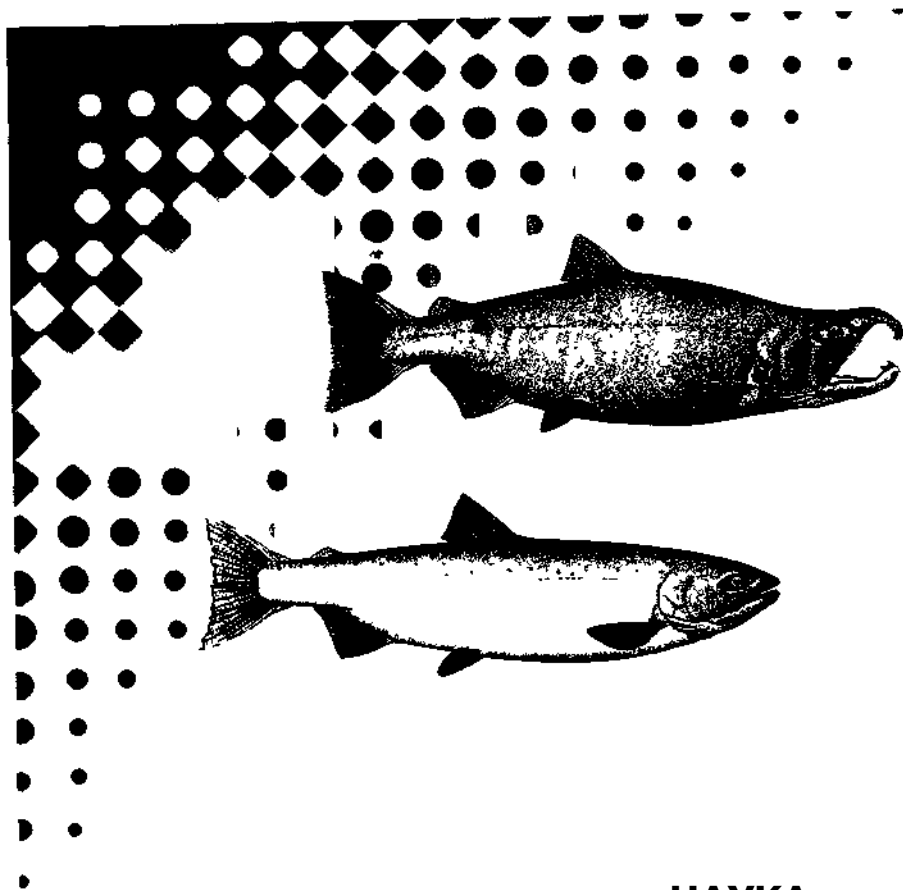


ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

М.К.ГЛУБОКОВСКИЙ

ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ



«НАУКА»

M.K. GLUBOKOVSKY

EVOLUTIONARY
BIOLOGY
OF SALMONID FISHES



MOSKOW "NAUKA" 1995

М.К. ГЛУБОКОВСКИЙ

ЭВОЛЮЦИОННАЯ
БИОЛОГИЯ
ЛОСОСЕВЫХ РЫБ



МОСКВА "НАУКА" 1995

ББК 28 693 32

Г 55

УДК 597 553 2

Ответственный редактор
академик О Г КУСАКИН

Рецензенты

доктор биол. наук В П ШУНТОВ
доктор биол. наук Я И СТАРОБОГАТОВ

Глубоковский М.К.

Г 55 Эволюционная биология лососевых рыб М Наука, 1995
343 с ил

ISBN 5-02 004778-3

В монографии приведен критический анализ современных течений в биологической классификации. На этой основе разработана методическая схема изучения филогении и систематики лососевых рыб, учитывающая специфику разных уровней таксономической иерархии. На основе объединения данных по морфологической, кариологической и молекулярной дифференциации разработаны новые филогенетические схемы и системы высших таксонов лососевых рыб, а также тихоокеанских лососей и голец. Определены главные направления и факторы внутривидовой дифференциации лососевых.

Для ихтиологов, зоологов, эволюционистов.

Г 190700000U-135
042(02)-95 204-95, II по 1 году

ББК 28 693 32

Glubokovsky M.K.

Evolutionary Biology of Salmonid Fishes Moscow Nauka, 1995
343 p. figs

ISBN 5 02-004778 3

The critical analysis of modern currents of biological classification is added. On this basis methodical outline of study of phylogeny and taxonomy of Salmonid fishes accounting the specific character of different levels of taxonomical hierarchy is developed. On the basis of association given on morphological, cytological and molecular identification of Salmonids are developed new phylogeny and systematics of higher taxons of family Salmonidae species of Pacific salmon and Chum. The main factors and directions of inter-specific differentiation are established.

ISBN 5 02 004778 3

© МК Глубоковский 1995
© О Г Кусакин предисловие 1995
© Российская академия наук 1995

ПРЕДИСЛОВИЕ

Исследование различных аспектов биологии лососевых рыб представляет исключительный интерес не только из-за большой ценности этих важных промысловых рыб, но и вследствие их своеобразной, сложной и во многом уникальной организации. Морфологическая изменчивость, сложная таксономическая, популяционная и внутривидовая структура, генетическая дифференциация, экологическая пластичность, весьма по-разному проявляющаяся у разных видов, необычайно сложные физиологические и этологические реакции и механизмы их регуляции у лососевых рыб делают их заманчивым модельным объектом для решения самых разнообразных теоретических проблем. Но именно это обстоятельство ставит исследователей лососевых в нелегкое положение, вынуждая их изучать горы литературы по этим объектам. Особенно это относится к тем, кто отваживается заниматься эволюционной биологией лососевых, что предполагает интеграцию данных большого круга биологических дисциплин. Естественно, такая работа требует от исследователя незаурядного мышления, широкого кругозора, большой эрудиции, настойчивости и скрупулезности в сборе данных.

Следует с удовлетворением отметить, что автор книги весьма успешно справился с поставленными задачами и сумел внести много принципиально нового в представления о таксономии лососевых рыб, их филогении и популяционной биологии.

Весьма удачной, в частности, нужно считать попытку автора, не противопоставляя методы и данные эволюционной систематики, фенетики и кладистики, наоборот, сочетать наиболее важные достижения этих направлений и на этой основе построить интегральную филогенетическую схему соединяющую анагенетическую и дивергентную компоненты эволюционной дифференциации объектов, дать принципиально новые схемы классификации и филогении лососевых рыб и разработать эволюционные сценарии для разных таксонов внутри этой группы.

Широкий комплексный подход, базирующийся на основательных познаниях в области морфологии, теоретической систематики, экологии, генетики и проблем эволюции, позволил М. К. Глубоковскому внести большой и оригинальный вклад и в целый ряд других проблем, касающихся эволюционной биологии лососевых рыб. Впрочем, эти вопросы достаточно четко изложены в обстоятельном введении автора. Отмечу только, что все проблемы изложены автором так, что его книга может быть интересна и существенно полезна не только тем, кто занимался непосредственно лососевыми рыбами. Многие теорети-

ческие построения М.К. Глубоковского, кроме того, являются несомненным вкладом в рыбохозяйственную науку и могут быть использованы при прогнозировании и организации промысла горбуши и других дальневосточных лососевых. Конечно, не все оригинальные схемы автора, особенно касающиеся внутривидовой дифференциации и в том числе популяционной организации лососей, легко укладываются в ранее сложившиеся представления и поэтому не всегда сразу могут быть приняты всеми ихтиологами и практиками. Прежде всего это касается его гипотезы о популяционной структуре горбуши - модели "флуктуирующих стад", которая иногда даже подверглась критике, правда, недостаточно обоснованной. Однако в таких спорных случаях лучшим критерием истины будет практика прогнозирования численности промысловых подходов горбуши.

Широта взглядов, новизна подходов и оригинальность построений автора позволяют рассматривать его книгу не только как фундаментальную монографию по эволюционной биологии лососевых рыб, но и как ценное методическое руководство, содержащее много полезного не только для ихтиологов и промысловиков, но и для обширного круга биологов, преподавателей и студентов. Усвоению материала книги несомненно будет способствовать ясный язык и четкость изложения материала и результатов.

