внешних морфологических признаков и относительной длины позвонков из разных отделов позвоночника при смолтификации у дикой молоди пяти видов лососёвых рыб – атлантического лосося *Salmo salar*, кумжи *S. trutta*, микижи *Parasalmo mykiss*, кижуча *Oncorhynchus kisutch* и северной мальмы *Salvelinus malma*. Установлено, что при полном сходстве изменений в пропорциях тела и внешней морфологии у разных видов лососёвых рыб характер дифференцированного роста хвостового отдела позвоночника существенно различается. У атлантического лосося вытягиваются все позвонки хвостового отдела, у микижи и кумжи – относительно небольшое их число и только в передней части хвостового отдела, у кижуча – в задней его части, у мальмы – в средней части хвостового отдела. Тем самым, несмотря на универсальность внешнеморфологических изменений при смолтификации в семействе Salmonidae, процесс формирования облика будущих морских мигрантов за счёт дифференцированного роста разных групп позвонков хвостового отдела позвоночника имеет видоспецифический характер. Обсуждаются возможные причины видовой специфики дифференцированного роста разных групп позвонков.

**Ключевые слова:** атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *S. trutta*, микижа *Parasalmo mykiss*, кижуч *Oncorhynchus kisutch*, северная мальма *Salvelinus malma*, смолтификация, смолты, пестрятки, морфология, скелет, позвонки, морфогенез.

**DOI:** 10.1134/S0042875219050114

Смолтификация у лососёвых рыб (Salmonidae) – этап жизненного цикла проходных видов, в результате которого происходят сложные морфофункциональные изменения организма, при этом вырабатывается система адаптаций для обитания в морской среде. В процессе смолтификации, которая начинается в пресной воде задолго до ската молоди в море, происходят глубокие перестройки, затрагивающие почти все системы организма. Анализ разнообразных закономерностей и механизмов смолтификации является предметом особого интереса исследователей в связи с важным теоретическим и практическим значением этого процесса. При этом изучение тех или иных изменений по отдельным признакам или системам признаков имеет важное значение для понимания всего процесса в целом. Изменения во внешней морфологии молоди лососей при смолтификации более или менее детально изучено у атлантического лосося *Salmo salar* (Вернидуб, 1977; Мартынов, 1983; Казаков, 1987; Кузицин, Новиков, 1994), в меньшей степени – у кумжи *S. trutta*

(Черницкий, 1993, 1994; Кузицин, 1997), микижи *Parasalmo mykiss* (Кузицин и др., 2002) и кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Winans, Nishioka, 1987). Данные по другим видам лососёвых рыб отрывочны или отсутствуют вовсе. Эти исследования в целом носят описательный характер и связи между габитуальными изменениями и перестройками других структур организма рыб, как правило, не рассматриваются. Лишь отдельные работы посвящены анализу трансформаций и минерализации позвонков у смолтов атлантического лосося при переходе в солёную воду в условиях аквакультуры (Fjelldal et al., 2005, 2006, 2007).

Цель настоящего исследования – выявить связь между изменениями признаков внешней морфологии и скелета позвоночника у пяти видов лососёвых рыб при смолтификации.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужила речная молодь (пестрятки) и покатники-смолты атлантического ло-

сося из р. Нильма и кумжи из ручья Воробьёв (Карельский берег Кандалакшского залива Белого моря, собраны в июне 1995 г.), микижи и кижуча из р. Саичик (западное побережье Камчатки, собраны в июне—июле 1998 г.) и северной мальмы *Salvelinus malma* из бассейна р. Коль (западное побережье Камчатки, собраны в июле 2004 г.). Вся молодь, использованная в данном исследовании, относится только к диким популяциям. Отлов рыб проводили в начале лета, в период пика покатной миграции молоди. Смолтов атлантического лосося и кумжи отлавливали с помощью учебных снастей и ловушек-мерёж, установленных в море вблизи устьевой части рек в зоне действия морского прилива. В момент поимки все смолты интенсивно питались: смолты атлантического лосося поедали мизид (*Mysidae*) и молодь сельди *Clupea pallasii marisalbi*, смолты кумжи — мизид, молодь сельди и девятиглай колюшки *Pungitius pungitius*. У молоди обоих видов были значительные отложения жира в кишечнике и внутренних органах. Смолтов микижи и кижуча отлавливали учебными снастями в солоноватоводном лимане (солёность 6—11‰) р. Саичик, все смолты микижи активно питались покатной молодью кеты *Oncorhynchus keta* и крупными мизидами, смолты кижуча потребляли преимущественно мизид. Смолтов мальмы отлавливали на приморском участке р. Коль на удалении от моря около 800 м, все они активно питались мизидами и в меньшей степени — покатной молодью кеты. Таким образом, смолтов всех пяти видов, использованных для данного исследования, отлавливали после выхода из пресной воды, они вели стайный образ жизни и находились на завершающей стадии смолтификации — так называемой серебрянки с легко опадающей чешуёй (термин по: Казаков, 1982, 1987, 1992; Кузищин и др., 2002).

Отлов пестряток проводили электроловом Smith-Root 24L в те же сроки, что и отлов смолтов, в ручье и реках в типичных для пестряток пресноводных биотопах, описанных в наших предыдущих работах (Кузищин, Новиков, 1994; Кузищин и др., 2002; Павлов и др., 2009). Для исследования использованы особи с типичной покровительственной окраской без каких-либо признаков смолтификации.

У всех рыб измеряли длину тела по Смитту (*FL*), определяли полную массу и массу тела без внутренностей. Морфометрический анализ проводили по сокращённой и модифицированной схеме Правдина (рис. 1а) (Павлов и др., 2001). Для анализа соотношения длина—масса тела и построения линий регрессии привлечены пестрятки и смолты разных возрастных классов, объём материала для данного вида анализа указан на соответствующих рисунках.

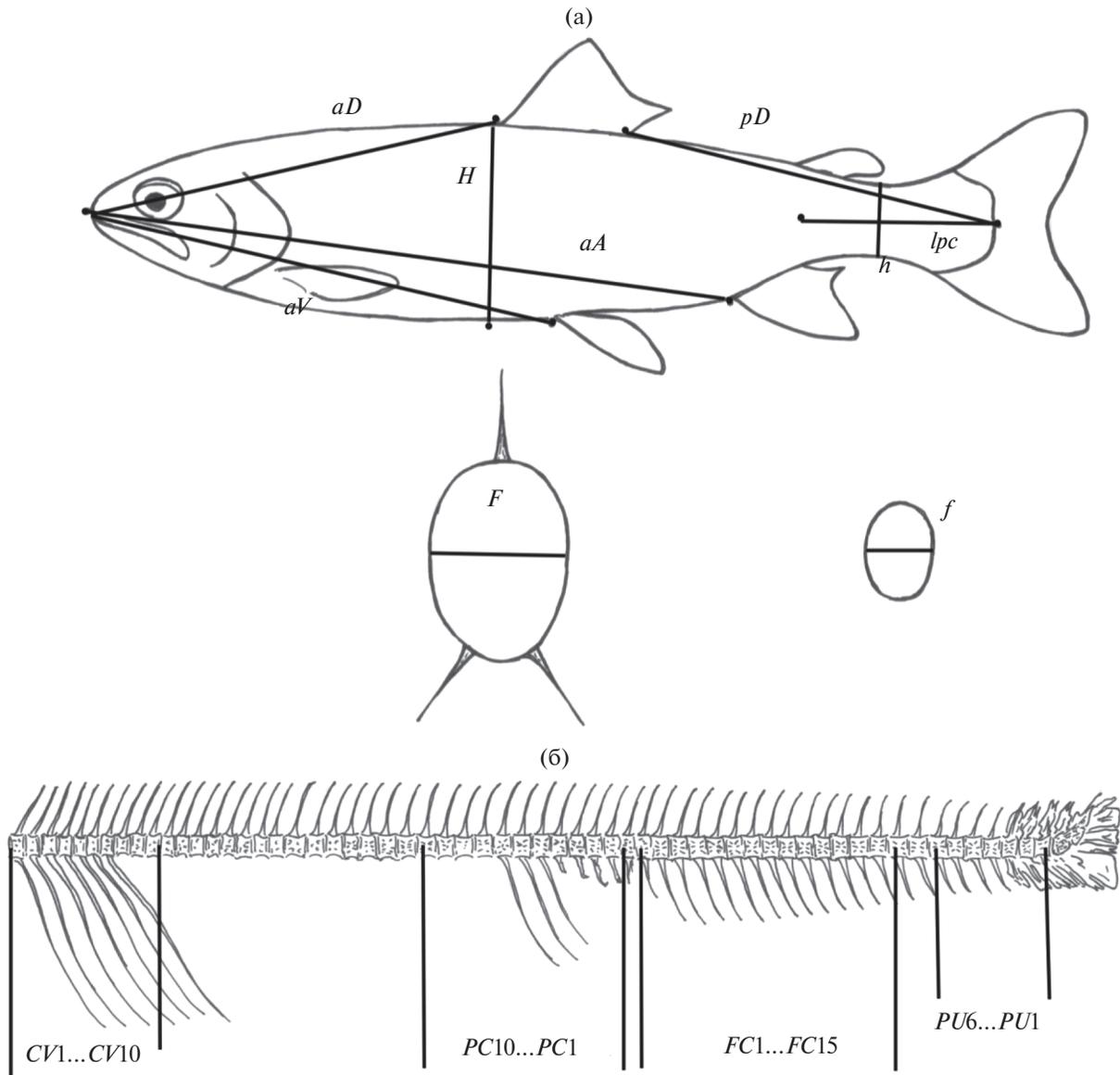
Хотя в уловах смолтов и пестряток присутствовали особи разного возраста, длины и массы, для исследования внешней морфологии и осевого скелета выборки по каждому виду были сформированы таким образом, чтобы пестрятки и смолты принадлежали к одному возрастному классу и были сходны по длине и массе тела (табл. 1). Выбор для данного исследования пестряток и смолтов кижуча в возрасте 2+ обусловлен крайне низкой численностью особей в возрасте 3+ в реках Западной Камчатки (Зорбиди, 2010). Используются только самцы и самки с половыми железами II стадии зрелости.

