

УДК 597.553.2:575.22.7

## ЕСТЕСТВЕННЫЕ ГИБРИДЫ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* С КУМЖЕЙ *SALMO TRUTTA* В РЕКАХ БАССЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ

© 1998 г. А. А. Махров\*, К. В. Кузищин\*\*, Г. Г. Новиков\*\*

\*Институт общей генетики РАН – ИОГЕН, Москва

\*\*Биологический факультет Московского государственного университета

Поступила в редакцию 08.04.97 г.

Среди молоди атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* в реках Керети и Нильме (бассейн Белого моря) с помощью электрофореза белков обнаружены гибриды между этими видами. Для их диагностики использовали локусы, кодирующие ферменты эстеразу D(ESTD\*) и маннозофосфатизомеразу (MPI\*). Предполагается, что возникновение гибридов между лососем и кумжей в природных условиях является, в основном, следствием антропогенного влияния.

Возникновение межвидовых гибридов представляет интерес для исследователя как яркий пример относительности репродуктивного критерия вида. Изучение гибридизации атлантического лосося (семги) *Salmo salar* с кумжей *Salmo trutta* имеет и практическое значение. У первого поколения гибридов этих двух видов отмечена повышенная смертность в ходе развития и нарушения в строении гонад. Гибриды второго поколения и возвратные обычно погибают на ранних стадиях развития (Alm, 1955), поэтому появление гибридных особей семги с кумжей на рыбоводных заводах и в природных популяциях нежелательно. Однако выявление гибридов этих видов сопряжено с рядом трудностей. Отличия гибридов от родительских видов по морфологическим признакам невелики (Jones, 1947). Семга, кумжа и гибриды между ними различаются по числу хромосом (Svardson, 1945; Nygren et al., 1975), однако кариологический анализ занимает много времени и мало применим для исследования большого числа рыб. Гибриды также отличаются от родительских видов по некоторым остеологическим признакам (Казаков и др., 1982), уровню изменчивости массы овулировавших икринок (Казаков, Ильенкова, 1982), морфологии жаберных тычинок (Казаков и др., 1984). Однако эти признаки использовались только для выявления гибридов среди производителей на рыбоводных заводах.

Выявление естественных гибридов между семгой и кумжей, в том числе среди молоди, возможно с помощью генетических методов. У этих видов есть различия в электрофоретической подвижности некоторых белков: эстераз (Nyman, 1970), глюкозофосфатизомеразы (Guymard, 1978), фосфоглюкомутазы (Beland et al., 1981), оксидолдегидрогеназы (Осинов, 1984), супероксиддисмутазы (Crozier, 1984), малик-энзима, ксантин-

дегидрогеназы (Vuorinen, Piironen, 1984), эстеразы D (Семенова, Слынько, 1988). Обнаружены различия между этими видами также в структуре митохондриальной (Йюлленстен, Уилсон, 1991) и ядерной (Gross et al., 1996) ДНК.

С помощью генетических маркеров гибриды семги с кумжей обнаружены почти во всех регионах, где эти виды симпатричны: в реках Северной Америки (Beland et al., 1981; Verspoor, 1988; McGowan, Davidson, 1992), северной Испании (Garcia de Leaniz, Verspoor, 1989; Moran et al., 1993), Британских островов (Payne et al., 1972; Solomon, Child, 1978; Taggart et al., 1981; Crozier, 1984; Hurrell, Price, 1991; Youngson et al., 1992, 1993; Jordan, Verspoor, 1993; Wilson et al., 1995; Hartley, 1996), системе Рейна (Schreiber et al., 1994), бассейне Балтийского моря (Семенова, Слынько, 1988; Jansson et al., 1991; Gross et al., 1996), в Норвегии (G. Stahl, неопубл. данные, цит. по: Heggerget et al., 1988) и в бассейне Баренцева моря (Семенова, Слынько, 1988; Elo et al., 1995).