Академик О.Г. Кусакин

ВВЕДЕНИЕ

Эволюционная биология предполагает исследование путей формирования таксономического разнообразия и адаптационного разнообразия конкретных групп организмов, а также механизмов и факторов их эволюции. Таким образом, эта дисциплина является одним из важнейших звеньев современной биологии. По оценкам Института научной информации (США), эволюционная биология и систематика интегрируют такие разнопрофильные направления науки, как популяционная биология, зоология, ихтиология, энтомология, антропология, ботаника и экология растений, экосистемные исследования, теория классификации (ISI atlas..., 1983). Благодаря усилиям А.Н. Северцова (1912, 1939), Н.И. Вавилова (1920, 1931), Л.С. Берга (1922, 1977), А.С. Серебровского (1924, 1973), И.И. Шмальгаузена (1938, 1968) и других исследователей эволюционная биология имеет прочную традицию в отечественной науке.

Современные исследования в области эволюционной биологии требуют соединения детальной зоологической основы (знаний филогении, таксономической структуры и экологических особенностей группы) с генетическими исследованиями механизмов и факторов эволюционной динамики. Только некоторые группы животных в настоящее время достаточно подробно изучены в указанных аспектах и потому могут считаться модельными для решения эволюционных проблем. Одной из таких модельных групп являются лососевые рыбы сем. Salmonidae, которые уже много десятилетий изучаются с морфологических, физиологических, экологических, генетических, молекулярно-биологических и других позиций. На различных основах создавались схемы филогении и системы данной группы рыб, высказывались гипотезы о факторах и механизмах их эволюции. Однако до сих пор отсутствуют исследования, обобщающие на единой методической основе особенности дифференциации лососевых рыб по признакам разного качества (морфологическим, экологическим, молекулярно-генетическим) на разных уровнях таксономической иерархии - от высших таксонов до внутривидовых. Только такие разработки в сочетании с данными биогеографии и палеонтологии могут служить естественной основой для создания целостной картины эволюции группы.

В то же время лососевые рыбы имеют первостепенное хозяйственное значение - их вылов ранее в СССР, а ныне в России в отдельные годы превышает 200 тыс. т. Одна из наиболее актуальных задач лососевого хозяйства Дальнего Востока - определение особенностей популяционной структуры промысловых видов тихоокеанских лососей, в

частности, горбуши. Другая важная задача - дифференциация рыбопромысловых единиц у нетрадиционных объектов лососевого промысла - гольцов. Обе названные проблемы предполагают решение фундаментальных вопросов современной ихтиологии - выяснение основ внутривидовой дифференциации и построение филогенетической системы рыб. Таким образом, исследования эволюционной биологии лососевых рыб имеют комплексный характер и предполагают решение фундаментальных проблем как зоологии, так и ихтиологии.

Основная цель проведенного исследования заключается в разработке фундаментальных вопросов филогении и таксономической дифференциации лососевых рыб, решение которых позволяет установить основные черты эволюционной биологии данной группы. Одновременно предполагается уточнить особенности популяционной организации видов тихоокеанских лососей, имеющих важное рыбохозяйственное значение.

При выполнении работы были поставлены следующие задачи.

1. Провести критический анализ современных течений биологической классификации и на этой основе разработать методическую схему изучения филогении и систематики лососевых рыб, учитывающую специфику разных уровней таксономической иерархии.

2. Разработать на основе соединения данных по морфологической и генетической дифференциации новую филогенетическую схему и систему высших таксонов сем. Salmonidae.

3. Рассмотреть на основе синтеза морфологических, экологических и генетических данных родственные взаимоотношения видов, а также систематику тихоокеанских лососей и гольцов - двух филумов лососевых рыб, представители которых занимают по сути дела различные адаптивные зоны.

4. Определить главные направления и факторы внутривидовой дифференциации лососевых рыб.

5. Уточнить особенности популяционной структуры горбуши и нерки - двух близкородственных видов тихоокеанских лососей, имеющих важное рыбохозяйственное значение.

6. На основе изучения взаимодействий различных группировок тихоокеанских лососей и гольцов уточнить фундаментальные черты и разработать операциональные критерии вида у рыб, определить ведущие факторы видообразования.

7. Установить основные закономерности эволюции лососевых рыб на разных уровнях таксономической иерархии и создать эволюционный сценарий, описывающий особенности расселения и формирования во времени таксонов лососевых.

Полагаем, что в результате наших исследований получены следующие новые результаты 1) разработан и апробирован на лососевых рыбах новый методический подход к биологической классификации, сочетающий наиболее плодотворные принципы эволюционной систематики с количественными методами фенетики и кладизма; 2) созданы оригинальные схемы филогенетической и таксономической структуры тихоокеанских лососей, гольцов и высших таксонов лососевых рыб:

3) разработана новая популяционно-генетическая модель "флуктуирующих стад", объясняющая особенности внутривидовой дифференциации горбуши; 4) определены основные направления внутривидовой дифференциации лососевых рыб - популяционное и эпигенетическое, различающиеся факторами и механизмами эволюционной динамики и обуславливающие двойственный характер микроэволюции группы; 5) обоснована оригинальная концепция вида, исходящая из представлений о единстве эндогенных и экзогенных интегрирующих факторов; на этой базе разработаны операциональные критерии вида у лососевых рыб; 6) установлены особенности дифференциации различных по качеству групп признаков (морфологических, генетических, экологических) у лососевых рыб, определены наиболее вероятные способы видообразования, последовательность формирования во времени таксонов и пути их расселения.

Кроме того в нашей работе получены результаты, имеющие прикладное значение. Уточнены таксономический состав и диагностика видов фауны лососевых рыб России, что позволяет более четко дифференцировать рыбопромысловые единицы, а также определить таксоны лососевых с уникальным или исчезающим генофондом, нуждающиеся в охране. Разработана оригинальная модель популяционной организации горбуши - система "флуктуирующих стад", предполагающая принципиальные изменения в существующих методах оценки запасов, прогнозирования численности промысловых подходов и хозяйственной эксплуатации этого важнейшего на Дальнем Востоке вида лососей.

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность сотрудникам Института биологии моря ДВО РАН А.А. Ананьеву, А.М. Броневскому, В.В. Ефремову, Л.В. Ильиной, А.И. Карпенко, Ю.Ф. Картавцеву, оказавшим помощь в сборе и первичной обработке материала. Я признателен Р.М. Викторовскому, Л.А. Животовскому, И.А. Черешневу за плодотворное обсуждение проблем эволюционной биологии, а также Е.А. Дорوفеевой и К.А. Савvaitовой за конструктивную критику моих взглядов на филогению и систему гольцов и высших таксонов лососевых рыб. Работа выполнена при финансовой поддержке Международного научного фонда (гранты: NOF3 *фф*, NOF3#).

МЕТОДОЛОГИЯ, МАТЕРИАЛИ И МЕТОДЫ

1.1. Методология эволюционных исследований

Ф. Добжанский (Dobzhansky, 1937) в свое время отмечал, что к проблеме эволюции можно подойти двумя разными путями. Во-первых, можно установить последовательность эволюционных событий при формировании таксонов, как они фактически происходили в прошлой истории различных групп организмов. Во-вторых, можно изучить механизмы, которые вызывают эволюционные изменения. Понятно, что и в первом, и во втором случае теоретически допустимы как экспериментальный, так и описательный подходы. Однако на пути экспериментальных исследований в области эволюционной биологии чаще всего непреодолимым препятствием встают временные масштабы эволюционных процессов. Как известно, в зависимости от скорости протекания процессов применяют одну из трех шкал биологического времени - метаболическую, онтогенетическую или эволюционную (Уоддингтон, 1970а). Длительность эволюционных событий, как правило, на несколько порядков превышает продолжительность жизни наблюдателя. Поэтому главным методом исследования в эволюционной биологии служит подход, позволяющий реконструировать эволюционные события, происходящие во времени на основе оценок дифференциации групп биологических объектов на фиксированном временном срезе (Майр, 1968, 1971; Старобогатов, 1985). Такой подход С.В. Мейен (1984) назвал "процессуальной реконструкцией". Очевидно, по степени достоверности следует различать процессуальные реконструкции филогенеза, основывающиеся на эволюционной классификации эволюционных гипотез, возникающих на втором этапе исследования; он будет во многом определяться достоверностью филогенетической реконструкции, которая, в свою очередь, обусловлена надежностью классификационных построений - единственного в настоящее время подхода, позволяющего реконструировать филогенез различных групп организмов. Таким образом, мы приходим к выводу об исключительной важности биологической классификации не только для решения вопросов систематики, но и для исследований в области эволюционной биологии. Под термином "классификация" биологи понимают два явления. Первое - результат деятельности таксономиста. Второе - процесс упорядочения объектов по их неслучайным отношениям (сходства или родства). Для разграничения понятий отметим, что, вслед за Э. Майром (1971), под термином "систематика" мы будем рассматривать науку о разнообразии и взаимоотношениях организмов (не только филогенети-

ческих отношениях, но и других биологических взаимодействиях индивидов); под термином "таксономия" будем понимать теорию и практику биологической классификации. Предполагают, что способность к классификации является фундаментальным интуитивным свойством человека и животных (Hedgpeth, 1961; Сокал, 1980). Тем не менее, в последнее время успешно развивается математическая теория классифицирования (Воронин, 1985) и бурно прогрессируют количественные методы биологической классификации (Сокал, 1980; Felsenstein, 1982).