Все морфометрические признаки изучены на свежепойманных рыбах, промеры и просчёты метрических признаков выполнены одним оператором. После биологического и морфометрического анализов рыб целиком помещали на несколько секунд в кипящую воду, затем препарировали позвоночный столб (*column vertebrae*) с последними уростилярными позвонками и основной затылочной костью осевого черепа (*basioecipitale*). После препаровки позвоночники консервировали пресно-сухим способом так, чтобы тела всех позвонков образовывали прямую линию. Далее просчитывали общее число туловищных и хвостовых позвонков. Измерения позвончика и его отделов проводили штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, после измерений позвончик препарировали на отдельные позвонки. Тела позвонков измеряли микрометром с точностью до 0.01 мм. Длину тел позвонков выражали в процентах длины позвончика без уростилярных позвонков. Результаты измерений длины тел позвонков приводятся из нескольких участков позвоночника: по 10 первым и 10 последним позвонкам туловищного отдела, по 15 передним и 6 задним хвостовым позвонкам без уростилярных, что соответствует данным исследований смолтов и пестряток атлантического лосося (Kacem et al., 1998; Fjellidal et al., 2005, 2006, 2007). Принятое в данном исследовании выделение групп позвонков приведено на рис. 1б (по: Arratia, Schultze, 1992).

Материал обработан методами стандартного унивариантного статистического анализа (Лаккин, 1990). Статистический анализ морфометрических признаков пестряток и смолтов всех видов выявил наличие нормального распределения в выборках, поэтому при сравнении выборок был применён параметрический критерий Стьюдента ( $t_{st}$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

При смолтификации у всех пяти изученных видов лососёвых рыб происходят сходные изменения окраски и внешней морфологии. Наиболее существенные морфологические преобразования затрагивают пропорции тела: резко возрастает относительная длина хвостового стебля, заметно



**Рис. 1.** Схема морфометрических промеров (а) и выделения групп позвонков:  $aD$ ,  $pD$ ,  $aV$ ,  $aA$  – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния;  $lpc$  – длина хвостового стебля,  $H$  – наибольшая высота тела,  $h$  – высота хвостового стебля,  $F$  – наибольшая ширина тела на уровне вертикали, проходящей перед началом основания спинного плавника;  $f$  – ширина хвостового стебля на уровне вертикали, по которой измеряется наименьшая его высота;  $CV1$ – $CV10$  – позвонки передней части позвоночного столба (нумерация от basioccipitale),  $PC1$ – $PC10$  – позвонки задней части туловищного отдела (нумерация от конца отдела),  $FC1$ – $FC15$  – передние каудальные позвонки с остистыми отростками (нумерация от начала отдела),  $PU1$ – $PU6$  – последние позвонки перед уростилярными (нумерация от конца отдела).

изменяется положение парных и непарных плавников: у смолтов по сравнению с пестрятками спинной, брюшные и анальный плавники смещаются к голове. При этом различия по числу прободённых чешуй в боковой линии, общему числу позвонков и числу позвонков в хвостовом отделе позвоночника между пестрятками и смолтами всех видов не выявлены (табл. 2). Существенно уменьшаются высота тела и высота хвостового стебля, резко увеличиваются наибольшая

ширина тела и ширина хвостового стебля (табл. 3). Тело смолтов становится почти округлым в сечении в отличие от пестряток, у которых оно заметно сжато с боков. Примечательно, что распределения значений признаков ширина тела ( $F$ ), ширина хвостового стебля ( $f$ ) и соотношений высота–ширина тела ( $H/F$ ) и высота–ширина хвостового стебля ( $h/f$ ) у смолтов и пестряток в подавляющем большинстве случаев не трансгрессируют, т.е. наблюдается хиатус. Отмеченные из-

**Таблица 1.** Объём выборок (*n*), характеристика пестряток и смолтов исследованных видов рыб

Вид	Пестрятки				Смолты			
	<i>n</i> , экз.	возраст, лет	длина ( <i>FL</i> ), мм	Масса, г	<i>n</i> , экз.	возраст, лет	длина ( <i>FL</i> ), мм	Масса, г
<i>Salmo salar</i>	40	3+	$\frac{169.4 \pm 0.5}{139-180}$	$\frac{42.6 \pm 0.9}{30-56}$	40	3+	$\frac{173.5 \pm 0.5}{142-188}$	$\frac{50.2 \pm 1.0}{32-61}$
<i>S. trutta</i>	30	3+	$\frac{169.3 \pm 0.6}{159-189}$	$\frac{51.2 \pm 0.4}{41-68}$	32	3+	$\frac{171.3 \pm 0.6}{156-195}$	$\frac{58.1 \pm 0.6}{40-77}$
<i>Parasalmo mykiss</i>	50	3+	$\frac{179.3 \pm 0.5}{154-198}$	$\frac{58.7 \pm 0.8}{38-84}$	50	3+	$\frac{185.4 \pm 0.4}{153-202}$	$\frac{65.6 \pm 0.8}{37-92}$
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	50	2+	$\frac{102.3 \pm 0.5}{90-150}$	$\frac{12.7 \pm 0.8}{9-20}$	50	2+	$\frac{107.5 \pm 0.4}{93-153}$	$\frac{14.6 \pm 0.9}{10-21}$
<i>Salvelinus malma</i>	50	3+	$\frac{147.7 \pm 0.8}{135-188}$	$\frac{34.8 \pm 1.1}{21.3-50.8}$	50	3+	$\frac{151.2 \pm 0.7}{138-185}$	$\frac{31.3 \pm 0.8}{22.6-48.7}$

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

менения при смолтификации оказались сходными у молоди лососёвых, принадлежащих к разным видам и родам.

По соотношению длина–масса тела без внутренних уделная масса тела смолтов всех изученных видов выше, чем у пестряток (рис. 2). Это подтверждает, что у поздних смолтов, которые уже скатились в солоноватые воды, формирование вальковатой или почти округлой в сечении формы тела происходит за счёт нарастания мышечной массы.

Анализ относительной длины тел позвонков показал, что между смолтами и пестрятками изученных видов отсутствуют различия по длине передних и задних тел позвонков туловищного отдела, но наблюдаются резко выраженные различия в пропорциях тел позвонков хвостового отдела позвоночника. Эти различия у разных видов затрагивают разные группы позвонков хвостового отдела (табл. 4). Между пестрятками и смолтами атлантического лосося установлены достоверные различия по относительной длине всех тел хвостовых позвонков, имеющих гемальные дуги. Между пестрятками и смолтами кумжи и микижи достоверные различия выявлены по относительной длине тел позвонков передней части хвостового отдела позвоночника: у смолтов кумжи увеличена длина тел только первых 9–10, а у смолтов микижи – на более длинном участке – 14–15 тел первых хвостовых позвонков. У смолтов кижуча происходит увеличение относительной длины тел последних 9–11 хвостовых позвонков перед уростилярными, а у смолтов мальмы – в средней части хвостового отдела. Из рассмотренных пяти видов лососёвых рыб наименьшее число позвонков, затронутых изменениями в процессе смол-

тификации, характерно для кумжи (не более 10), наибольшее – для атлантического лосося (23–25 позвонков); другие виды занимают промежуточное положение.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Смолтификация у лососёвых рыб рассматривается как сложный, многофакторный интегральный процесс, в течение которого происходят скоординированные биохимические, физиологические и морфологические перестройки организма рыбы, направленные на выработку преадаптации к обитанию в качественно иной среде – пелагиали моря (Hoar, 1976, 1988; Farmer et al., 1978; Folmar, Dickhoff, 1980; Казаков, 1982; Черницкий, 1994; Thorpe, 1994; Атлантический лосось, 1998). По глубине морфофизиологических преобразований, происходящих в организме, смолтификация лососёвых может рассматриваться как вариант глубокого метаморфоза, сопоставимого с таковым при формировании дефинитивной формы тела у камбаловых рыб (*Pleuronectiformes*) или даже земноводных (*Amphibia*) (Barrington, 1961; Dickhoff et al., 1990; Paris, Laudet, 2008; Björnsson et al., 2012). В частности, существенное изменение формы тела молоди лососёвых рыб при смолтификации рассматривается как результат масштабного дифференцированного роста разных участков тела, в том числе и под влиянием разной экспрессии генов (Fjellidal et al., 2005; Seear et al., 2010).

Изменения внешней морфологии при смолтификации, выявленные нами у атлантического лосося, кумжи, микижи, кижуча и мальмы, в целом сходны с описанными для этих видов другими авто-

Таблица 2. Меристические признаки пестрятки и смолтов исследованных видов Salmonidae

Вид	Группа	Признак		
		<i>vert.</i>	<i>vert.c.</i>	<i>ll</i>
<i>Salmo salar</i>	Пестрятки	$59.4 \pm 0.23$ 58–61	$23.15 \pm 0.17$ 21–25	$125.7 \pm 1.11$ 114–130
	Смолты	$59.5 \pm 0.27$ 58–61	$23.18 \pm 0.18$ 21–25	$126.3 \pm 1.08$ 115–128
<i>S. trutta</i>	Пестрятки	$59.6 \pm 0.21$ 58–61	$22.36 \pm 0.18$ 20–24	$116.9 \pm 0.97$ 104–127
	Смолты	$59.7 \pm 0.20$ 58–61	$22.53 \pm 0.19$ 20–24	$115.6 \pm 1.08$ 105–126
<i>Parasalmo mykiss</i>	Пестрятки	$63.21 \pm 0.22$ 60–65	$22.33 \pm 0.16$ 21–25	$127.05 \pm 0.80$ 121–130
	Смолты	$63.25 \pm 0.24$ 60–65	$22.39 \pm 0.18$ 21–25	$127.71 \pm 0.86$ 124–132
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Пестрятки	$67.45 \pm 0.26$ 64–69	$23.64 \pm 0.26$ 21–25	$134.93 \pm 1.01$ 129–143
	Смолты	$67.46 \pm 0.28$ 64–69	$23.27 \pm 0.24$ 21–25	$135.01 \pm 1.10$ 130–143
<i>Salvelinus malma</i>	Пестрятки	$65.21 \pm 0.29$ 61–71	$24.43 \pm 0.21$ 22–26	$131.84 \pm 1.22$ 123–158
	Смолты	$65.19 \pm 0.30$ 62–70	$24.52 \pm 0.22$ 22–26	$131.28 \pm 1.28$ 122–155

Примечание. *vert.* – общее число позвонков, *vert.c.* – число позвонков в хвостовом отделе, *ll* – число прободённых чешуй в боковой линии.

рами. Изменение положения плавников, уменьшение высоты тела и хвостового стебля и увеличение хвостового отдела тела отмечены у молоди атлантического лосося (Вернидуб, 1977; Казаков, 1982; Fjellidal et al., 2005), кумжи (Черницкий, 1993, 1994), микижи (Veeman et al., 1995), кижуча (Winans, Nishioka, 1987). Описание преобразований пропорций тела северной мальмы в связи со смолтификацией в литературе мы не нашли, но выявленные изменения сходны с таковыми у близкого вида – проходного арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Damsgard, 1991). Таким образом, полученные нами результаты и данные литературы убедительно показывают универсальные для лососёвых видов рыб параллельные адаптации, направленные на формирование гидродинамически оптимальной формы тела, приспособленной для активного образа жизни в толще воды и миграций.