В реках бассейна Белого моря гибриды между семгой и кумжей ранее не были обнаружены (Семенова, Слынько, 1988), а предположение о гибридном происхождении кумжи оз. Пяозеро (Мельянцева, 1951) не подтвердилось (Махров, 1995). В настоящей работе приводятся сведения о гибридах, выявленных в ходе исследования генетической изменчивости кумжи и семги бассейна Белого моря.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в системах трех рек бассейна Белого моря, где сосуществуют популяции семги и кумжи: Качковки, Нильмы и Керети (рис. 1). Эти реки различаются по степени антропогенного влияния. На всех трех реках ведется неконтро-

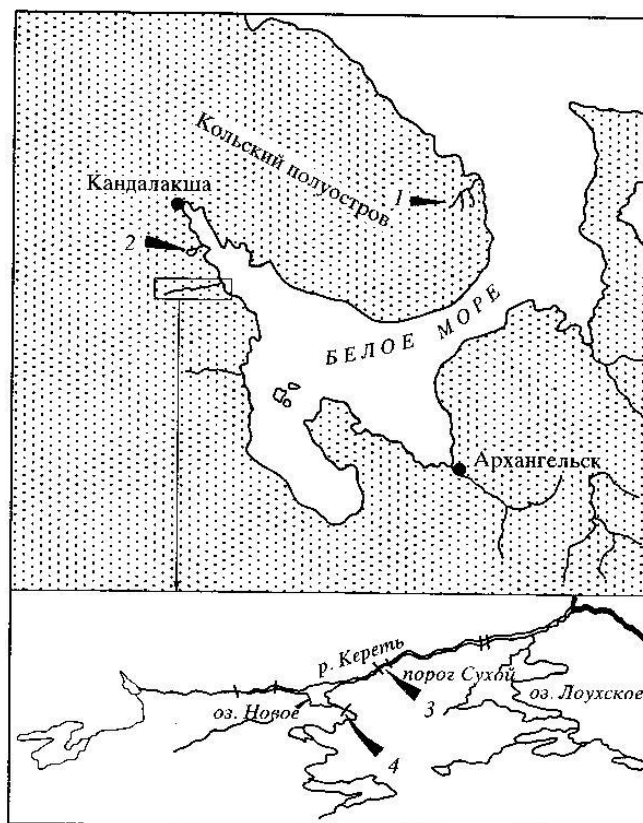


Рис. 1. Районы сбора материала. 1 – р. Качковка; 2 – р. Нильма; система р. Керети: 3 – сухой порог; 4 – порог выше оз. Новое.

лируемый лов семги, но на Качковке, вблизи которой нет населенных пунктов, он менее развит. На р. Керети с 1968 г. велся промысел семги методом концентрированного лова; при этом 50% или более производителей пропускали в реку, часть отловленных рыб использовали для искусственного воспроизводства. С 1991 г. уловы резко снизились, и с 1994 г. производители отлавливались только для рыболовных целей. В настоящее время более половины производителей семги в Керети - заводского происхождения (данные Карелрыбвода).

Материал собран на всем протяжении р. Нильмы, в системе р. Качковки (на притоке Нижняя Коттевая, вблизи места ее впадения в Качковку). На р. Керети материал собран на Сухом пороге и пороге выше оз. Новое (рис. 1). Рыб добывали электроловом. Изученные выборки представлены, в основном, молодью и карликовыми самцами. Рыбы, взятые в р. Керети, по размерам значительно уступали выпускаемой в эту реку заводской молоди, т.е. были естественного

происхождения. Год сбора материала и численность выборок приведены в таблице. После проведения биологического анализа (Правдин, 1966) рыб целиком замораживали и перевозили в замороженном виде.