В настоящее время в биологической классификации существуют три главных конкурирующих друг с другом течения - эволюционная систематика, фенетика и кладизм, каждое из которых предлагает для решения классификационной задачи достаточно различные методические подходы (Майр, 1971; Рьюз, 1977). Это, в свою очередь, может привести к различным результатам классификации одних и тех же объектов и соответственно к различным филогенетическим реконструкциям. Поэтому представляется необходимым, не претендуя на доскональный обзор, провести краткий критический анализ основных позиций названных школ биологической классификации и выбрать наиболее плодотворные подходы, отвечающие задаче реконструкции филогении лососевых рыб.

Традиции школы (вернее, многих школ) эволюционной систематики восходят к Ч. Дарвину (1939), который полагал, что в биологической классификации заключено нечто большее, чем простое сходство объектов, и что близость происхождения форм является единственной известной причиной сходства. Анализируя теоретические взгляды современных последователей эволюционной систематики (Майр, 1947, 1971; Симпсон, 1948; Красилов, 1977; Татаринов, 1977, 1978, 1979, 1985; Расницын, 1983) и отбрасывая мало значащие в данном случае детали, можно заключить, что, с позиций данного направления классификации, объекты должны разделяться на группы в соответствии с их патристическим (эволюционно значимым) сходством, которое оценивается по важным для понимания адаптиациогенеза признакам. Как правило, таких признаков оказывается немного. Для их гомологизации используют несколько критериев (Любищев, 1982), главными из которых являются следующие: положение признака в общем плане организма и относительно его частей (топологический критерий), особенности строения признака, непрерывная связь признаков у таксонов в неонтологической или палеонтологической системе. Перечисленные критерии позволяют определить, какие конкретно признаки у сравниваемых объектов будут гомологичными. Этот аспект проблемы гомологии называют трансформационным (Шаталкин, 1988).

Важным достижением эволюционной систематики следует считать разработку основ теории описания объектов - мерономии (Мейен, 1978). Согласно мерономии, для полноценного описания организма необходимо учитывать его естественное членение на блоки-мероны разного уровня. Мероны высшего уровня совпадают с уровнями

биологической организации объектов - молекулярным, клеточным, органным, организменным. Внутри их имеется каскад меронов более низкого ранга, например, отдельные кости скелета и их функциональные системы. Эволюционная систематика использует в своих построениях палеонтологические данные, учитывает как последовательность дивергенции объектов, так и различия в темпах их эволюции, анализирует адаптациогенез и дает эволюционную трактовку дендрограмм. Предполагается, что параллелизмы не менее вероятны и существенны в эволюции таксонов, чем дивергенция. Родственные отношения объектов классификации визуализуются древовидным графом.

Ключевой операцией в эволюционной систематике, позволяющей отобрать важные для понимания адаптациогенеза признаки и на этой основе выявить патриотическое сходство объектов, является априорное филетическое взвешивание (или категоризация) признаков. С другой стороны, именно процедура филетической категоризации - наиболее уязвимый для критиков прием эволюционной систематики. Дело в том, что эта операция пока недостаточно формализована и выполняется исследователем скорее интуитивно, на основе его представлений об общем характере эволюционного процесса. Понятно, что представления разных систематиков о формах и темпах эволюции могут достаточно сильно различаться. Соответственно оказываются разнообразными и часто противоречивыми критерии филетического взвешивания признаков в эволюционной систематике (Farris, 1969; Лебедкина, 1980; Дерябин, 1982; Песенко, 1982; Розанов, 1985; Quartau, Davies, 1985). Так, Э. Майр (1971) приводит 6 операциональных критериев высокого филетического веса признаков: 1) сложность признака; 2) оригинальность для данной морфоклины; 3) стабильность в пределах группы; 4) монотетичность; 5) отсутствие связи с частными адаптациями; 6) филетическая (но не функциональная) связь с другими признаками. Очевидно, делая акцент на том или ином критерии филетической категоризации признаков, систематик выберет разные наборы "таксономически ценных" признаков и соответственно может получить различные классификационные и филогенетические схемы одной и той же группы организмов.

В связи с различиями взглядов на критерии филетической категоризации признаков в англоязычных странах возникло два течения эволюционной систематики - "генетисты" и "генеалогисты" (Рьюз, 1977). В центре внимания "генетистов", одним из представителей которых является Э. Майр, находятся сходство и различие неонтологических объектов классификации по генам и генным комплексам. Таксономический вид "генетисты" формируют на основе репродуктивной (популяционно-биологической) концепции (Майр, 1968, 1971). "Генеалогисты", сторонником которых является Д. Симпсон, акцентируют внимание на признаках, отражающих филогенетическую историю группы и широко привлекают палеонтологические данные для реконструкции филогенеза. Таксономический вид "генеалогисты" формируют, согласуясь с эволюционной концепцией вида (Симпсон,

1948; Шаталкин. 1984). В СССР, а ныне в России распространено еще одно течение эволюционной систематики — "морфобиологическая" классификация. Один из теоретиков данного направления К.А. Юдин (1970, 1974а, б) считает, что классификация должна строиться на основе анализа адаптиогенезов. Соответственно наибольший филетический вес должны иметь признаки, маркирующие генезис морфофункциональных систем организмов в связи с историей становления изучаемой группы. По этой методологии созданы системы высших таксонов тресковых и сельдевых рыб (Световидов, 1946, 1948, 1952). К.А. Юдин (1974б) отмечал, что методы "морфобиологической" классификации в настоящее время разработаны лишь для высших таксонов, начиная с уровня семейства. Близкую к данному направлению эволюционной систематики позицию занимает В.А. Красилов (1973, 1977, 1986), который полагает, что наибольший филетический вес имеют адаптивно значимые признаки, отражающие дифференциацию таксонов по "адаптивным ячейкам" экосистемы.

Фенетика исторически восходит к трудам М. Адансона (Adanson, 1757), впервые применившего для классификации организмов большое число априорно невзвешенных признаков. В конце прошлого века Ф. Хайнке (Heinke, 1898) использовал данный подход для разделения популяций сельдевых рыб. Однако наиболее мощное развитие методы фенетики (или числовой таксономии) получили в конце 50-х годов, после появления высокоэффективных компьютеров (Sneath, 1957; Michener, Sokal, 1957). Современная теория фенетики (Сокэл. 1967, 1968; Блэкит, 1968; Blackith, Reyment, 1971; Sneath, Sokal, 1973; McNeil, 1979) опирается на следующие положения. Объекты классификации (операбельные таксономические единицы - ОТЕ) разделяются по группам на основе количественных оценок их парного сходства, вычисляемого по большому числу (от десятков до сотен) априорно невзвешиваемых признаков. Проводится лишь апостериорное взвешивание признаков по их информационной ценности для дифференциации группировок. Для гомологизации признаков применяют критерий "оперативной" гомологии (Сокэл, 1967), который по сути совпадает с топологическим критерием и критерием строения, принятыми в эволюционной систематике. Для выявления родства объектов используют интегральные оценки сходства по комплексу признаков, т.е. учитывают только анагенетическую (горизонтальную) компоненту дифференциации, обусловленную различиями в темпах эволюции ОТЕ. Палеонтологические данные при построении фенограммы не учитываются. Анализ адаптогенеза и эволюционная трактовка фенограмм считаются несущественными и потому не производятся.

В фенетике не принято проводить разграничение групп признаков по системам меронов для априорного определения полноценности описания объектов классификации. Однако здесь существуют достаточно эффективные приемы апостериорных количественных оценок устойчивости границ группировок или их связей в зависимости от числа и дифференцирующего качества признаков (Sneath, Sokal, 1973; Astolfi et al., 1978). Теоретической основой таких оценок служит аксиома

"асимптотического соответствия" (Сокэл, 1968), согласно которой по мере увеличения числа признаков в комплексе перестройки классификационной системы асимптотически уменьшаются. Заметим, что математическая теория классификации однозначно определяет зависимость числа признаков от числа объектов классификации: признаков и их дискретных состояний должно быть в несколько раз больше, чем ОТЕ (Дородницын и др., 1976). В противном случае классификационная система будет нести ложную информацию о взаимоотношениях сравниваемых объектов. Важным достижением фенетики следует признать разработку достаточно многообразных и мощных количественных методов оценки сходства объектов. Эти методы позволяют классифицировать большое число ОТЕ по многим признакам, а также разграничивать криптические формы - виды-двойники и внутривидовые группировки.