В процессе покатной миграции смолтов в пресной воде и в момент перехода в солёную воду происходит перестройка пищеварительной си-

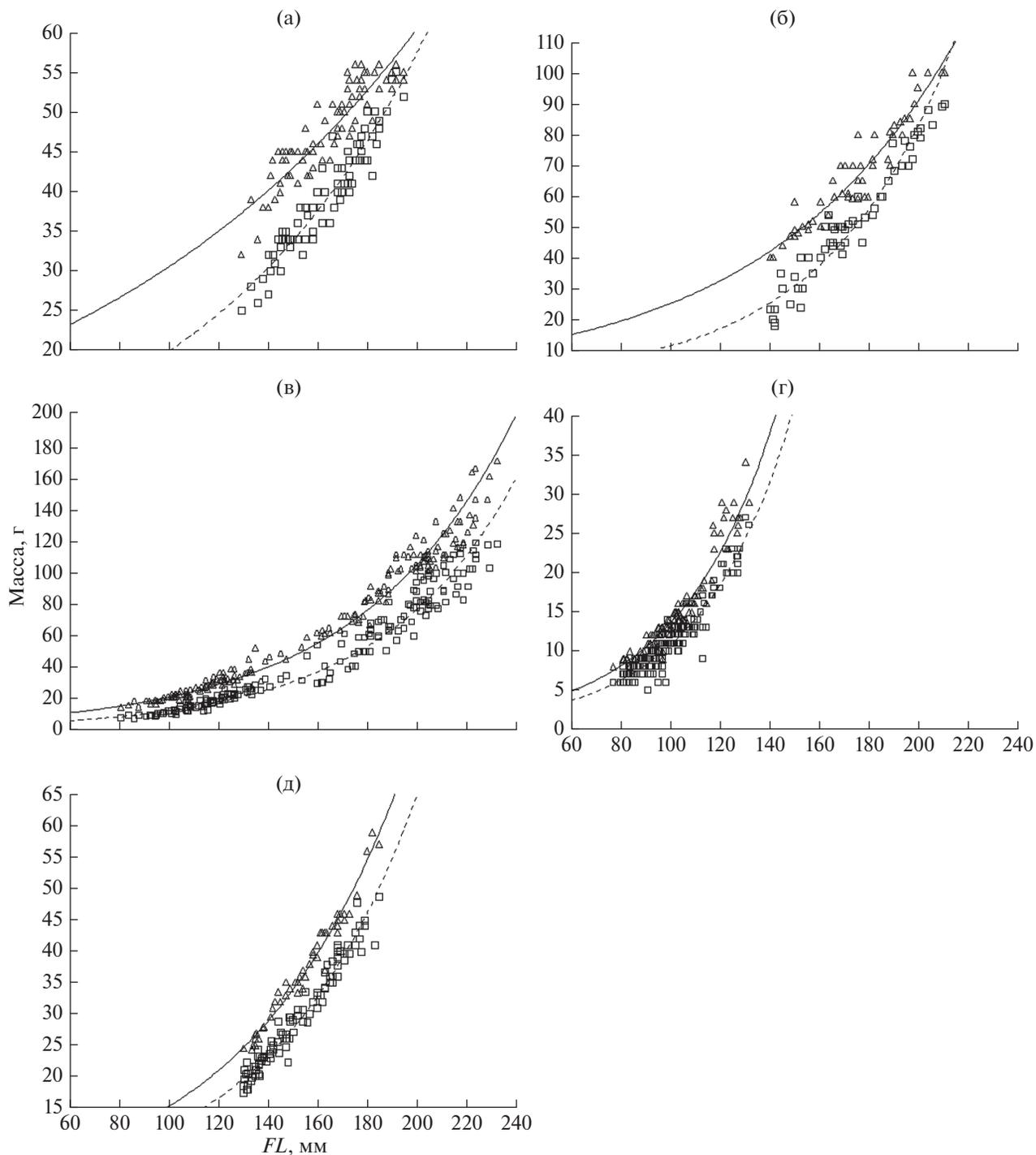
стемы и вынужденное голодание молоди, что приводит к снижению удельной массы тела, причём наименьших значений она достигает непосредственно перед переходом в солёную воду (Mahnken, 1973; Баранникова и др., 1976; Clarke, Nagahama, 1977; Hoar, 1988; Soivio et al., 1988; Virtanen et al., 1988). Однако после выхода из рек в соловатых водах и в морской среде происходит активизация потребления пищи – у смолтов всех изученных нами видов удельная масса тела всегда выше, чем у пестрятки (рис. 2), что свидетельствует о так называемом скачке, или рывке роста (Fjellidal et al., 2007). Это соответствует результатам изучения приростов длины и массы тела смолтов стальноголового лосося (микижи) из рек Орегона, которые показали, что после ската удельная масса смолтов резко увеличивается в течение короткого времени (~1 недели), особенно это характерно для крупных смолтов *FL* 140–209 мм (Fessler, 1969).

Обсуждая габитуальные изменения рыб при смолтификации, разные авторы уделяют особое

Таблица 3. Морфометрические признаки и индексы пестряток и смолтов исследованных видов Salmonidae

Вид	Группа	Признак, % FL											Индекс	
		aD	pD	aV	aA	H	h	lpc	F	f	H/F	h/f		
<i>Salmo salar</i>	П	42.4 ± 0.14	41.8 ± 0.19	49.4 ± 0.14	68.3 ± 0.18	20.7 ± 0.23	7.8 ± 0.10	19.5 ± 0.12	15.1 ± 0.22	5.9 ± 0.10	1.45 ± 0.08	1.33 ± 0.07		
		39.2–45.7	38.3–43.4	47.5–51.8	66.7–72.3	19.7–22.8	7.1–8.6	17.5–21.8	13.5–17.4	5.1–7.2	1.38–1.51	1.21–1.55		
	С	40.5 ± 0.26	45.1 ± 0.18	47.6 ± 0.18	66.8 ± 0.27	18.6 ± 0.21	6.7 ± 0.11	22.2 ± 0.19	18.5 ± 0.23	6.7 ± 0.11	1.01 ± 0.05	1.00 ± 0.08		
<i>S. trutta</i>	П	37.1–42.0	42.2–47.6	45.2–49.6	64.7–70.1	17.2–20.4	6.1–7.4	20.4–24.7	17.2–19.7	6.1–7.3	0.99–1.04	0.98–1.01		
		6.43***	12.6***	7.89***	4.62***	6.74***	7.39***	12.01***	10.68***	5.38***	X	X		
	С	43.2 ± 0.25	40.4 ± 0.21	49.9 ± 0.26	68.8 ± 0.31	21.9 ± 0.25	8.5 ± 0.11	17.7 ± 0.16	12.3 ± 0.11	4.5 ± 0.12	1.82 ± 0.04	1.87 ± 0.11		
<i>Parasalmo mykiss</i>	П	41.1–46.4	39.4–43.7	46.4–51.5	67.1–71.3	19.8–24.0	7.5–10.3	16.2–19.1	10.6–14.8	4.1–5.6	1.66–1.93	1.72–1.92		
		41.8 ± 0.24	42.1 ± 0.19	47.7 ± 0.21	67.2 ± 0.25	19.4 ± 0.26	7.9 ± 0.10	19.3 ± 0.15	18.8 ± 0.15	6.4 ± 0.13	1.05 ± 0.03	1.23 ± 0.10		
	С	40.2–44.5	40.8–44.6	45.3–50.7	66.4–70.2	18.4–20.8	7.2–8.9	18.6–21.7	16.8–19.9	5.9–8.0	1.03–1.07	1.20–1.28		
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	П	4.04***	6.00***	6.58***	4.02***	6.93***	4.04***	7.29***	X	X	X	X		
		45.4 ± 0.20	38.8 ± 0.23	50.3 ± 0.23	68.5 ± 0.24	21.7 ± 0.28	8.2 ± 0.10	17.8 ± 0.15	13.6 ± 0.20	5.5 ± 0.13	1.58 ± 0.10	1.48 ± 0.09		
	С	42.8–48.1	33.8–43.8	46.7–53.1	63.7–70.9	18.5–25.4	7.2–9.1	16.1–19.4	12.3–15.8	4.9–6.7	1.49–1.70	1.42–1.55		
<i>Salvelinus malma</i>	П	44.1 ± 0.18	40.6 ± 0.14	49.1 ± 0.16	67.4 ± 0.19	18.7 ± 0.19	7.6 ± 0.10	19.6 ± 0.13	17.9 ± 0.19	7.1 ± 0.11	1.04 ± 0.11	1.08 ± 0.09		
		42.0–46.4	38.0–41.7	46.6–51.4	66.1–71.4	17.2–20.6	6.9–8.6	18.6–21.8	16.8–19.7	6.3–8.0	1.02–1.07	1.03–1.11		
	С	4.83***	6.68***	4.28***	3.59***	8.86***	4.24***	9.07***	X	9.39***	X	X		
<i>Salvelinus malma</i>	П	45.6 ± 0.27	38.7 ± 0.24	48.0 ± 0.19	64.2 ± 0.21	21.4 ± 0.16	8.2 ± 0.08	17.4 ± 0.17	13.7 ± 0.12	4.8 ± 0.08	1.69 ± 0.07	1.71 ± 0.08		
		41.2–48.1	35.4–41.8	45.3–50.6	61.5–67.1	19.5–23.8	7.1–9.6	14.9–19.3	11.6–13.5	4.0–5.7	1.56–1.84	1.62–1.88		
	С	44.4 ± 0.22	41.0 ± 0.25	46.8 ± 0.17	63.3 ± 0.20	19.0 ± 0.14	7.8 ± 0.09	18.7 ± 0.18	17.8 ± 0.15	7.2 ± 0.09	1.07 ± 0.07	1.08 ± 0.06		
<i>Salvelinus malma</i>	П	40.5–46.1	37.9–43.8	44.8–48.9	60.0–65.9	17.3–20.6	6.8–8.9	16.4–20.1	15.7–19.1	6.8–8.5	1.04–1.12	1.05–1.13		
		3.44***	6.64***	4.71***	3.10**	11.28***	3.32**	5.25***	X	X	X	X		
	С	42.6 ± 0.28	39.9 ± 0.22	48.0 ± 0.24	67.8 ± 0.24	21.5 ± 0.21	8.8 ± 0.18	17.8 ± 0.20	16.5 ± 0.13	5.8 ± 0.10	1.30 ± 0.08	1.52 ± 0.05		
<i>Salvelinus malma</i>	П	40.1–45.4	38.2–42.4	46.8–49.8	65.6–69.7	19.8–24.5	8.1–9.4	16.7–19.0	14.8–17.7	5.0–7.1	1.25–1.37	1.48–1.51		
		40.8 ± 0.23	43.5 ± 0.26	46.5 ± 0.27	66.1 ± 0.26	17.3 ± 0.19	7.4 ± 0.11	20.5 ± 0.23	17.2 ± 0.15	7.2 ± 0.11	1.00 ± 0.06	1.02 ± 0.04		
	С	39.7–43.1	42.0–44.8	44.1–48.7	64.3–67.7	15.7–18.7	7.2–8.6	18.7–21.5	16.2–17.9	6.7–7.4	0.96–1.02	1.00–1.04		
<i>Salvelinus malma</i>	П	4.96***	10.6***	4.15***	4.80***	X	6.64***	8.85***	3.53***	9.41***	X	X		
		4.96***	10.6***	4.15***	4.80***	X	6.64***	8.85***	3.53***	9.41***	X	X		