Для анализа использовали белые мышцы. Электрофорез белков проводили в 7.5%-ном полиакриламидном геле в аппарате, описанном Трувеллером и Нефедовым (1974), используя трис-ЭДТА-боратную буферную систему (Peacock et al., 1965). На гелях выявлялась активность ферментов эстеразы D (Ahmad et al., 1977) и маннозофосфатизомеразы (Allendorf et al., 1977).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Эстераза D весьма удобна для выявления гибридных особей. Этот фермент долго сохраняет активность при хранении, легко выявляется на геле, определение генотипов особей не представляет сложности. Лocus ESTD\*, кодирующий эстеразу D, мономорфен в изученных нами выборках

кумжи, но полиморфен у семги. У кумжи фиксирован аллель ESTD\*71, у семги отмечены аллели ESTD\*100 и ESTD\*92, что соответствует данным Семенов и Слынько (1988), хотя эти авторы указывают иные значения электрофоретической подвижности аллельных вариантов эстеразы D.

В р. Качковке гибриды не обнаружены. В р. Керети, на пороге выше оз. Новое, поймано 3 гибридных особи (их доля 10,4%). Одна из них имела генотип ESTD\*71/100, две других – ESTD\*71/92. Все они были сеголетками – 0+. В р. Нильме в 1993 г. поймана одна особь в возрасте 3+ (доля – 1,6%) с генотипом ESTD\*71/100 (таблица). Еще одну особь–сеголетку с таким же генотипом, выявленную в выборке молоди семги ( $n = 100$ , доля – 1,0%), собранной в р. Нильме в 1996 г., любезно предоставил для исследования М.В. Офицеров. Таким образом, эти особи принадлежали к разным поколениям.

Первоначально не планировалось использовать маннозофосфатизомеразу для идентификации гибридов. Изменчивость кодирующего маннозофосфатизомеразу локуса MPI\* изучалась только в выборках кумжи, где были выявлены аллели MPI\*100 и MPI\*105. Но в ходе исследования обнаружено, что все выявленные с помощью анализа изменчивости локуса ESTD\* гибриды имели генотип MPI\*100/107. Исследование выборки семги р. Нильмы ( $n = 20$ ) показало, что аллель MPI\*107 фиксирован у семги (рис. 2), т.е. локус MPI\* также является диагностическим для семги и кумжи.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Идентификация гибридов. Ранее локус MPI\* не указывался в числе диагностических для семги, кумжи и гибридов между ними, хотя некоторые исследователи сравнивали его изменчивость у этих видов (Johnson, Wright, 1986; Elo et al., 1995). Видимо, это связано с тем, что эти авторы использовали для анализа другие буферные системы.

Результаты анализа по локусам ESTD\* и MPI\* совпадают. Все обнаруженные гибриды имеют “гибридный” фенотип по обоим диагностическим локусам, поэтому, вероятнее всего, эти гибриды первого поколения ( $F_1$ ). Не выявлено особей, имеющих “гибридный” фенотип только по одному диагностическому локусу, т.е. возвратных гибридов и гибридов второго поколения ( $F_2$ ). В то же время следует отметить, что экспериментально полученные возвратные гибриды по ряду локусов имели только “гибридные” генотипы (Семенова, Слынько, 1988). Потомство от скрещивания самок гибрида и самцов семги (Johnson, Wright, 1986) представлено гиногенетическими особями и триплоидами. Потомство от скрещивания сам-

Исследованные реки, годы сбора материала и численность выборки

Водоем	Год	Численность выборки, экз.		
		семга	кумжа	гибриды
р. Нильма	1992	1	29	–
	1993	9	51	1
	1994	16	63	–
	1995	37	14	–
р. Качковка	1994	29	35	–
р. Кереть, порог Сухой	1995	16	–	–
р. Кереть, выше оз. Новое	1995	18	8	3

ки гибрида и самца кумжи представлено в основном триплоидами, но некоторые особи были диплоидны (Dannewitz, Jansson, 1996).