Суть методов фенетики сводится к сопоставлению фенотипических особенностей ОТЕ в многомерном пространстве признаков и, далее, к получению количественных интегральных оценок парного сходства (или различия) объектов классификации, на основе которых производится визуализация отношений ОТЕ в виде древовидного или сетевого графов (методы кластер-анализа), а также в виде облака точек в пространстве более низкой размерности, чем число признаков (методы ординации). Показано, что методы кластер-анализа и ординации находятся в отношении дополнительности: первые лучше отражают взаимосвязи фенетически близких ОТЕ, вторые - удаленных групп ОТЕ (Крускал, 1980). Имеется большое число руководств по математическим методам классификации многомерных данных, используемым в фенетике (Андерсон, 1963; Блэкит, 1968; Blackith, Reyment, 1971; Anderberg, 1973; Sneath, Sokal, 1973; Айвазян и др., 1974; Дюран, Одел, 1977; Андреев, 1980; Классификация..., 1980; Афири, Эйзен, 1982; Мандель, 1988). Поэтому подробно останавливаться на этом вопросе мы не будем. Отметим лишь, что в биологической классификации из методов снижения размерности фенетического пространства чаще всего используют различные алгоритмы иерархического и сетевого кластер-анализов (Пао, 1980), а также аппарат ординации - главные компоненты и канонические переменные (Афифи, Эйзен, 1982). Для классификации внутривидовых форм предпочтительнее использовать методы ординации и сетевого кластер-анализа, поскольку они по своей методологии лучше соответствуют характеру эволюционного взаимодействия группировок на данном уровне таксономической иерархии (Пао, 1980).

Кладизм (или кладистика) как направление в эволюционной классификации сформировался сравнительно недавно благодаря работам В. Хеннига (Hennig, 1950). В настоящее время эта школа доминирует в Северной Америке и многих странах Западной Европы, в том числе при исследовании филогении рыб (Cohen, 1984; Smith, 1988). Рассматривая теоретические положения кладизма (Hennig, 1966; Platnick, 1978a, b. 1979, 1980; Nelson, 1978; Hull, 1979; Nelson, Platnick, 1981; Шаталкин, 1986, 1988; Павлинов, 1988), можно заключить, что с

позиций данного течения в биологической классификации объекты должны разделяться на группы на основе их синапоморфного сходства, т.е. сходства по общим производным (апomorphicным) признакам. Сходство объектов по плезиоморфным, т.е. унаследованным от общего предка, признакам при кладистской классификации в расчет не принимается. Родство объектов оценивают по характеру ветвления древовидных (обычно дихотомических) кладограмм, отражающих последовательность и относительное время дивергенции таксонов. Для этой операции разработаны специальные алгоритмы количественной оценки (Fanis, 1970, 1978; Felsenstein, 1978, 1982). Таким образом, кладизм при оценке родства учитывает только дивергентную (вертикальную) компоненту дифференциации форм. Палеонтологические данные при построении кладограмм обычно не учитываются. Анализ адапциогенеза и эволюционная трактовка кладограмм также вынесены за рамки собственно классификационной процедуры. Предполагается, что параллелизмы в эволюции таксонов играют гораздо меньшую роль, чем дивергенция. Соответственно различия в темпах эволюции форм считают несущественными.

Ключевой операцией в кладизме является филетическая категоризация признаков. Полярность признаков (плезиоморфные и апomorphicные состояния) устанавливаются на основе данных анализа гомологичных признаков у так называемой "внешней группы" - ближайших родственных видов вне исследуемого таксона. Заметим, что критерии гомологии признаков имеют в кладизме более жесткие рамки, чем в эволюционной систематике и фенетике. Кроме трансформационного аспекта проблемы гомологии, принятого в эволюционной систематике и фенетике, кладизм рассматривает также таксический аспект данной задачи, суть которого - оценить, какого объема группу объектов классификации характеризуют гомологичные структуры (Шаталкин, 1988). В общем случае таксические гомологии представляют собой апomorphicные признаки (синапоморфии группы объектов). Такое уточнение критериев гомологии позволяет разделять предковые признаки (трансформационный аспект) и производные синапоморфные признаки (таксический аспект). Кладисты включают в состав монофилетических групп только объекты, выделяемые по таксическим гомологиям (синапоморфиям). Для разграничения понятий такие группы называют гомофилетическими. Последователи эволюционной систематики и фенетики признают монофилетическими не только голофилетические, но и парафилетические группы, которые выделяются по синплезиоморфиям, т.е. по всем трансформационным гомологиям. Таким образом, процедура филетического взвешивания признаков в кладизме достаточно строго формализована и имеет вполне логичную, на наш взгляд, основу.

Вместе с тем методы кладизма оказываются, как правило, малоэффективными в случае классификации криптических форм, в первую очередь - внутривидовых группировок. Это обусловлено тремя обстоятельствами. Во-первых, малым числом пригодных для анализа синапоморфий. Во-вторых, сложностями при выделении "внешней

группы", особенно по отношению к другим популяциям одного вида. В-третьих, невозможностью в большинстве случаев адекватно представить эволюционные взаимодействия популяций одного вида древо-видной схемой, поскольку на данном уровне таксономической иерархии процессы разделения одной популяции на несколько и слияния нескольких популяций в одну теоретически равновероятны.

Главные различия эволюционной систематики, фенетики и кладизма обобщены в табл. 1.1. Критический обзор современных течений в биологической классификации показывает, что каждое направление имеет свои достоинства и недостатки. Так, эволюционная систематика накопила богатые традиции эволюционной интерпретации дендрограмм и анализа адаптациогенеза: учитывает в классификации как анагенетическую, так и дивергентную компоненты дифференциации объектов (мерономии); использует наиболее прогрессивный критерий адекватности классификации - прогностичность в отношении неизвестных признаков или особенностей расселения таксона. В то же время в эволюционной систематике отсутствуют методы количественной оценки отношений объектов, что существенно затрудняет классификацию криптических форм, а также большого числа объектов по многим признакам. Апостериорные критерии оценки адекватности набора признаков отсутствуют. Критерии априорного филетического взвешивания признаков многообразны, противоречивы и, как правило, не формализованы, что затрудняет создание воспроизводимых классификаций.

Фенетика разработала эффективные и строго формализованные методы количественной классификации многих объектов по большому числу признаков, в том числе пригодные для дифференциации криптических форм. Имеются апостериорные критерии количественной оценки адекватности набора признаков, что позволяет создать воспроизводимые классификации. Вместе с тем фенетика исходит из порочного принципа равного приоритета любых признаков; учитывает только анагенетическую (горизонтальную) компоненту дифференциации объектов; отвергает необходимость эволюционной трактовки фенограмм и анализ адаптациогенеза.

Кладизм располагает хорошо формализованной и детально разработанной процедурой филетической категоризации признаков, позволяющей на основе количественных оценок синапоморфного сходства объектов выявить последовательность их дивергенции во времени. Использует более строгие критерии гомологизации признаков и формирования монофилетических таксонов. Анализ адаптациогенеза и эволюционная трактовка кладограмм производятся после выявления филогенетической и таксономической структуры группы, что вполне оправдано с методологических позиций. С другой стороны, кладизм учитывает только дивергентную (вертикальную) компоненту эволюционной дифференциации объектов; предполагает, как правило, строгую дихотомию филумов: малоэффективен для разграничения криптических форм; использует в принципе порочный метод оценки адекватности классификации — критерий экономии, минимизирующий параллелизмы признаков в ветвях кладограммы.