Примечание. FL – длина по Смитту; aD, pD, aV, aA – антедорсальное, постдорсальное, антеанальное и антеанальное расстояние; lpc – длина хвостового стебля; H – наибольшая высота тела, h – высота хвостового стебля, F – наибольшая ширина тела на уровне вертикали, проходящей перед началом основания спинного плавника; f – ширина хвостового стебля на уровне вертикали, по которой измеряется наименьшая его высота; t<sub>st</sub> – критерий Стьюдента, различия между пестрятками (П) и смолтами (С) достоверны при p: \*\* < 0.01, \*\*\* < 0.001; X – наблюдается хиатус в распределении наблюдаемых значений, t<sub>st</sub> ≤ 0.001.



**Рис. 2.** Зависимость массы тела без внутренностей от длины ( $FL$ ) у пестряток ( $\square$ ) и смолтов ( $\triangle$ ): а – атлантического лосося *Salmo salar* (пестрятки 115 экз., смолты 163 экз.), б – кумжи *S. trutta* (98 и 172 экз.), в – микижи *Parasalmo mykiss* (177 и 224 экз.), г – кижуча *Oncorhynchus kisutch* (131 и 208 экз.), д – северной мальмы *Salvelinus malma* (75 и 100 экз.).

внимание увеличению относительной длины хвостового стебля у смолтов. Считается, что вытягивание хвостового отдела тела является важным показателем готовности к переходу от маневрирования в турбулентных потоках в пресноводных биотопах к продолжительному крейсерскому

движению в пелагиали моря (Lundqvist, Eriksson, 1985; Taylor, McPhail, 1985a, 1985b, Noar, 1988). Наши данные показывают, что формирование удлинённого хвостового стебля у смолтов по сравнению с пресноводными пестрятками – универсальное явление, характерное для разных ви-

Таблица 4. Относительная длина позвонков пестряток и смолтгов исследованных видов Salmonidae, % длины позвоночного столба

Позвонок	<i>Salmo salar</i>		<i>S. trutta</i>		<i>Parasalmo mykiss</i>		<i>Oncorhynchus kisutch</i>		<i>Salvelinus malma</i>	
	Пестрятки	Смолтгы	Пестрятки	Смолтгы	Пестрятки	Смолтгы	Пестрятки	Смолтгы	Пестрятки	Смолтгы
С1/1	$1.401 \pm 0.006$	$1.400 \pm 0.008$	$1.413 \pm 0.006$	$1.414 \pm 0.008$	$1.392 \pm 0.007$	$1.396 \pm 0.008$	$1.288 \pm 0.006$	$1.291 \pm 0.007$	$1.315 \pm 0.007$	$1.317 \pm 0.009$
	$1.38-1.42$	$1.38-1.42$	$1.39-1.42$	$1.39-1.42$	$1.37-1.41$	$1.37-1.41$	$1.26-1.31$	$1.27-1.31$	$1.29-1.33$	$1.29-1.33$
С1/2	$1.415 \pm 0.006$	$1.417 \pm 0.008$	$1.421 \pm 0.008$	$1.422 \pm 0.009$	$1.405 \pm 0.009$	$1.406 \pm 0.009$	$1.306 \pm 0.008$	$1.308 \pm 0.009$	$1.322 \pm 0.009$	$1.323 \pm 0.010$
	$1.39-1.43$	$1.39-1.44$	$1.40-1.50$	$1.40-1.51$	$1.39-1.42$	$1.37-1.41$	$1.28-1.32$	$1.28-1.32$	$1.31-1.35$	$1.30-1.35$
С1/3	$1.427 \pm 0.007$	$1.427 \pm 0.008$	$1.443 \pm 0.007$	$1.447 \pm 0.008$	$1.411 \pm 0.009$	$1.411 \pm 0.009$	$1.315 \pm 0.009$	$1.317 \pm 0.010$	$1.347 \pm 0.009$	$1.350 \pm 0.010$
	$1.41-1.44$	$1.39-1.47$	$1.41-1.52$	$1.41-1.52$	$1.39-1.43$	$1.39-1.43$	$1.28-1.33$	$1.29-1.33$	$1.32-1.36$	$1.33-1.38$
С1/4	$1.431 \pm 0.008$	$1.433 \pm 0.009$	$1.482 \pm 0.009$	$1.480 \pm 0.008$	$1.412 \pm 0.010$	$1.411 \pm 0.010$	$1.326 \pm 0.009$	$1.325 \pm 0.010$	$1.355 \pm 0.010$	$1.356 \pm 0.011$
	$1.41-1.48$	$1.41-1.50$	$1.47-1.52$	$1.46-1.53$	$1.39-1.43$	$1.39-1.42$	$1.30-1.34$	$1.31-1.34$	$1.33-1.37$	$1.33-1.38$
С1/5	$1.456 \pm 0.007$	$1.452 \pm 0.009$	$1.483 \pm 0.009$	$1.482 \pm 0.009$	$1.413 \pm 0.010$	$1.414 \pm 0.010$	$1.326 \pm 0.010$	$1.327 \pm 0.010$	$1.357 \pm 0.010$	$1.360 \pm 0.011$
	$1.43-1.50$	$1.42-1.51$	$1.47-1.53$	$1.46-1.53$	$1.39-1.43$	$1.39-1.43$	$1.30-1.35$	$1.31-1.35$	$1.33-1.38$	$1.34-1.39$
С1/6	$1.464 \pm 0.008$	$1.466 \pm 0.009$	$1.488 \pm 0.009$	$1.485 \pm 0.010$	$1.414 \pm 0.009$	$1.413 \pm 0.011$	$1.327 \pm 0.010$	$1.327 \pm 0.011$	$1.358 \pm 0.010$	$1.360 \pm 0.012$
	$1.44-1.51$	$1.43-1.51$	$1.47-1.53$	$1.46-1.53$	$1.39-1.43$	$1.39-1.43$	$1.31-1.35$	$1.31-1.35$	$1.33-1.38$	$1.34-1.39$
С1/7	$1.464 \pm 0.008$	$1.465 \pm 0.009$	$1.484 \pm 0.008$	$1.482 \pm 0.011$	$1.413 \pm 0.010$	$1.414 \pm 0.011$	$1.328 \pm 0.010$	$1.328 \pm 0.011$	$1.359 \pm 0.010$	$1.360 \pm 0.012$
	$1.44-1.52$	$1.43-1.52$	$1.47-1.54$	$1.46-1.52$	$1.38-1.43$	$1.39-1.43$	$1.30-1.35$	$1.31-1.36$	$1.33-1.38$	$1.34-1.38$
С1/8	$1.465 \pm 0.008$	$1.466 \pm 0.010$	$1.487 \pm 0.010$	$1.479 \pm 0.009$	$1.415 \pm 0.010$	$1.413 \pm 0.011$	$1.326 \pm 0.010$	$1.328 \pm 0.011$	$1.358 \pm 0.010$	$1.359 \pm 0.012$
	$1.43-1.51$	$1.43-1.52$	$1.46-1.53$	$1.46-1.53$	$1.39-1.43$	$1.38-1.43$	$1.30-1.35$	$1.31-1.35$	$1.33-1.38$	$1.34-1.38$
С1/9	$1.472 \pm 0.008$	$1.477 \pm 0.008$	$1.485 \pm 0.010$	$1.486 \pm 0.010$	$1.413 \pm 0.009$	$1.413 \pm 0.012$	$1.327 \pm 0.011$	$1.329 \pm 0.011$	$1.359 \pm 0.011$	$1.360 \pm 0.012$
	$1.45-1.52$	$1.45-1.52$	$1.47-1.54$	$1.47-1.53$	$1.39-1.44$	$1.38-1.43$	$1.29-1.35$	$1.30-1.35$	$1.33-1.39$	$1.33-1.38$
С1/10	$1.475 \pm 0.009$	$1.477 \pm 0.008$	$1.482 \pm 0.010$	$1.488 \pm 0.011$	$1.414 \pm 0.009$	$1.413 \pm 0.011$	$1.328 \pm 0.011$	$1.328 \pm 0.011$	$1.358 \pm 0.011$	$1.360 \pm 0.012$
	$1.45-1.52$	$1.45-1.53$	$1.47-1.54$	$1.46-1.54$	$1.39-1.43$	$1.39-1.43$	$1.30-1.35$	$1.30-1.35$	$1.33-1.38$	$1.32-1.38$