Рекомбинантные генотипы выявлены только у потомков от скрещивания самцов гибрида и самок семги (Nygren et al., 1975; Wilkins et al., 1993). В этих экспериментах наблюдалась массовая гибель возвратных гибридов на ранних стадиях развития, однако не исключено, что при определенных условиях они могут выживать и давать потомство. Ряд факторов свидетельствует об интрогрессии генов из популяций семги в популяции кумжи и наоборот (Verzroog, Hammar, 1991). В то же время показано, что у гибридов  $F_1$  может подавляться экспрессия некоторых генов одного из родительских видов (Nygren et al., 1975; Jansson, Dannewitz, 1995); такие особи могут быть приняты за гибриды второго поколения или возвратных гибридов.

Уровень гибридизации в разных реках. В нашем исследовании, как и в большинстве других, гибриды были обнаружены среди молоди. В то же время описаны гибриды и среди производителей (Paune et al., 1972; Youngson et al., 1992). В р. Нарве (бассейн Балтийского моря) доля гибридов среди производителей исключительно высока – 18,8–31,4% (Семенова, Слынько, 1988). Судя по всему, эти гибриды возникли в основном за счет скрещивания семги и кумжи на Нарвском рыбоводном заводе (Казаков и др., 1982).

Наибольшая доля гибридов отмечена нами в наиболее интенсивно облавливаемой р. Керети, в более благополучной р. Нильме доля гибридов меньше. В наименее затронутой влиянием человека р. Качковке гибриды не обнаружены. Гибриды не обнаружены или очень редки и в других реках Кольского полуострова (Семенова, Слынько, 1988), а также в ряде рек Норвегии и северной Финляндии (Heggberget et al., 1988; Elo et al., 1995),

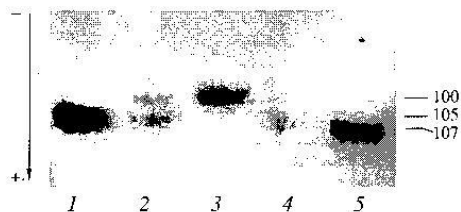


Рис. 2. Электрофоретические фенотипы маннозофосфатазы. 1 – кумжа, MPI\*105/105; 2 – кумжа, MPI\*100/105; 3 – кумжа MPI\*100/100; 4 – гибрид, MPI\*100/107; 5 – семга MPI\*107/107.

которые менее подвержены влиянию человека, чем другие лососевые реки Европы.

В то же время очень высока доля гибридов семги с кумжей в отдельных реках Швеции – до 23% (Jansson et al., 1991) и Англии – до 18.2% (Hartley, 1996), хотя ранее для рек Британских островов указывалась значительно меньшая их доля (Paine et al., 1972; Solomon, Child, 1978; Crozier, 1984; Hurrell, Price, 1991; Jordan, Verspoor, 1993). Создается впечатление, что с ростом антропогенного влияния на естественные водоемы увеличивается частота гибридизации семги с кумжей.

Антропогенные факторы, способствующие гибридизации. Возникновение гибридов в реках Нильме и Керети может быть связано с падением численности семги в результате промысла. Гибриды могут возникать, когда одиночные рыбы, достигая нерестилищ, не могут найти партнера своего вида. Кроме того, при уменьшении численности в популяциях семги, видимо, возрастает доля карликовых самцов (Gibson, 1978). В р. Нильме подавляющее большинство самцов семги созревает не выходя в море (Кузищин, 1997). Гибриды семги с кумжей часто обнаруживаются в реках, где в популяциях семги высока доля карликовых самцов (Garcia de Leaniz, Verspoor, 1989; Jansson et al., 1991; McGowan, Davidson, 1992; Elo et al., 1995). Карликовые самцы семги могут участвовать в осеменении икры вместе с проходными самцами, но обычно до момента нереста более крупный проходной самец отгоняет карликовых от самки (Myers, Hutchings, 1987). Это, вероятно, мешает карликовым самцам правильно определить видовую принадлежность самки, и они могут принять участие в осеменении икры кумжи.

У карликовых самцов кумжи гонады долго, вплоть до весны, могут оставаться зрелыми (Scrochowska, 1969). Поэтому они могут принимать участие и в нересте семги, который происходит позже нереста кумжи. Анализ митохондриальной ДНК показал, что гибриды могут образовываться в результате реципрокных скрещиваний кум-

жи и семги (McGowan, Davidson, 1992; Youngson et al., 1992, 1993; Hartley, 1996).