Таблица 1.1. Основные отличия трех современных подходов к биологической классификации

№	Параметр	Эволюционная систематика	Фенетика	Кладизм
1.	Критерии гомологии признаков	Трансформационные	Трансформационные	Трансформационные и таксические
2.	Критерии априорного взвешивания признаков	Разнообразны и противоречивы	Отсутствуют	Оценка полярности методом внешней группы
3.	Число используемых признаков	Мало	Много	Мало
4.	Оценки адекватности набора признаков	Отсутствуют	Имеются	Отсутствуют
5.	Метрономическое разграничение групп признаков	Используется	Не используется	Не используется
6.	Количественные оценки отношений объектов	Отсутствуют	Имеются	Имеются
7.	Эффективность классификации криптологических объектов	Низкая	Высокая	Низкая
8.	Критерий родства объектов	Патристическое сходство	Фенотипическое сходство	Последовательность дивергенции
9.	Структурный тип графа отношений объектов	Древовидный	Древовидный и сетевой	Древовидный
10.	Принцип дихотомии графа отношений объектов	Отсутствует	Отсутствует	Желателен
П.	Состав монофилетических групп	Голофилетические и парафилетические	Голофилетические и парафилетические	Голофилетические
12.	Различия в темпах эволюции объектов (анагенетическая компонента)	Учитываются	Учитываются	Не учитываются
13.	Различия в последовательности возникновения объектов (дивергентная компонента)	Учитываются	Не учитываются	Учитываются
14.	Палеонтологические данные	Учитываются	Не учитываются	Не учитываются
15.	Анализ адаптационности	Используется	Не используется	Не используется
16.	Критерий адекватности классификации	Прогностичность	Воспроизводимость	Принцип экономии
17.	Критерий ранга таксона	Масштаб патристического сходства	Масштаб фенотипического сходства	Порядок дивергенции

Как следует из проведенного анализа различных течений биологической классификации, эволюционная систематика, фенетика и кладизм дополняют друг друга во многих методических аспектах. Ряд исследователей указывает на возможность создания единой методологии классификационных и филогенетических построений путем синтеза наиболее плодотворных приемов названных школ биологической классификации (Майр, 1971; Sneath, Sokal, 1973; Павлинов, 1988). Видимо, эта идея может быть реализована при изучении эволюционной биологии лососевых рыб. На наш взгляд, соединение наиболее эффективных и адекватных нашей задаче принципов эволюционной систематики, а также формализованных методов фенетики и кладизма позволяет предложить схему исследования, состоящую из пяти последовательных этапов.

1. Создать разностороннее и полноценное описание объектов классификации на основе принципов мерономии. Для этого необходимо использовать признаки разного качества, представляющие, по возможности, различные мероны высшего уровня иерархии - молекулярный, клеточный, органнй и организменный. У лососевых рыб для описания названных меронов использовали соответственно молекулярно-генетические, кариологические, морфологические и экологические признаки.

2. Получить количественную оценку горизонтального сходства объектов по достаточно большому числу признаков разного качества на основе соответствующих методов фенетики. Выявить компактные группы объектов и установить их связи. При необходимости провести оценку устойчивости классификации в зависимости от числа и качественного состава признаков в наборе.

3. Провести филетическую категоризацию признаков на основе методов кладизма. Определить синапоморфии и построить кладограмму, указывающую последовательность дивергенции объектов во времени, т.е. их вертикальное сходство. Выявить голофилетические и парафилетические группировки.

4. Построить филограмму, соединяющую анагенетическую и дивергентную компоненты эволюционной дифференциации объектов. Определить при необходимости границы видов и установить систему монофилетических таксонов.

5. Установить основные черты эволюционной биологии группы (особенности дифференциации различных по качеству групп признаков, механизмы и последовательность во времени дивергенции таксонов, пути их расселения), используя результаты предыдущего этапа исследования, имеющиеся палеобиологические и палеогеографические данные, а также существующие теоретические представления о механизмах и факторах адапациогенеза.

В силу отмеченной выше специфики процессов популяционной дифференциации, третий и четвертый этапы исследования приходится исключать при изучении микроэволюции внутривидовых группировок. В связи с этим заметим, что Э. Майр (1971, с. 241) писал; "(филетическое) взвешивание (признаков) приобретает тем большее значение,

чем выше уровень категории таксона, положение которого мы пытаемся определить". Таким образом, исключение указанных этапов исследования в данном случае представляется оправданным. Некоторые дополнительные соображения о методологии изучения внутривидовой дифференциации лососевых рыб приведены в главе 5.

1.2. Материал и методы

В основу работы положен материал по лососевым рыбам, собранный автором в период с 1971 по 1992 годы в экспедициях Института биологии моря ДВО РАН на Камчатке, Сахалине, Чукотке, материковом побережье Охотского моря, в Приморье, а также на Кольском полуострове и Таймыре.

Отлов рыбы производили ставными сетями и закидными неводами с ячеей различного размера, а также спиннингом. После отлова проводили биологический анализ рыб (Правдин, 1966), изучали их морфологические и экологические особенности. Популяционно-генетические и кариологические исследования проводили совместно с Е.М. Анбиндером, В.В. Ефремовым, Л.В. Ильиной, Ю.Ф. Картавцевым.

Исследованы морфологические особенности более чем у 8200 экз. лососевых рыб (сем. Salmonidae), принадлежащих к 33 видам, а также у более 100 экз. сиговых (сем. Coregonidae) и хариусовых (сем. Thymallidae) рыб, относящихся к 8 видам и 4 родам. Краниологические признаки изучены у 1563 экз. гольцов, 640 экз. тихоокеанских лососей, 233 экз. лососевых рыб, представляющих все высшие таксоны сем. Salmonidae, а также более чем у 100 экз. сиговых и хариусовых рыб. Краниологический материал по американским видам гольцов в обмен на наши коллекции предоставили проф. К. Линдси (Университет Бригганской Колумбии, Канада) и проф. Р. Бенке (Университет Колорадо, США). Кроме того, были просмотрены краниологические коллекции лососевых рыб, собранные сотрудниками Зоологического института РАН Е.А. Дорофеевой и Г.Х. Шапошниковой. Названным лицам выражаем свою искреннюю признательность. Экстерьерные (морфологические) особенности исследованы (с участием сотрудников Института биологии моря ДВО РАН А.А. Ананьева, А.И. Карпенко, Ю.Ф. Картавцева, сотрудников Института общей генетики РАН, возглавляемых Л.А. Животовским) у более чем 4500 экз. горбуши (83 выборки), 1065 экз. нерки (24 выборки) и 335 экз. гольцов.

Для изучения краниальной анатомии высших таксонов лососевых рыб, тихоокеанских лососей и гольцов разработаны оригинальные схемы оценки признаков. Расположение костей в черепе лосося изображено на рис. 1.1. Схема оценок краниологических признаков высших таксонов лососевых рыб описана в главе 2 (см. табл. 2.1). Краниологические признаки тихоокеанских лососей оценивали в трех различных шкалах измерений - количественной, балльной и номинальной. В количественной шкале у тихоокеанских лососей измеряли 48 признаков (рис. 1.2), которые для нивелирования размерной измен-

чивости и выявления различий формы костей превращали в индексы". Индексы вычисляли по следующим формулам:
Supraethmoideum $SE1=5/2$, $SE2=3/1$, $SE3=(2-3)/1$, $SE4=2/1$, $SE5=4/1$, $SE6=1/S$;
Frontale: $FR1=8/6$, $FR2=7/6$, $FR3=9/8$, $FR4=10/8$, $FR5=10/7$, $FR6=6/S$;
Praemaxillare: $PMX1=12/11$, $PMX2=13/11$, $PMX3=11/S$;
Maxillare: $MX1=15/18$, $MX2=16/14$, $MX3=17/18$, $MX4=18/14$, $MX5=14/S$;
Dentale: $DN1=21/23$, $ND2=22/23$, $ND3=22/20$, $ND4=19/20$, $ND5=20/S$;
Vomer: $VO1=26/24$, $VO2=28/26$, $VO3=28/24$, $VO4=27/25$, $VO5=24/S$;
Parasphenoideum: $PS1=30/29$, $PS2=32/33$, $PS3=31/29$, $PS4=36/S$, $PS5=33/35$, $PS5=S/(29+30)$, $PS7=33/34$;
Glossohyale: $GH1=39/38$, $GH2=40/38$, $GH3=41/38$, $GH4=38/S$;
Nyomandibulare: $HM1=43/42$, $HM2=44/43$, $HM3=44/42$, $HM4=42/S$;
Praeoperculum: $PO1=45/46$, $PO2=47/45$, $PO3=46/47$, $PO4=48/47$, $PO5=45/S$.

В балльной и номинальной шкалах у тихоокеанских лососей оценивали (соответственно в баллах от 1 до 9 или в частотах морф) 63 следующих признака.

Супраэтмоид: 1) относительная ширина головки, 2) величина угла между балками хвостового отдела, 3) выраженность латеральных лопастей хвостового отдела, 4) выраженность каудальных лопастей хвостового отдела, 5) глубина каудальной вырезки.