Позвонки передней части позвоночного столба

Таблица 4. Продолжение

Позвонок	<i>Salmo salar</i>		<i>S. trutta</i>		<i>Parasalmo mykiss</i>		<i>Oncorhynchus kisutch</i>		<i>Salvelinus malma</i>	
	Пестряжки	Смолты								
	Задние туловищные									
<i>PC10</i>	$\frac{1.772 \pm 0.010}{1.75-1.80}$	$\frac{1.780 \pm 0.010}{1.76-1.80}$	$\frac{1.765 \pm 0.010}{1.75-1.78}$	$\frac{1.770 \pm 0.011}{1.75-1.79}$	$\frac{1.526 \pm 0.010}{1.49-1.55}$	$\frac{1.527 \pm 0.011}{1.50-1.55}$	$\frac{1.528 \pm 0.011}{1.50-1.55}$	$\frac{1.529 \pm 0.012}{1.51-1.55}$	$\frac{1.501 \pm 0.011}{1.48-1.52}$	$\frac{1.499 \pm 0.012}{1.47-1.51}$
<i>PC9</i>	$\frac{1.776 \pm 0.011}{1.75-1.80}$	$\frac{1.781 \pm 0.010}{1.76-1.81}$	$\frac{1.772 \pm 0.010}{1.75-1.78}$	$\frac{1.772 \pm 0.011}{1.76-1.79}$	$\frac{1.527 \pm 0.010}{1.50-1.55}$	$\frac{1.527 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.529 \pm 0.011}{1.50-1.55}$	$\frac{1.531 \pm 0.012}{1.51-1.55}$	$\frac{1.488 \pm 0.0110}{1.46-1.5}$	$\frac{1.487 \pm 0.011}{1.46-1.50}$
<i>PC8</i>	$\frac{1.777 \pm 0.010}{1.75-1.81}$	$\frac{1.781 \pm 0.011}{1.77-1.82}$	$\frac{1.778 \pm 0.011}{1.75-1.80}$	$\frac{1.780 \pm 0.012}{1.76-1.80}$	$\frac{1.525 \pm 0.011}{1.50-1.56}$	$\frac{1.526 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.525 \pm 0.011}{1.50-1.56}$	$\frac{1.527 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.475 \pm 0.012}{1.45-1.50}$	$\frac{1.476 \pm 0.011}{1.45-1.49}$
<i>PC7</i>	$\frac{1.779 \pm 0.011}{1.76-1.81}$	$\frac{1.781 \pm 0.012}{1.77-1.82}$	$\frac{1.804 \pm 0.011}{1.78-1.81}$	$\frac{1.800 \pm 0.012}{1.78-1.82}$	$\frac{1.523 \pm 0.011}{1.50-1.55}$	$\frac{1.522 \pm 0.012}{1.50-1.56}$	$\frac{1.523 \pm 0.011}{1.50-1.55}$	$\frac{1.526 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.469 \pm 0.011}{1.44-1.50}$	$\frac{1.470 \pm 0.012}{1.45-1.50}$
<i>PC6</i>	$\frac{1.779 \pm 0.012}{1.76-1.82}$	$\frac{1.782 \pm 0.012}{1.76-1.82}$	$\frac{1.811 \pm 0.012}{1.80-1.83}$	$\frac{1.808 \pm 0.011}{1.79-1.82}$	$\frac{1.521 \pm 0.011}{1.50-1.55}$	$\frac{1.522 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.522 \pm 0.011}{1.50-1.54}$	$\frac{1.524 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.463 \pm 0.011}{1.44-1.50}$	$\frac{1.462 \pm 0.012}{1.44-1.49}$
<i>PC5</i>	$\frac{1.805 \pm 0.010}{1.78-1.83}$	$\frac{1.808 \pm 0.011}{1.78-1.83}$	$\frac{1.823 \pm 0.012}{1.81-1.84}$	$\frac{1.818 \pm 0.012}{1.81-1.84}$	$\frac{1.520 \pm 0.011}{1.50-1.53}$	$\frac{1.522 \pm 0.012}{1.50-1.54}$	$\frac{1.523 \pm 0.011}{1.50-1.54}$	$\frac{1.524 \pm 0.012}{1.50-1.53}$	$\frac{1.462 \pm 0.011}{1.44-1.49}$	$\frac{1.462 \pm 0.012}{1.44-1.49}$
<i>PC4</i>	$\frac{1.812 \pm 0.011}{1.78-1.83}$	$\frac{1.811 \pm 0.011}{1.78-1.83}$	$\frac{1.856 \pm 0.011}{1.84-1.87}$	$\frac{1.858 \pm 0.010}{1.84-1.87}$	$\frac{1.517 \pm 0.012}{1.49-1.53}$	$\frac{1.520 \pm 0.012}{1.50-1.54}$	$\frac{1.521 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.523 \pm 0.012}{1.50-1.55}$	$\frac{1.462 \pm 0.011}{1.44-1.50}$	$\frac{1.462 \pm 0.011}{1.44-1.50}$
<i>PC3</i>	$\frac{1.814 \pm 0.011}{1.78-1.83}$	$\frac{1.813 \pm 0.010}{1.79-1.84}$	$\frac{1.875 \pm 0.012}{1.86-1.88}$	$\frac{1.880 \pm 0.011}{1.85-1.90}$	$\frac{1.518 \pm 0.012}{1.49-1.53}$	$\frac{1.519 \pm 0.012}{1.50-1.53}$	$\frac{1.520 \pm 0.010}{1.50-1.55}$	$\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.55}$	$\frac{1.460 \pm 0.012}{1.44-1.50}$	$\frac{1.461 \pm 0.012}{1.44-1.49}$
<i>PC2</i>	$\frac{1.821 \pm 0.012}{1.79-1.85}$	$\frac{1.819 \pm 0.012}{1.78-1.85}$	$\frac{1.878 \pm 0.011}{1.86-1.89}$	$\frac{1.882 \pm 0.012}{1.87-1.91}$	$\frac{1.516 \pm 0.012}{1.49-1.53}$	$\frac{1.518 \pm 0.013}{1.49-1.53}$	$\frac{1.519 \pm 0.011}{1.49-1.53}$	$\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.54}$	$\frac{1.458 \pm 0.011}{1.43-1.50}$	$\frac{1.460 \pm 0.012}{1.44-1.50}$
<i>PC1</i>	$\frac{1.833 \pm 0.012}{1.80-1.86}$	$\frac{1.828 \pm 0.011}{1.80-1.86}$	$\frac{1.877 \pm 0.012}{1.86-1.90}$	$\frac{1.900 \pm 0.011}{1.87-1.93}$	$\frac{1.516 \pm 0.012}{1.49-1.53}$	$\frac{1.518 \pm 0.012}{1.48-1.53}$	$\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.53}$	$\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.54}$	$\frac{1.458 \pm 0.012}{1.43-1.49}$	$\frac{1.457 \pm 0.012}{1.43-1.50}$

Таблица 4. Продолжение

Позвонок	<i>Salmo salar</i>		<i>S. trutta</i>		<i>Parasalmo mykiss</i>		<i>Oncorhynchus kisutch</i>		<i>Salvelinus malma</i>	
	Пестряжки	Смолты								
Передние хвостовые										
<i>FC1</i>	$1.873 \pm 0.012$ $1.84-1.91$	$1.955 \pm 0.011$ $1.93-1.98$	$1.883 \pm 0.012$ $1.87-1.91$	$1.960 \pm 0.012$ $1.93-2.00$	$1.514 \pm 0.012$ $1.49-1.53$	$1.548 \pm 0.012$ $1.52-1.57$	$1.412 \pm 0.012$ $1.39-1.43$	$1.413 \pm 0.011$ $1.39-1.43$	$1.441 \pm 0.012$ $1.42-1.47$	$1.471 \pm 0.012$ $1.45-1.50$
<i>FC2</i>	$1.879 \pm 0.012$ $1.85-1.92$	$1.960 \pm 0.011$ $1.93-1.99$	$1.884 \pm 0.011$ $1.87-1.92$	$1.962 \pm 0.010$ $1.93-1.99$	$1.515 \pm 0.012$ $1.49-1.53$	$1.548 \pm 0.011$ $1.52-1.57$	$1.410 \pm 0.011$ $1.39-1.4$	$1.411 \pm 0.012$ $1.39-1.42$	$1.440 \pm 0.012$ $1.42-1.46$	$1.470 \pm 0.012$ $1.45-1.50$
<i>FC3</i>	$1.880 \pm 0.011$ $1.85-1.93$	$1.958 \pm 0.012$ $1.93-1.99$	$1.885 \pm 0.010$ $1.87-1.93$	$1.961 \pm 0.011$ $1.93-2.00$	$1.513 \pm 0.012$ $1.49-1.53$	$1.549 \pm 0.012$ $1.53-1.58$	$1.398 \pm 0.012$ $1.37-1.42$	$1.400 \pm 0.011$ $1.38-1.41$	$1.438 \pm 0.012$ $1.41-1.46$	$1.469 \pm 0.011$ $1.45-1.50$
<i>FC4</i>	$1.880 \pm 0.011$ $1.85-1.93$	$1.961 \pm 0.011$ $1.94-2.00$	$1.883 \pm 0.010$ $1.87-1.93$	$1.963 \pm 0.012$ $1.94-2.01$	$1.515 \pm 0.013$ $1.49-1.53$	$1.551 \pm 0.012$ $1.53-1.59$	$1.391 \pm 0.011$ $1.37-1.42$	$1.393 \pm 0.012$ $1.38-1.42$	$1.438 \pm 0.012$ $1.41-1.45$	$1.470 \pm 0.012$ $1.45-1.50$
<i>FC5</i>	$1.882 \pm 0.011$ $1.86-1.94$	$1.960 \pm 0.012$ $1.94-2.00$	$1.887 \pm 0.011$ $1.87-1.94$	$1.963 \pm 0.012$ $1.94-2.00$	$1.513 \pm 0.013$ $1.49-1.53$	$1.549 \pm 0.011$ $1.53-1.58$	$1.388 \pm 0.012$ $1.37-1.41$	$1.388 \pm 0.012$ $1.37-1.41$	$1.437 \pm 0.011$ $1.41-1.46$	$1.468 \pm 0.012$ $1.45-1.50$
<i>FC6</i>	$1.881 \pm 0.012$ $1.86-1.94$	$1.960 \pm 0.011$ $1.94-2.00$	$1.886 \pm 0.010$ $1.87-1.94$	$1.964 \pm 0.011$ $1.95-2.01$	$1.514 \pm 0.011$ $1.48-1.53$	$1.548 \pm 0.011$ $1.53-1.58$	$1.384 \pm 0.012$ $1.36-1.40$	$1.385 \pm 0.011$ $1.37-1.41$	$1.437 \pm 0.011$ $1.41-1.45$	$1.469 \pm 0.011$ $1.45-1.50$
<i>FC7</i>	$1.882 \pm 0.011$ $1.86-1.93$	$1.960 \pm 0.011$ $1.94-1.99$	$1.887 \pm 0.011$ $1.87-1.94$	$1.962 \pm 0.012$ $1.94-1.99$	$1.512 \pm 0.010$ $1.48-1.53$	$1.547 \pm 0.012$ $1.52-1.58$	$1.380 \pm 0.012$ $1.36-1.40$	$1.381 \pm 0.011$ $1.36-1.40$	$1.435 \pm 0.010$ $1.41-1.45$	$1.468 \pm 0.012$ $1.45-1.50$
<i>FC8</i>	$1.883 \pm 0.011$ $1.86-1.94$	$1.960 \pm 0.011$ $1.94-2.00$	$1.888 \pm 0.011$ $1.87-1.93$	$1.954 \pm 0.010$ $1.93-1.98$	$1.512 \pm 0.012$ $1.48-1.52$	$1.546 \pm 0.012$ $1.52-1.58$	$1.380 \pm 0.011$ $1.36-1.40$	$1.380 \pm 0.012$ $1.36-1.40$	$1.434 \pm 0.011$ $1.41-1.45$	$1.467 \pm 0.013$ $1.45-1.50$
<i>FC9</i>	$1.882 \pm 0.010$ $1.86-1.94$	$1.961 \pm 0.012$ $1.94-2.01$	$1.886 \pm 0.010$ $1.87-1.92$	$1.931 \pm 0.010$ $1.91-1.98$	$1.511 \pm 0.012$ $1.48-1.52$	$1.544 \pm 0.010$ $1.52-1.58$	$1.381 \pm 0.011$ $1.36-1.40$	$1.381 \pm 0.012$ $1.36-1.40$	$1.433 \pm 0.011$ $1.41-1.45$	$1.466 \pm 0.012$ $1.45-1.50$
<i>FC10</i>	$1.882 \pm 0.010$ $1.85-1.94$	$1.959 \pm 0.011$ $1.94-2.00$	$1.886 \pm 0.010$ $1.87-1.90$	$1.914 \pm 0.011$ $1.89-1.94$	$1.510 \pm 0.011$ $1.48-1.52$	$1.544 \pm 0.012$ $1.52-1.58$	$1.379 \pm 0.011$ $1.36-1.39$	$1.380 \pm 0.012$ $1.36-1.40$	$1.432 \pm 0.011$ $1.40-1.45$	$1.465 \pm 0.011$ $1.45-1.50$
Хвостовые с остистыми отростками										
<i>FC11</i>	$1.880 \pm 0.010$ $1.86-1.93$	$1.958 \pm 0.012$ $1.93-1.99$	$1.885 \pm 0.009$ $1.87-1.90$	$1.905 \pm 0.010$ $1.88-1.93$	$1.509 \pm 0.010$ $1.48-1.52$	$1.542 \pm 0.011$ $1.52-1.57$	$1.378 \pm 0.009$ $1.35-1.39$	$1.391 \pm 0.010$ $1.37-1.41$	$1.431 \pm 0.011$ $1.41-1.45$	$1.463 \pm 0.011$ $1.44-1.49$