Возможно, в р. Керети гибридизация может способствовать наличие заводских производителей семги, так как отмечено, что искусственно выращенные самки семги скрещиваются с кумжей чаще, чем дикие (Youngson et al., 1993). А.Г. Осинюв (личное сообщение) обнаружил гибридов семги с кумжей в р. Лувеньге, куда также выпускается заводская молодежь семги.

Несомненно, что изредка гибридизация происходит в реках, не затронутых влиянием человека, но, как правило, симпатричные популяции семги и кумжи различаются по времени размножения и в меньшей степени по месту нереста (Heggberget et al., 1988).

Видимо, гибридизация семги и кумжи в естественных местах обитания в значительной мере является следствием антропогенного воздействия. Для подтверждения этого необходим многолетний мониторинг уровня гибридизации этих видов в реках, подвергающихся воздействию человека.

Авторы с сожалением констатируют, что к длинному списку неблагоприятных последствий антропогенного влияния на реки Белого моря, в которых размножается семга, следует добавить еще один пункт – гибридизацию семги с кумжей. В связи с этим возможно попадание естественных гибридов в число производителей, используемых на лососевых рыболовных заводах. Для предотвращения этого необходимо осуществлять контроль видовой принадлежности производителей, желательно – с применением генетических методов.

Авторы благодарны А.Г. Осинюву за предоставленные сведения о поимке гибридов; Ю.С. Белоконову, С.Е. Маслову, М.В. Офицеру, Д.В. Политову, С.А. Пучкову, О.Н. Савченко, В.А. Широкову, Б.С. Шульману, И.Л. Шурову и В.С. Фридману за помощь в работе; Е.П. Иешко и Е.А. Салменковой за содействие в организации работы и полезные советы в ходе ее выполнения.

Финансовую поддержку оказывали Российский фонд фундаментальных исследований (гранты № 96-04-49174, № 95-04-12614а), программа “Белое море” и Карелыбвод.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Йоллестен У., Уилсон А.К. 1991 Митохондриальная ДНК лососевых (изучение внутри- и межвидовой изменчивости с помощью рестрикционных ферментов) // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М.: Агропромиздат. С. 354–371.
- Казаков Р.В., Дорофеева Е.А., Козлов В.В., Ильенкова С.А. 1982. Использование остеологических признаков для идентификации реципрокных гибридов атлантического лосося *Salmo salar* L. с кумжей *Salmo trutta* L.