Лобная: 6) скошенность роstralного отростка, 7) выраженность роstralного выщипа, 8) относительная ширина орбитального отдела, 9) относительная длина орбитального края, 10) форма орбитального края, 11) глубина медиальной вырезки, 12) скошенность каудальной лопасти, 13) длина париетальной лопасти.

Межчелюстная: 14) высота роstralного края, 15) форма дорсального края тела кости; 16) выраженность восходящего отростка, 17) форма роstralного края восходящего отростка, 18) форма вентрального края кости.

Верхнечелюстная: 19) форма отдела, несущего зубы, 20) выраженность каудальной лопасти, 21) положение вершины дорсального гребня, 22) выраженность дорсального гребня, 23) выраженность ребра над зубным рядом, 24) протяженность зубного желоба роstralно, 25) протяженность зубного желоба каудально.

Нижнечелюстная: 26) скошенность роstralного отдела, 27) высота роstralного края, 28) высота лопасти восходящего отростка, 29) длина лопасти восходящего отростка, 30) относительная ширина лопасти нисходящего отростка, 31) относительная длина нисходящего отростка, 32) форма каудальной вырезки.

Сошник: 33) форма рукоятки, 34) относительная длина рукоятки, 35) выраженность латеральных лопастей на рукоятке, 36) выраженность гребня на дорсальной стороне головки, 37) выраженность гребня

Пример 31 (см. рис. 1.2) использовали как стандартный делитель (S) при вычислении индексов для всех костей черепа тихоокеанских лососей.

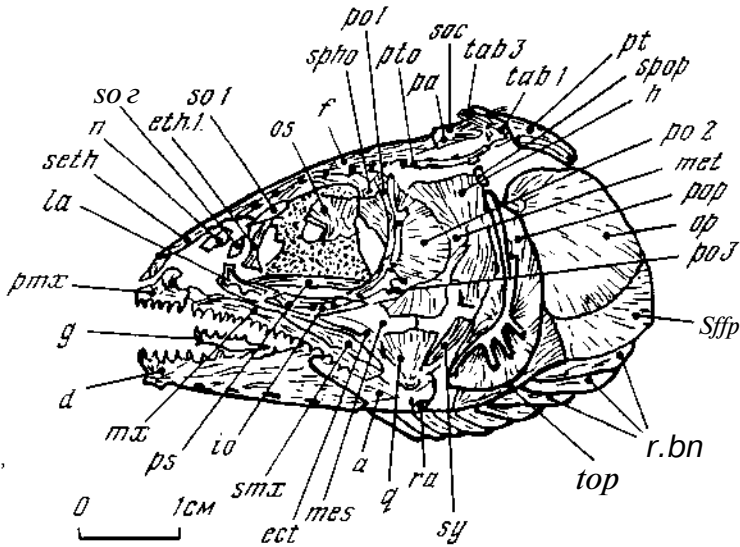


Рис. 1.1. Расположение костей в черепе лосося

a - angulare; *d* - dentale; *err* - ectoptengoideum; *elk* 1. - ethmoidale laterale; / - frontale; # - glossohyale; *h* - hyomandibulare; *io* - infraorbitale; *top* - interoperculum; *la* - lacrymale; *mes* - mebopterigoideum; *met* - metaptengoideum; *mx* - maxillare; *n* - nasale; *op* - operculum; *as* - orbithobphenoideum; *pa* - parietale; *pmx* - praemaxiUare; *pi* > - 1, 2. 3-postorbitaha. *pop* - praecoperculum; *ps* - parasphenoideum; *pi* - pobttemporale; *pin* - pleroticunv. (/ - quadraum; *ra* - retroarticulare; *r hr* - radii branchiostegi; *selh* - supraethmoideum; *smx* - supramaxillare; *so* 1,2 - supraorbitalia; *sac* - supraoccipitale; *sop* - suboperculum, . *spha* - iphenoticum; *spop* - suprapraeoperculum; *sy* - symplecticum; *lab* 1,2 - tabulare

на дорсальной стороне роstralного выроста, 38) выраженность гребня над зубным рядом.

Парасфеноид: 39) относительная длина этмоидального отдела, 40) относительная ширина этмоидального отдела, 41) форма латеральных краев орбитального отдела, 42) длина ventрального желоба, 43) положение боковых отростков, 44) угол между каудальными сторонами орбитального отдела, 45) длина мозгового отдела, 46) выраженность каудальных отростков, 47) выраженность гребня на ventральной поверхности мозгового отдела.

Язычная: 48) относительная длина кости, 49) общая форма пластинки, 50) форма ее роstralного конца, 51) форма ее каудального конца, 52) глубина ventрального желоба, 53) выраженность роstralной бульбы, 54) взаиморасположение зубных рядов, 55) относительная длина зубного ряда.

Подвесок: 56) длина ventральной лопасти, 57) глубина вырезки роstralного края кости, 58) ширина каудальной лопасти, 59) скошенность ventрального сочленовного отростка.

Предкрышка: 60) длина ventральной лопасти, 61) выраженность зубчиков на ventральном крае кости, 62) ширина ventральной лопасти, 63) ширина дорсальной лопасти.