Таблица 4. Окончание

Позвонок	<i>Salmo salar</i>		<i>S. trutta</i>		<i>Parasalmo mykiss</i>		<i>Oncorhynchus kisutch</i>		<i>Salvelinus malma</i>	
	Пестряжки	Смолты								
<i>FC12</i>	<u>1.878 ± 0.010</u> 1.85–1.93	<u>1.958 ± 0.012</u> 1.93–1.98	<u>1.880 ± 0.009</u> 1.86–1.90	<u>1.888 ± 0.009</u> 1.87–1.91	<u>1.506 ± 0.010</u> 1.48–1.52	<u>1.540 ± 0.012</u> 1.52–1.56	<u>1.379 ± 0.008</u> 1.35–1.39	<u>1.410 ± 0.010</u> 1.39–1.43	<u>1.429 ± 0.011</u> 1.41–1.45	<u>1.462 ± 0.011</u> 1.44–1.50
<i>FC13</i>	<u>1.878 ± 0.011</u> 1.85–1.92	<u>1.958 ± 0.011</u> 1.93–1.98	<u>1.878 ± 0.009</u> 1.86–1.91	<u>1.880 ± 0.009</u> 1.87–1.90	<u>1.504 ± 0.010</u> 1.48–1.52	<u>1.537 ± 0.012</u> 1.51–1.56	<u>1.377 ± 0.009</u> 1.35–1.40	<u>1.422 ± 0.011</u> 1.40–1.44	<u>1.425 ± 0.012</u> 1.40–1.44	<u>1.460 ± 0.011</u> 1.44–1.49
<i>FC14</i>	<u>1.877 ± 0.011</u> 1.84–1.92	<u>1.957 ± 0.011</u> 1.92–1.98	<u>1.880 ± 0.008</u> 1.86–1.90	<u>1.881 ± 0.009</u> 1.86–1.90	<u>1.502 ± 0.010</u> 1.48–1.51	<u>1.532 ± 0.011</u> 1.51–1.56	<u>1.377 ± 0.008</u> 1.35–1.39	<u>1.421 ± 0.011</u> 1.40–1.44	<u>1.423 ± 0.011</u> 1.40–1.44	<u>1.459 ± 0.011</u> 1.44–1.48
<i>FC15</i>	<u>1.877 ± 0.010</u> 1.84–1.92	<u>1.956 ± 0.010</u> 1.92–1.98	<u>1.875 ± 0.008</u> 1.86–1.89	<u>1.880 ± 0.008</u> 1.86–1.90	<u>1.492 ± 0.010</u> 1.47–1.51	<u>1.526 ± 0.011</u> 1.51–1.55	<u>1.370 ± 0.008</u> 1.35–1.39	<u>1.422 ± 0.010</u> 1.42–1.45	<u>1.423 ± 0.011</u> 1.40–1.44	<u>1.455 ± 0.010</u> 1.44–1.48
Последние шесть хвостовых перед уростилярными										
<i>PU6</i>	<u>1.869 ± 0.011</u> 1.84–1.89	<u>1.949 ± 0.012</u> 1.91–1.97	<u>1.870 ± 0.009</u> 1.85–1.90	<u>1.872 ± 0.010</u> 1.86–1.90	<u>1.470 ± 0.009</u> 1.45–1.49	<u>1.475 ± 0.010</u> 1.45–1.50	<u>1.368 ± 0.010</u> 1.34–1.39	<u>1.419 ± 0.012</u> 1.39–1.44	<u>1.420 ± 0.010</u> 1.40–1.44	<u>1.454 ± 0.012</u> 1.43–1.48
<i>PU5</i>	<u>1.860 ± 0.010</u> 1.82–1.89	<u>1.943 ± 0.011</u> 1.91–1.96	<u>1.868 ± 0.008</u> 1.84–1.89	<u>1.870 ± 0.009</u> 1.85–1.90	<u>1.462 ± 0.009</u> 1.44–1.48	<u>1.471 ± 0.010</u> 1.44–1.49	<u>1.366 ± 0.010</u> 1.34–1.39	<u>1.417 ± 0.011</u> 1.39–1.44	<u>1.418 ± 0.010</u> 1.40–1.43	<u>1.449 ± 0.011</u> 1.43–1.48
<i>PU4</i>	<u>1.808 ± 0.010</u> 1.78–1.84	<u>1.915 ± 0.010</u> 1.88–1.94	<u>1.800 ± 0.007</u> 1.77–1.83	<u>1.803 ± 0.009</u> 1.78–1.86	<u>1.461 ± 0.008</u> 1.44–1.48	<u>1.462 ± 0.010</u> 1.44–1.48	<u>1.364 ± 0.009</u> 1.34–1.38	<u>1.412 ± 0.011</u> 1.39–1.43	<u>1.415 ± 0.010</u> 1.39–1.43	<u>1.422 ± 0.011</u> 1.40–1.44
<i>PU3</i>	<u>1.713 ± 0.009</u> 1.69–1.74	<u>1.886 ± 0.010</u> 1.86–1.91	<u>1.706 ± 0.007</u> 1.68–1.74	<u>1.711 ± 0.008</u> 1.69–1.77	<u>1.458 ± 0.008</u> 1.43–1.48	<u>1.460 ± 0.010</u> 1.44–1.48	<u>1.360 ± 0.009</u> 1.34–1.38	<u>1.404 ± 0.010</u> 1.38–1.43	<u>1.411 ± 0.011</u> 1.39–1.43	<u>1.412 ± 0.011</u> 1.39–1.43
<i>PU2</i>	<u>1.667 ± 0.008</u> 1.62–1.73	<u>1.779 ± 0.008</u> 1.75–1.83	<u>1.614 ± 0.006</u> 1.58–1.63	<u>1.711 ± 0.008</u> 1.69–1.77	<u>1.449 ± 0.008</u> 1.43–1.47	<u>1.451 ± 0.009</u> 1.43–1.47	<u>1.355 ± 0.010</u> 1.33–1.37	<u>1.397 ± 0.010</u> 1.37–1.42	<u>1.402 ± 0.010</u> 1.38–1.42	<u>1.404 ± 0.010</u> 1.38–1.42
<i>PU1</i>	<u>1.501 ± 0.006</u> 1.30–1.62	<u>1.689 ± 0.008</u> 1.66–1.79	<u>1.429 ± 0.005</u> 1.39–1.46	<u>1.432 ± 0.006</u> 1.41–1.47	<u>1.402 ± 0.007</u> 1.38–1.42	<u>1.403 ± 0.009</u> 1.38–1.42	<u>1.322 ± 0.009</u> 1.30–1.34	<u>1.378 ± 0.010</u> 1.36–1.40	<u>1.385 ± 0.011</u> 1.37–1.41	<u>1.387 ± 0.010</u> 1.37–1.41

Примечание. Порядковые номера позвонков см. на рис. 1а; полужирным шрифтом выделены значения в тех случаях, когда различия между смолтами и пестряжками достоверны при  $p < 0.05$ .

дов, принадлежащих к разным родам и населяющих водоёмы разного типа: от небольшого ручья до крупной реки.

Очевидно, что увеличение относительной длины хвостового стебля у смолтов лососёвых рыб может быть следствием только неравномерности роста разных отделов позвоночника и, соответственно, определённых групп позвонков. Тем не менее этот частный аспект протекания смолтификации изучен слабо, что подчёркивается в немногочисленных работах, затрагивающих этот вопрос (Fjellidal et al., 2005, 2006, 2007). Попытки анализа изменений морфологии позвонков в связи со смолтификацией были выполнены для одного вида — атлантического лосося — в связи с особенностями его выращивания в условиях интенсивной аквакультуры (Fjellidal et al., 2005, 2006, 2007). Эти авторы установили, что при смолтификации у искусственно выращенной и дикой молоди атлантического лосося происходит значительное увеличение длины тел 35–58-го позвонков, включая последний перед уростилярными в хвостовом отделе позвоночника. Наши данные по дикой молоди атлантического лосося хорошо соответствуют выявленным ранее изменениям (табл. 2, 4).