- (Salmonidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 22. Вып. 4. С. 693–698.
- Казаков Р.В., Ильенкова С.А. 1982. Идентификация реципрокных гибридов атлантического лосося с кумжей по уровню изменчивости веса овулировавших икринок // *Генетика*. Т. 18. № 1. С. 154–160.
- Казаков Р.В., Ильенкова С.А., Козлов В.В. 1984. Особенности морфологии жаберных тычинок у гибридов атлантического лосося *Salmo salar* с кумжей *S. trutta* (Salmoniformes, Salmonidae) // *Зоол. журн.* Т. 63. Вып. 2. С. 306–309.
- Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 280 с.
- Махров А.А. 1995. Структурно-популяционные, морфологические и генетические особенности кумжи бассейна реки Оланга // *Природа и экосистемы Паанаярского национального парка*. Петрозаводск. С. 122–126.
- Мельянец В.Г. 1951. Данные к биологии кумжи Прюзера (*Salmo trutta* L. morpha lacustris) // *Тр. Карело-Финск. отд. Всес. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*. Т. 3. С. 58–68.
- Осинов А.Г. 1984. Анализ внутривидовой и межвидовой дифференциации у некоторых видов лососей рода *Salmo* по белковым маркерам генов. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 140 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Семенова С.К., Слынько В.И. 1988. Полиморфизм белков в популяциях атлантического лосося (*Salmo salar* L.), кумжи (*Salmo trutta* L.) и их гибридов // *Генетика*. Т. 24. № 3. С. 548–555.
- Трувеллер К.А., Нефедов Г.Н. 1974. Многоцелевой прибор для вертикального электрофореза в параллельных пластинах полиакриламидного геля // *Биол. науки*. № 9. С. 137–140.
- Ahmad M., Skibinski D.O.F., Beardmore J.A. 1977. An estimate of the amount of genetic variation in the common mussel *Mytilus edulis* // *Biochem. Genet.* V. 15. №9/10. P. 833–846.
- Allendorf F.M., Mitchell N., Ryman N., Stahl G. 1977. Isozymes loci in brown trout (*Salmo trutta*): detection and interpretation from population data // *Hereditas*. V. 86. P. 179–189.
- Alm G. 1955. Artificial hybridization between different species of the Salmon family // *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*. № 36. P. 13–56.
- Beland K.F., Roberts F.L., Saunders R.L. 1981. Evidence of *Salmo salar* × *Salmo trutta* hybridization in North American River // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 38. P. 552–554.
- Crozier W.W. 1984. Electrophoretic identification and comparative examination of naturally occurring  $F_1$  hybrids between brown trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*S. salar* L.) // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 78B. № 4. P. 785–790.
- Dannewitz J., Jansson N. 1996. Triploid progeny from a female Atlantic salmon × brown trout hybrid backcrossed to male brown trout // *J. Fish. Biol.* V. 48. № 1. P. 144–146.
- Elo K., Erkinaro J., Vuorinen J.A., Niemala E. 1995. Hybridization between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in the Teno and Naatamo river systems, northernmost Europe // *Nordic. J. Freshw. Res.* V. 70. P. 56–61.
- Garcia de Leaniz C., Verspoor E. 1989. Natural hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Spain // *J. Fish. Biol.* V. 34. № 1. P. 41–46.
- Gibson R.J. 1978. Recent changes in the population of juvenile Atlantic salmon in the Matamek River, Quebec, Canada // *J. Cons. Int. Explor. Mer.* V. 38. № 2. P. 201–207.
- Gross R., Nilsson J., Schmitz M. 1996. A new species-specific nuclear DNA marker for identification of hybrids between Atlantic salmon and brown trout // *J. Fish Biol.* V. 49. № 3. P. 537–540.
- Gyomard R. 1978. Identification par électrophorèse d'hybrides de Salmonides // *Ann. Genet. Sel. Anim.* V. 10. № 1. P. 17–27.
- Hurtley S.E. 1996. High incidence of Atlantic salmon × brown trout hybrids in a Lake district stream // *J. Fish Biol.* V. 48. № 1. P. 151–154.
- Heggberget T.G., Haukebo T., Mork J., Stahl G. 1988. Temporal and spatial segregation of spawning in sympatric populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. // *J. Fish Biol.* V. 33. № 3. P. 347–356.
- Hurrell R.H., Price D.J. 1991. Natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and trout, *Salmo trutta* L., in juvenile salmonid populations in south-west England // *J. Fish Biol.* V. 39. Suppl. A. P. 335–341.
- Jansson H., Dannewitz J. 1995. Repression of the brown trout GPI-1\* locus in Atlantic salmon × brown trout hybrids // *Hereditas*. V. 122. № 3. P. 293–294.
- Jansson H., Holmgren I., Wedin K., Andersson T. 1991. High frequency of natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in a Swedish river // *J. Fish Biol.* V. 39. Suppl. A. P. 343–348.
- Johnson F.R., Wright J.E. 1986. Female brown trout × Atlantic salmon hybrids produce gynogens and triploids when backcrossed to male Atlantic salmon // *Aquaculture*. V. 57. P. 345–358.
- Jones J.W. 1947. Salmon and trout hybrids // *Proc. Zool. Soc. London*. V. 117. P. 708–715.
- Jordan W.C., Verspoor E. 1993. Incidence of natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in Britain // *Aquacult. and Fish. manag.* V. 24. P. 373–377.
- McGowan C., Davidson W.S. 1992. Unidirectional natural hybridization between brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*S. salar*) in Newfoundland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 49. № 9. P. 1953–1958.
- Moran P., Garcia-Vazquez E., Pendas A.M. et al. 1993. Status of genetic conservation in Salmonid populations from Asturian rivers (North of Spain) // *Genetic Conservation of salmonid fishes* / Eds. J.G. Cloud, G.H. Thorgaard, New York: Plenum Press. P. 213–218.
- Myers R.A., Hutchings J.A. 1987. Mating of anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* L., with mature male parr // *J. Fish Biol.* V. 31. № 2. P. 143–146.
- Nygren A., Nyman L., Svensson K., Jahnke G. 1975. Cytological and biochemical studies in back-crosses between the hybrid Atlantic salmon × sea trout and its parental species // *Hereditas*. V. 81. P. 55–62.