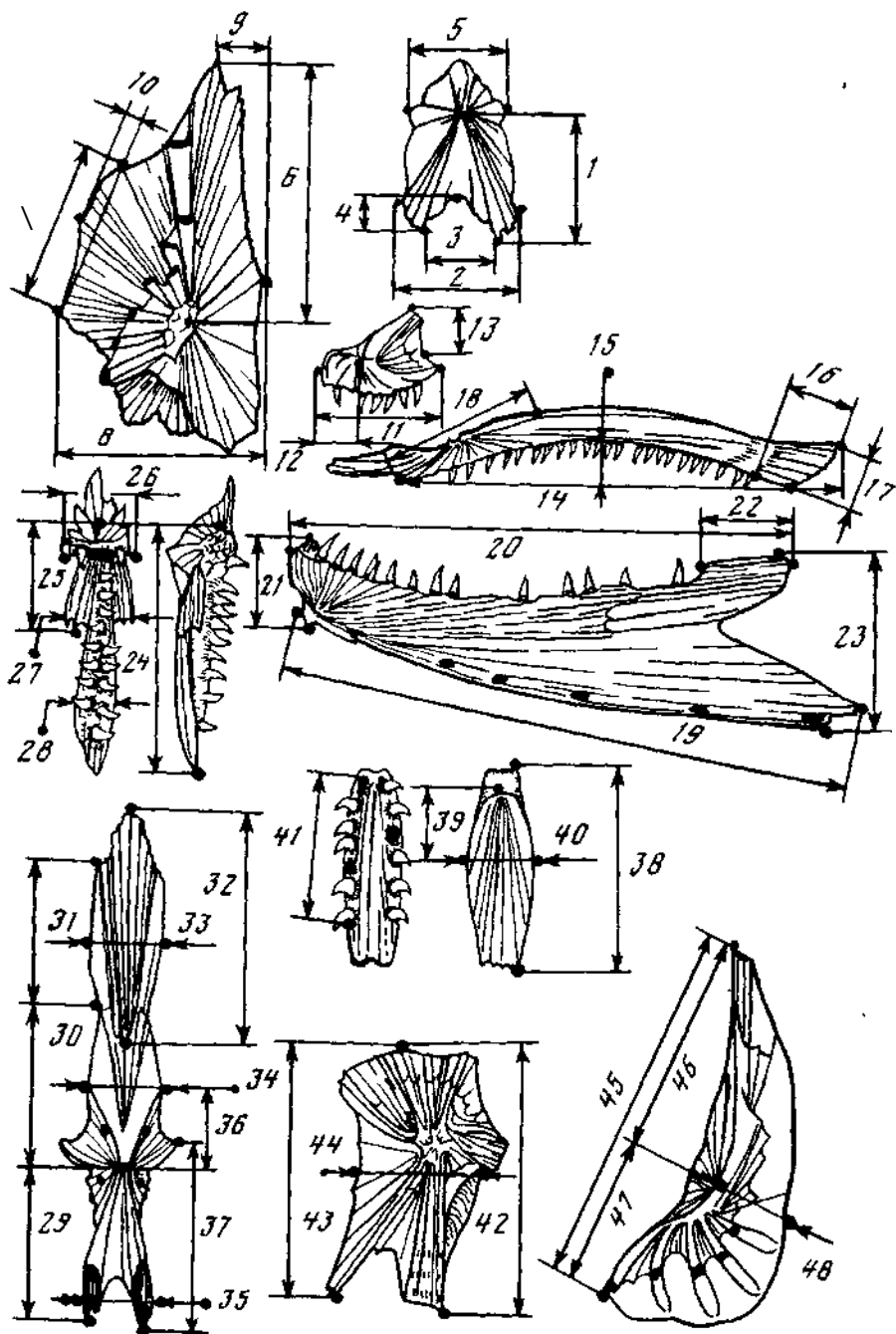


Рис. 1.2. Схема промеров костей черепа тихоокеанских лососей и форелей

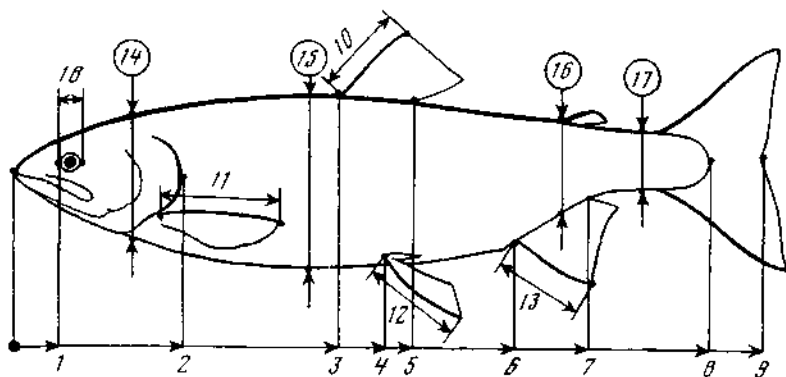


Рис. 1.3. Схема промеров нерки и горбуши

Признаки /-7 - горизонтальные проекции соответствующих промеров - остальные признаки указаны стрелками

Краниологические особенности гольца Палеарктики оценивали в шкале баллов от 0 до 4 по ранние опубликованной схеме (Глубоковский, 1980а), включающей 60 признаков (табл. 1.2). Для гольцов бассейна р. Камчатки, а также для сопоставления видов гольцов Голарктики разработаны специальные схемы оценки краниологических признаков (см. разделы 4.2 и 4.3).

Для работы по популяционной дифференциации нерки и горбуши мы совместно с сотрудником Института общей генетики РАН Л.А. Животовским модифицировали схему морфометрии лососей И.В. Правдина (1966), приспособив ее для массовых промеров рыб. У нерки измеряли 18 признаков (рис. 1.3), у горбуши - от 11 до 17 (промеры 8, 11, 12, 14, 15 и 16 были добавлены позже). Промеры преобразовывали во вторичные признаки по следующим формулам. Для нерки: $R=1$, $O=18$, $OP=2-(1+18)$, $C=2$, $HC=14$, $H=15$, $Ш=16$, $NM=17$, $OD=8-2$, $AD=3$, $PD=8-5$, $AV=4$, $AA=6$, $PL=8-7$, $VA=6-4$, $LD=5-3$, $HD=10$, $LA=7-6$, $HA=13$. $HP=11$, $HV=12$ (всего - 21 признак)

Для горбуши: $O=18$, $OP=2-(1+18)$, $C=2$. $NM=17$, $PD=9-5$, $AA=6$, $PL=9-7$, $AC=9$, $HD=10$, $HA=13$, $LA=7-6$, $DA=7-5$ (всего 12 признаков; в связи с высокой аллометрической изменчивостью выборок горбуши были апостериорно исключены признаки R , AD , LD).

Как известно, экстерьерные признаки лососей имеют компоненту изменчивости, не связанную с популяционной дифференциацией. Эта компонента обусловлена половым диморфизмом, размерной, возрастной и брачной изменчивостью. И.Ф. Правдин (1966) предлагал нивелировать данную компоненту морфологической изменчивости путем отношения исходных промеров к длине тела или его части. Однако таким методом далеко не всегда удается избавиться от аллометрической изменчивости, возникающей при росте и развитии брачного наряда лосося. Проблема аллометрического роста организмов была обстоятельно изучена Д. Хаксли (Huxley, 1932), а несколько позже В. Д'Арси Томпсоном (Thompson, 1948). На основе этих работ была предложена

Таблица 1.2. Краниологические признаки гольцов

№	Элемент черепа, признак	Балл и соответствующее ему ранжированное состояние признака		
		Морфа А	Морфа Б	Морфа В
<i>Хондрокраниум</i>				
1.	Длина крыши межглазничной перегородки относительно расстояния между каудальными отростками <i>pteiotica</i> (AA), %	80-65	64-50	49-35
2.	Длина этмоидального отдела относительно AA, %	42-64	65-88	89-112
3.	Выраженность бифуркации конца роострума	Конец роста рума слит	Слабо раздвоен	Конец роострума сильно раздвоен
4.	Ширина основания роострума относительно ширины крыши межглазничной перегородки, %	60-99	100-139	140-180
5.	Расстояние между каудальными концами крыльев этмоидального отдела относительно ширины основания роострума, %	85-114	115-144	145-180
6.	Длина крыльев этмоидального отдела относительно длины крыши межглазничной перегородки, %	55^10	39-25	24-10
7.	Положение переднего края <i>suriaos-сirite</i> относительно задних краев дорсальных фонтанелей	Заходит за уровень	На уровне	Не достигает уровня
8.	Задние отростки <i>.sphenoticum</i>	Выражены хорошо	Выражены слабо	Не выражены
9.	Положение переднего конца <i>ptegoticum</i> относительно заднего отростка <i>.sphenoticum</i>	Налегает на отросток	На уровне заднего края отростка	Не достигает заднего края отростка
10.	Ростральная ямка	Не выражена	Слабо выражена	Хорошо выражена
11.	Передняя этмоидальная фонтанель	Отсутствует	Тоже	Тоже
12.	Задняя этмоидальная фонтанель	"	"	"
13.	Медиальные фонтанели	"	"	"
<i>Супраэтмоид</i>				
14.	Длина кости относительно расстояния AA, %	82-74	73-60	59-45
15.	Ширина головки относительно длины кости. %	25-39	40-45	55-70

Продолжение таблицы 1.2.

№	Элемент черепа, признак	Балл и соответствующее ему ранжированное состояние признака		
		Морфа А	Морфа Б	Морфа В
16	Перетяжка между головкой и хвостом кости. %	Хорошо выражена	Слабо выражена	Отсутствует
17.	Длина хвоста относительно его ширины, %	Более 180	180-120	Менее 120
18.	Каудальный край кости	Заострен	Закруглен	Срезан
19.	Ширина хвоста относительно ширины головки. %	Менее 100	100-150	Более 150
<i>Лобная</i>				
20.	Длина переднего отдела (от переднего конца кости до точки изгиба канала сейсмодатчика) относительно максимальной ширины кости, %	185-151	150-126	125-100
21.	Ширина кости на уровне ethmoidale lateiale относительно максимальной ширины кости, %	Менее 61	61-70	Более 70
22.	Орбитальный край кости на ethmoidale lateiale	Закруглен		Имеет резкий излом
23.	Ростральный конец кости	Заострен		Срезан
<i>Пирасфеноид</i>				
24.	Длина этмоидального отдела относительно длины орбитального отдела. %	Менее 95	95-105	Более 105
25	Ширина этмоидального отдела относительно ширины орбитального отдела, %	Более 105	105-95	Менее 95
26.	Ширина слухового отдела относительно ширины орбитального отдела, %	Более 105	105-95	Менее 95
27.	Контур крыльев этмоидального отдела	Ланцетовидный		Конусовидный
28.	Перетяжка между каудальным концом орбитального отдела и боковыми отростками кости	Отсутствует	Слабо выражена	Хорошо выражена
29.	Положение вершин боковых отростков относительно границы орбитального и слухового отделов	Смещены		На уровне границы
30.	Вершины боковых отростков	Заострены		Срезаны (развоены)
<i>Сошник</i>				
31.	Высота центральной части рукоятки относительно ее ширины. %	Менее 95	95-105	Более 105

Продолжение таблицы 1.2.