Природа этого явления, т.е. существенное увеличение относительной длины тел позвонков в одном участке позвоночника и неизменность их в других участках, до конца не изучена (Fjellidal et al., 2006, 2007; Björnsson et al., 2012). Разные авторы связывают изменения в пропорциях тел позвонков с уровнем их минерализации и содержанием кальция в плазме крови (Björnsson et al., 1989, 2012; Helland et al., 2005). Показано, что на финальных этапах смолтификации в реке, но ещё до выхода в море, тела позвонков и остистые отростки у мигрирующих смолтов оказываются сильно деминерализованными (Björnsson et al., 1989; Fjellidal et al., 2005, 2006, 2007; Helland et al., 2005). В некоторых случаях, например при аномально высоком темпе роста молоди при интенсивном выращивании в условиях постоянного освещения, деминерализация позвонков рассматривается как причина появления уродств — сильно сплюснутых позвонков в хвостовом отделе тела (Fjellidal et al., 2005, 2006, 2007; Witten et al., 2005). В то же время у дикой молоди такого рода отклонения и уродства не выявлены (Fjellidal et al., 2007). От себя добавим, что деминерализация позвонков при начале смолтификации в пресной воде, описанная в цитированных работах, должна приводить к снижению жёсткости костной ткани именно ко времени возрастания нагрузок в более плотной солёной воде и приводить к деформации их формы, чего не наблюдается. Не исключено, что деминерализация затрагивает не весь позвонок, а его внутренние части, сохраняя жёсткость поверхностных участков, к которым прикрепляется мускулатура хвостового стебля.

Результаты разных авторов показывают, что рост позвонков туловищного и хвостового отделов может регулироваться независимо, однако конкретные механизмы такого рода регуляции остаются плохо выясненными (Fjellidal et al., 2005; Nordvik et al., 2005). Некоторые исследователи полагают, что причиной может быть особый ритм экспрессии некоторых генов (*Hox*), которые избирательно воздействуют на разные участки позвоночника, как это было показано для некоторых видов рыб — данио *Danio rerio* и трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Prince et al., 1998; Ahn, Gibson, 1999; Morin-Kensicki et al., 2002; Agathon et al., 2003). Есть мнение, что увеличение относительной длины хвостового отдела позвоночника и, соответственно, хвостового стебля является кумулятивным эффектом деминерализации позвонков и механической стимуляции, т.е. длительного плавания и возрастания нагрузок на хвостовой отдел тела при переходе от осёдлого образа жизни в убежищах (в зоне гидродинамической тени) к активному движению в пелагиали (Björnsson et al., 1989, 2012; Fjellidal et al., 2005).

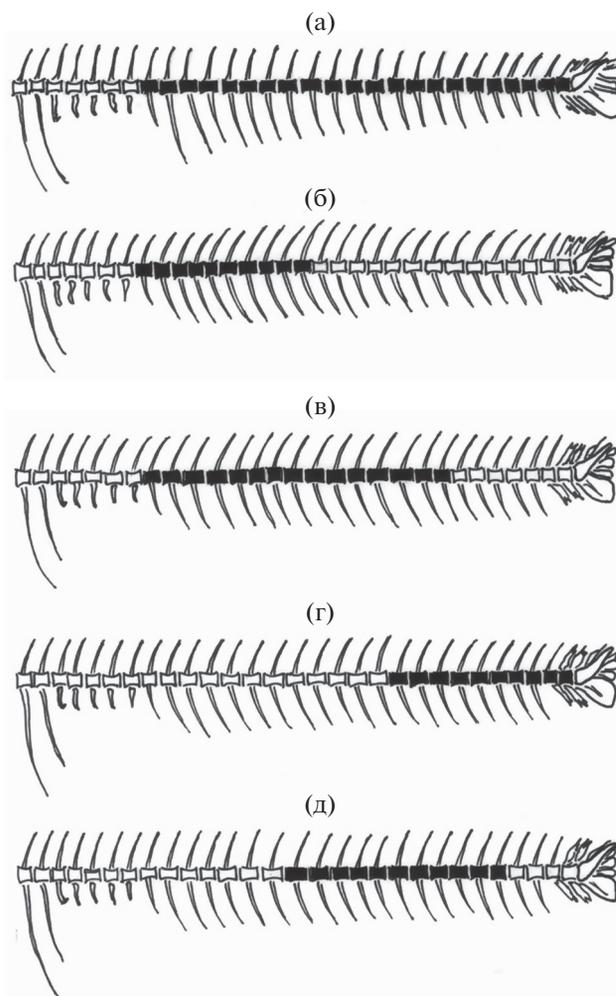
Есть все основания полагать, что при смолтификации в организме рыб происходят сложные гетерохронные процессы роста разных участков позвоночника, которые и приводят в конечном счёте к существенным изменениям экстерьера смолтов. В то же время наши данные убедительно показывают, что при полном сходстве изменений в пропорциях тела и внешней морфологии у разных видов и родов лососёвых рыб характер дифференцированного роста хвостового отдела позвоночника существенно различается. У атлантического лосося вытягиваются все позвонки хвостового отдела, у микижи и кумжи — относительно небольшое их число и только в передней части хвостового отдела, у кижуча — в задней его части и, наконец, у мальмы — в средней части хвостового отдела (табл. 4, рис. 3). Таким образом, наши данные говорят в пользу того, что, несмотря на универсальность внешних морфологических изменений при смолтификации в семействе Salmonidae, процесс формирования облика морских мигрантов происходит за счёт дифференцированного роста разных участков хвостового отдела позвоночника и имеет видоспецифический характер. Полученные данные должны рассматриваться как предварительные, так как мы изучили только по одной популяции каждого вида. Учитывая широкий спектр условий обитания на ареале каждого из видов, нельзя исключить внутривидовую изменчивость характера изменений пропорций позвонков на популяционном уровне организации.

Видовая специфика дифференцированного роста позвонков каудального отдела может быть связана с протяжённостью морских миграций в жизненном цикле изучаемых видов. Так, в наименьшей степени хвостовой стебель вытягивается у

кумжи и северной мальмы, поскольку у этих видов увеличивается относительная длина наименьшего числа позвонков (не более 10). Весьма вероятно, что для кумжи это может быть обусловлено короткими миграциями, которые проходят в основном в прибрежной зоне, а их срок ограничен 1.5–2.5 мес. (Суслова, 1969; Ершов, 1985; Черницкий, 1993, 1994; Кузищин, 1997). В той же степени это может быть справедливым и для северной мальмы, которая нагуливается в прибрежной шельфовой зоне действия континентального стока (Armstrong, 1974; DeCicco, 1992; Morita et al., 2009). Наибольшее число позвонков, затронутых изменениями при смолтификации, наблюдается у атлантического лосося, для которого свойствен быстрый уход из прибрежной зоны в пелагиаль моря и длительные отдалённые миграции в открытом море (Reddin, 1985, 1987; Reddin, Short, 1991; Reddin, Friedland, 1993). В частности, считается, что атлантический лосось бассейна Белого моря уходит на нагул в Баренцево море в течение первого морского лета жизни и на зимовку в Белом море не остаётся (Казиков, 1982; Атлантический лосось, 1998).

С другой стороны, выявленные видовые особенности могут быть следствием различий закладки и кальцинации позвонков на ранних этапах онтогенеза, сохраняющихся до смолтификации. Последовательность закладки и замыкания в кольца тел позвонков, за исключением последних уростилярных, направлена строго от головы к хвосту, т.е. тела позвонков хвостового отдела закладываются и минерализуются последними. Очевидно, что при одинаковой скорости развития каждого из позвонков продолжительность роста, дифференцировки и кальцинации позвонков хвостового отдела наименьшая, т.е. позвонки хвостового отдела изначально имеют низкую по сравнению с туловищными минерализацию, которая компенсируется повышенной жёсткостью испытывающих максимальные нагрузки наружных поверхностей, к которым прикрепляется мускулатура хвостового стебля.

Процесс закладки тел позвонков в раннем онтогенезе рассматриваемых видов, кроме северной мальмы, протекает в течение одной–двух недель и жёстко привязан к выходу личинок на поток при первичном расселении (Пичугин, 2009; наши данные). В этот короткий промежуток времени наблюдается соматический рост, наращивание и дифференцировка мускулатуры, связанной с закладываемым осевым скелетом и обеспечивающей сложные и продолжительные движения личинок в потоке (Пичугин, 2002, 2009, 2015). Примечательно, что формирование осевого скелета начинается либо при эндогенном питании, либо сразу после перехода на внешнее питание, а завершение – на фоне ускоренного роста (Пичугин, 2009, 2015). При смолтификации происходят



**Рис. 3.** Схема каудального отдела позвоночника, чёрным цветом выделены позвонки, которые достоверно удлиняются у смолтов по сравнению с пестрятками: а – атлантический лосось *Salmo salar*, б – кумжа *S. trutta*, в – микижа *Parasalmo mykiss*, г – кижуч *Oncorhynchus kisutch*, д – северная мальма *Salvelinus malma*.

сходные явления: дифференцированный рост позвонков хвостового отдела начинается во время ската и временного прекращения питания, т.е. на накопленных жировых запасах (Fjelldal et al., 2007; Павлов и др., 2011; наши данные), а завершение этого процесса – при рывке роста (термин по: Fjelldal et al., 2007) и возобновлении питания после перехода в солёную воду.

Закладка и рост позвонков у личинок разных видов лососёвых рыб протекает при разной температуре среды, оказывающей влияние на скорость закладки, замыкания в кольца, слияния с невральными и гемальными дугами и кальцинации позвонков. У микижи закладка тел позвонков происходит до начала этапа смешанного питания (ЭСП) при температуре 13–16°C (Пичугин, 2009; Павлов и др., 2016), у кижуча – до или одно-

временно с началом ЭСП при 6–11°C (Кириллова, 2008). У атлантического лосося р. Тулома закладка тел позвонков начинается за более чем две недели до начала ЭСП при температуре 10–12°C (Зубченко и др., 1989), а у проходной кумжи из ручьёв бассейна Белого моря – сразу вслед за переходом к ЭСП при 7–8°C (Павлов, 1989). Самый длительный процесс закладки тел позвонков, не связанный с первичным расселением, наблюдается у северной мальмы, так как она проводит на нерестилище более одного года и начинает первичное расселение в состоянии хорошо сформированного малька (Пичугин, 2015). Не исключено, что характер закладки позвонков в раннем онтогенезе может оказывать влияние и на дифференцированный рост позвонков много позже в онтогенезе, при смолтификации.