- Nyman O.L.* 1970. Electrophoretic analysis of hybrids between salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 99. № 1. P. 229–236.
- Payne R.H., Child A.R., Forrest A.* 1972. The existence of natural hybrids between the European trout and the Atlantic salmon // *J. Fish Biol.* V. 4. № 2. P. 233–236.
- Peacock A.C., Bunting S.L., Quenn K.G.* 1965. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel: patterns from normal human subjects // *Science*. V. 147. P. 1451–1452.
- Schreiber A., Schenk M., Lehman J., Sturenberg F.-J.* 1994. Genetische Untersuchungen an Meerforellen- und Lachwildfangen aus dem Rheinsystem in Nordrhein-Westfalen // *Fischer und Teichwirt*. № 2. P. 52–53.
- Scrochowska S.* 1969. Migrations of the sea trout (*Salmo trutta* L.), brown trout (*Salmo trutta m. fario* L.) and their crosses. Pt. 1. Problem, methods and results of tagging // *Pol. Ach. Hydrobiol.* V. 16. № 2. P. 125–140.
- Solomon D.J., Child A.R.* 1978. Identification of juvenile natural hybrids between Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) // *J. Fish Biol.* V. 12. P. 499–501.
- Svärdson G.* 1947. Chromosome studies on Salmonidae / *Rep. Swed. State Inst. Freshwater Fish. Res. Drottningholm*. № 23. 151 p.
- Taggart J., Ferguson A., Mason F.M.* 1981. Genetic variation in Irish populations of brown trout (*Salmo trutta* L.): electrophoretic analysis of allozymes // *Compar. Biochem. and Physiol.* V. 69B. P. 393–412.
- Verspoor E.* 1988. Widespread hybridization between native Atlantic salmon, *Salmo salar*, and introduced brown trout, *S. trutta*, in eastern Newfoundland // *J. Fish Biol.* V. 32. № 3. P. 327–334.
- Verspoor E., Hammar J.* 1991. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // *J. Fish. Biol.* V. 39. Suppl. A. P. 309–334.
- Vuorinen J., Piironen J.* 1984. Electrophoretic identification of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*S. trutta*), and their hybrids // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 41. P. 1834–1837.
- Wilkins N.P., Courtney H.P., Curatolo A.* 1993. Recombinant genotypes in backcrosses of male Atlantic salmon × brown trout hybrids to female Atlantic salmon // *J. Fish Biol.* V. 43. P. 393–399.
- Wilson I.F., Bourke E.A., Cross T.F.* 1995. Genetic variation at traditional and novel allozyme loci, applied to interactions between wild and reared *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) // *Heredity*. V. 75. № 6. P. 578–588.
- Youngson A.F., Knox D., Johnstone R.* 1992. Wild adult hybrids of *Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L. // *J. Fish Biol.* V. 40. № 5. P. 817–820.
- Youngson A.F., Webb J.H., Thompson C.E., Knox D.* 1993. Spawning of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*): hybridization of females with brown trout (*Salmo trutta*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 50. № 9. P. 1986–1990.