Таким образом, на основании изучения внешних морфологических признаков и относительной длины позвонков из разных отделов позвоночника при смолтификации у дикой молоди пяти видов лососёвых рыб выявлены параллельные адаптации, связанные с изменением образа жизни – от территориального, приуроченного к биотопам с укрытиями и сложной системой турбулентных течений в реке, к активным продолжительным миграциям в толще морской воды. При этом, несмотря на универсальность изменений внешней формы тела, характер дифференцированного роста позвонков в хвостовом отделе видоспецифичен. В то же время полученные результаты имеют предварительный характер, для подтверждения выявленных различий требуется анализ внутривидовой изменчивости на примере других популяций.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Центру дикого лосося (Wild Salmon Center – WSC, г. Портленд, Орегон, США) за организацию полевых исследований на реках Камчатки.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 14-50-00029 “Депозитарий МГУ” в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлантический лосось. 1998 / Под ред. Казакова Р.В. СПб.: Наука, 575 с.  
 Баранникова И.А., Баюнова Н.Н., Краснодембская К.Д. и др. 1976. Функциональные основы смолтификации и значение этого этапа в осуществлении жизненного цикла лососей // Экология и систематика лососёвых рыб. Л.: Наука. С. 9–15.

Вернидуб М.Ф. 1977. Экстерьер молоди сёмги и его изменения в процессе роста // Тр. ПИНРО. Вып. 32. С. 119–131.

Ершов П.Н. 1985. К биологии кумжи рек Пиля и Шогуя Кольского полуострова // Исследования популяционной биологии и экологии лососёвых рыб водоёмов Севера. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 94–119.

Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 306 с.

Зубченко А.В., Воробьёва Н.К., Горшкова Г.Л. и др. 1989. Влияние температуры инкубации икры на эмбриональное, личиночное развитие и рост ранней молоди сёмги // Ранний онтогенез объектов марикультуры. М.: Изд-во ВНИРО. С. 71–81.

Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 144 с.

Казаков Р.В. 1987. Сравнительная морфологическая характеристика смолтов семги и кумжи из р. Пялища (Белое море) // Тр. ГосНИОРХ. № 263. С. 68–125.

Казаков Р.В. 1992. Атлантический лосось в пресноводных водоёмах Европы: терминология и таксономический статус // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 304. С. 125–145.

Кириллова Е.А. 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (северо-западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 292–301.

Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 19 с.

Кузищин К.В., Новиков Г.Г. 1994. Морфоэкологическая дифференциация молоди семги *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* в небольших потоках (Северная Карелия) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 479–485.

Кузищин К.В., Пустовит О.П., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2002. Морфобиологические особенности покатной молоди микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек западной Камчатки в связи со смолтификацией // Там же. Т. 42. № 6. С. 751–762.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.

Мартынов В.Г. 1983. Сёмга уральских притоков Печоры. Экология, морфология, воспроизводство. Л.: Наука, 127 с.

Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 214 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 199 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.А. 2011. Покатная миграция молоди лососёвых рыб в реке Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Изв. ТИНРО. Т. 164. С. 27–73.

Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбо-

- образных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Пичугин М.Ю. 2002. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus*—*S. malma* complex: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Пичугин М.Ю. 2009. Морфологическая характеристика личинок микижи (*Parasalmo mykiss*) в период первичного расселения (река Утхолок) // Матер. X Междунар. науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 113—115.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молодежи северной мальмы *Salvelinus malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435—452.
- Сулова Г.Н. 1969. Наблюдения над кумжей некоторых рек бассейна Белого моря // Изв. ГосНИОРХ. Т. 65. С. 135—140.
- Черницкий А.Г. 1993. Миграция и переход в морскую воду молодежи лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 33 с.
- Черницкий А.Г. 1994. Смолтификация атлантического лосося и кумжи // Успехи соврем. биологии. Т. 114. № 5. С. 620—632.
- Agathon A., Thisse C., Thisse B. 2003. The molecular nature of the zebrafish tail organizer // Nature. V. 424. P. 448—452.
- Ahn D., Gibson G. 1999. Axial variation in the threespine stickleback: relationship to Hox gene expression // Devel. Gen. Evol. V. 209. P. 473—481.
- Armstrong R.H. 1974. Migration of anadromous dolly varden (*Salvelinus malma*) in Southeastern Alaska // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 4. P. 436—444.
- Arratia G., Schultze H.-P. 1992. Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes: 111. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures // J. Morphol. V. 214. P. 187—249.
- Barrington E.J.W. 1961. Metamorphic processes in fish and lampreys // Amer. Zool. V. 1. P. 97—106.
- Beeman J.W., Rondorf D.W., Tilson M.E., Venditti D.A. 1995. A nonlethal measure of smolt status of juvenile steelhead based on body morphology // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 124. P. 764—769.
- Björnsson B.T., Young G., Lin R.J. et al. 1989. Smoltification and seawater adaptation in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): plasma calcium regulation, osmoregulation, and calcitonin // Gen. Comp. Endocrinol. V. 74. P. 346—354.
- Björnsson B.T., Einarsdottir I.E., Power D. 2012. Is salmon smoltification an example of vertebrate metamorphosis? Lessons learnt from work on flatfish larval development // Aquaculture. V. 362—363. P. 264—272.
- Clarke W.C., Nagahama Y. 1977. Effect of premature transfer to sea water on growth and morphology of the pituitary, thyroid, pancreas, and interrenal in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. V. 55. P. 1620—1630.
- Damsgard B. 1991. Smolting characters in anadromous and resident Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.) // J. Fish Biol. V. 39. P. 765—774.
- DeCicco A. 1992. Long-distance movements of anadromous dolly varden between Alaska and the U.S.S.R. // Arctic. V. 45. № 2. P. 120—123.
- Dickhoff W.W., Brown C.L., Sullivan C.V., Bern H.A. 1990. Fish and amphibian models for developmental endocrinology // J. Exp. Zool. Suppl. V. 4. P. 90—97.
- Farmer G.J., Ritter J.A., Ashfield D. 1978. Seawater adaptation and parr-smolt transformation of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Res. Board Can. V. 35. P. 93—100.
- Fessler J.L. 1969. Some morphological and biochemical changes in steelhead trout during the parr-smolt transformation: Ph. D. Thesis. Oregon: Oregon State Univ., 48 p.
- Fjelldal P.G., Nordgarden U., Berg A. et al. 2005. Vertebrae of the trunk and tail display different growth rates in response to photoperiod in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts // Aquaculture. V. 250. P. 516—524.
- Fjelldal P.G., Lock E.-J., Grotmol S. et al. 2006. Impact of smolt production strategy on vertebral growth and mineralisation during smoltification and the early seawater phase in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Ibid. V. 261. P. 715—728.
- Fjelldal P.G., Nordgarden U., Hansen T. 2007. The mineral content affects vertebral morphology in underyearling smolt of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Ibid. V. 270. P. 231—239.
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids — a review of selected literature // Ibid. V. 21. P. 1—37.
- Helland S., Refstie S., Espmark Å. et al. 2005. Mineral balance and bone formation in fast-growing Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in response to dissolved metabolic carbon dioxide and restricted dietary phosphorus supply // Ibid. V. 250. P. 364—376.
- Hoar W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. P. 1234—1252.
- Hoar W.S. 1988. The physiology of the smolting salmonids // Fish physiology. V. 11B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 275—343.
- Lundqvist H., Eriksson L.-O. 1985. Annual rhythms of swimming behaviour and seawater adaptation in young Baltic salmon, *Salmo salar*, associated with smolting // Environ. Biol. Fish. V. 14. № 4. P. 259—267.
- Kacem A., Meunier F.J., Bagliniere J.L. 1998. A quantitative study of morphological and histological changes in the skeleton of *Salmo salar* during its anadromous migration // J. Fish Biol. V. 53. P. 1096—1109.
- Mahnken C.V.W. 1973. The size of coho salmon and time of entry into sea water. Pt. 1. Effects on growth and condition index // 24-th Annual Northwest Fish Culture Conference. Wemme, Oregon. P. 30.
- Morin-Kensicki E.M., Melancon E., Eisen J.S. 2002. Segmental relationship between somites and vertebral column in zebrafish // Development. V. 129. P. 3851—3860.
- Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Nagasawa T. 2009. Offshore dolly varden charr (*Salvelinus malma*) in the North Pacific // Environ. Biol. Fish. V. 86. P. 451—456.
- Nordvik K., Kryvi H., Totland G.K., Grotmol S. 2005. The salmon vertebral body develops through mineralization of two preformed tissues that are encompassed by two layers of bone // J. Anat. V. 206. P. 103—114.

- Paris M., Laudet V.* 2008. The history of a developmental stage: metamorphosis in chordates // *Genesis*. V. 46. P. 657–672.
- Prince V.E., Joly L., Ekker M. et al.* 1998. Zebrafish *Hox* genes: genomic organization and modified collinear expression patterns in the trunk // *Development*. V. 125. P. 207–420.
- Reddin D.G.* 1985. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on and east of the Grand Bank of Newfoundland // *J. Northwest Atlant. Fish. Sci.* V. 6. № 2. P. 157–164.
- Reddin D.G.* 1987. Contribution of North American salmon (*Salmo salar* L.) to the Faroese fishery // *Natur. Can. (Quebec)*. V. 114. № 2. P. 187–193.
- Reddin D.G., Friedland K.D.* 1993. Marine environmental factors influencing the movement and survival of Atlantic salmon // *Salmon in the sea and new enhancement strategies* / Ed. D. Mills. London: Fish. New Books. P. 79–103.
- Reddin D.G., Short P.B.* 1991. Postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Labrador Sea // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 48. № 1. P. 2–6.
- Seear P.J., Carmichael S.N., Talbot R. et al.* 2010. Differential gene expression during smoltification of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a first large-scale microarray study // *Mar. Biotechnol.* V. 12. P. 126–140.
- Soivio A., Virtanen E., Backstrom M. et al.* 1988. Lohi-istukaiden Kunnon javaellusvalminden seuranta // *Suomen Kalatalous*. № 53. S. 134–152.
- Taylor E.B., McPhail J.D.* 1985a. Variation in body morphology among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. P. 2020–2028.
- Taylor E.B., McPhail J.D.* 1985b. Variation in burst and prolonged swimming performance among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // *Ibid.* V. 42. P. 2029–2033.
- Thorpe J.E.* 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Aquacult. Fish. Manag.* V. 25. P. 77–87.
- Virtanen E., Soivio A., Westman K., Forsman L.* 1988. Lohen luonnonpoikasten fysiologinen tila ja vaellusvalmius simojella // *Suomen Kalatalous*. № 53. S. 111–133.
- Winans G.A., Nishioka R.S.* 1987. A multivariate description of change in body shape of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during smoltification // *Aquaculture*. V. 66. P. 235–245.
- Witten P.E., Gil-Martens L., Hall B.K. et al.* 2005. Compressed vertebrae in Atlantic salmon *Salmo salar*: evidence for metaplastic chondrogenesis as a skeletogenic response late in ontogeny // *Dis. Aquat. Org.* V. 64. P. 237–246.