№	Элемент черепа, признак	Балл и соответствующее ему ранжированное состояние признака		
		Морфа А	Морфа Б	Морфа В
32.	Максимальная ширина рукоятки относительно ширины головки, %	Более 105	105-95	Менее 95
33.	Длина рукоятки относительно длины головки, %	Более 200	200-120	Менее 120
34.	Киль на дорсальной стороне кости	Отсутствует	Только на головке	Хорошо выражен
35.	Высота головки относительно ее ширины. %	Менее 85	85-105	Более 105
36.	Гроздь зубов, свисающая под рукояткой кости	Хорошо выражена	Слабо выражена	Отсутствует
<i>Межчелюстная</i>				
37.	Седловидная вырезка на переднем крае восходящего отростка	Хорошо выражена	Слабо выражена	Отсутствует
38.	Высота кости относительно длины ее вентрального края, %	Более 80	80-70	Менее 70
39.	Положение восходящего отростка	Направлен вертикально		Скошен назад
<i>Верхнечелюстная</i>				
40.	Средний (несущий зубы) отдел кости	Выгнут вверх	Направлен горизонтально	Прямой
41.	Задний (свободный от зубов) отдел кости	Скошен вниз		Скошен вверх
42.	Задний отдел кости	Короткий и низкий (ниже среднего отдела кости)		Длинный и высокий (выше среднего отдела кости)
43.	Киль на дорсальной стороне	Хорошо выражен	Слабо выражен, короткий	Отсутствует
44.	Ребро над зубным рядом	Хорошо выражено	Слабо выражено	Отсутствует
45.	Вентральный край кости	Прямой	Слегка выпуклый	Сильно выпуклый
46.	Положение лопасти восходящего отростка	Сдвинута каудально уровня конца нисходящего отростка		Сдвинута рострально
47.	Высота лопасти восходящего отростка относительно ее длины, форма дорсального края лопасти	Более 50, 50-40 край с резким изломом		Менее 40, край безизлома

Продолжение таблицы 12.

№	Элемент черепа, признак	Балл и соответствующее ему ранжированное состояние признака		
		Морфа А	Морфа Б	Морфа В
48.	Положение лопасти восходящего отростка	Направлена горизонтально		Скошена вверх
49.	Положение вершины задней вырезки относительно основания лопасти восходящего отростка	Смещена дорсально, заходит за основные лопасти		Смещена каудально, не заходит за основание лопасти
50.	Положение вершины задней вырезки относительно ее краев	Смещена дорсально	Занимает центральное положение	Смещена вентрально
51.	Положение передней части кости	Скошена вверх	Направлена горизонтально	Скошена вниз
<i>Язычная</i>				
52.	Положение максимального расширения вентрального контура кости относительно ее центра	Смещено дорсально (контур "перевернутого яйца")	Расположено на уровне центра (овальный контур)	Смещено каудально ("яйцевидный" контур)
53.	Передний край вентрального контура кости	Заострен	Закруглен	Срезан
54.	Задний край кости	Срезан	Закруглен	Заострен
55.	Взаиморасположение зубных рядов	Параллельное		Коническое
56.	Вентральное поперечное сечение	Желобообразная		Плоская
<i>Подвесок</i>				
57.	Положение нижнего края передней (вентральной) лопасти	Сдвинут вентрально почти до уровня края сочленовного отростка		Сдвинут дорсально
<i>Предкрышка</i>				
58.	Вентральные ответвления канала сейсмодатчика	Удлинены, доходят до края кости	Средней длины	Укорочены
59.	Ширина дорсальной лопасти (на уровне дорсального ответвления канала сейсмодатчика) относительно ее высоты. %	Менее 40	40-45	Более 45
60.	Ширина вентральной лопасти (на уровне третьего ответвления канала сейсмодатчика) относительно ее длины. %	Более 80	80-55	Менее 55

формула трансформации признаков, позволяющая нивелировать как размерную, так и аллометрическую гетерогенность выборок: $M_x = M_n(A/D_0)^b$, где M_i - значение индекса Хаксли, MQ - значение исходного признака у особи, A — средняя длина тела особей в группе, AQ — длина тела данной особи, b - коэффициент алломерии данного признака в группе, вычисляемый по уравнению регрессии $\ln P_0 = b \ln A_0$. В нашей работе для оценки морфологической дифференциации популяционных группировок нерки и горбуши применены именно индексы Хаксли. В качестве длины тела (A) использовали признак $F = 9-2$ (см. рис. 1.3).

Математический анализ данных проводили на ЭВМ ЕС-1060. СМ-1420 и персональном компьютере IBM PC/AT, используя пакеты статистических программ *VMDP* и *NTSYS* (Dixon, 1977; Rohlf, 1988), а также оригинальные алгоритмы, разработанные сотрудником Института биологии моря ДВО РАН А.М. Броневским. Все рисунки хондрокраниумов и костей черепа, а также большинство рисунков графиков выполнены автором.

Глава 2

ФИЛОГЕНЕЗ И КЛАССИФИКАЦИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

2.1. Взгляды на систему и филогению: критический обзор

Согласно современной системы рыб, лососевых включают в состав отряда лососеобразных Salmonifonnes монотипического надотряда Protacanthopterygii, принадлежащему подклассу лучеперых Actinopterygii класса костных рыб Osteichthyes (Nelson, 1984). Представления исследователей о составе отряда лососеобразных существенно изменились за последние 30 лет с момента публикации сводки П. Гринвуда и соавт. (Greenwood et al. 1966). Благодаря в основном работам Д. Розена (Rosen, Patterson, 1969; Rosen, 1973, 1974) из лососеобразных были выделены как самостоятельные отряды Stomiiformes, Aulopiformes (включая сем. Giganturidae), Mucrophiformes. Д. Розен (Rosen, 1974, 1982) разделяет отряд лососеобразных на три надотряда: шуковидных Esocoidei (включая западноавстралийских пресноводных Lepidogalaxiidae), серебряниковидных Argentinoidei и лососевидных Salmonoidei (включая галаксиевых рыб Galaxiidae, распространенных исключительно в Южном полушарии). Согласно этому автору, амфитропическое распространение и дивергенция высших таксонов в подотрядах лососеобразных обусловлены дрейфом континентов.

В. Финк и С. Вейцмен (Fink, Weitzman, 1982) настаивают на обособленном положении шуковидных и не видят аргументов в пользу их сближения с другими членами отряда. Заметим, что на относительную обособленность шуковидных от других лососеобразных указывали Л.С. Берг (1940). Д. Нельсон (Nelson, 1970, 1984), а также сам Д. Розен (1982). Д. Нельсон (Nelson, 1984) выделяет среди лососеобразных 4 подотряда: Esocoidei, Lepidogalaxioidei, Argentinoidei, Salmonoidei; первый подотряд - наиболее примитивный, последний - наиболее продвинутый. Лососеобразные, согласно этому автору, насчитывают 15 семейств, 90 родов и около 320 видов. Их нерест происходит в пресной воде (за исключением представителей Argentinoidei и Osmerus eperlanus), а современное распространение в основном ограничено нетропическими областями Северного и Южного полушарий.

Состав подотрядов лососевидных также является предметом дискуссий. П. Гринвуд и соавт. (1966) включали в подотряд Salmonoidei 3 семейства: корюшковых Osmeridae, лососевых Salmonidae и аювых Plecoglossidae. А.Н. Световидов и соавт. (1975), проведя обстоятельное остеологическое исследование Salmonoidei и Stomiatoidei, подтвердили эту точку зрения и разработали классификацию лососевых и корюшковых рыб. Однако позже В. Финк и С. Вейцмен (1982) указывали на значительную близость корюшковых и галаксиевых, которую они обос-

новывают отсутствием у этих групп орбитосфеноида и базисфеноида и наличием крупных зубов на *basihyale* и *basibranchiale* (сopule). Мнение о близости корюшковых и аювых рыб к галаксиевым разделяют и некоторые другие авторы (Lauder, Liem, 1983; Nelson, 1984). Изучив признаки яйцеклеток, особенности размножения и раннего развития, С.Г. Соин (1980) и В.Н. Иванков (1985) также подтвердили точку зрения о значительной обособленности корюшковых от лососевых рыб и предложили выделить корюшковых в самостоятельный подотряд *Osmeroidei*. Последнее представляется малообоснованным, поскольку сравнение особенностей размножения, раннего развития и строения яйцеклеток у всех представителей отряда лососеобразных пока не проводилось.

Суммировав имеющиеся сведения, Д. Нельсон (Nelson, 1984) предложил следующую систему подотряда *Salmonoidei*, расположив таксоны в порядке от примитивных к продвинутым:

- надсем. *Osmeiidea*
 - сем. *Osmeridae* - корюшковые (6 родов. 10-11 видов. Морские, проходные и пресноводные рыбы; Северное полушарие - в Атлантике, Ледовитом океане и Пацифике)
 - сем. *Plecoglossidae* - аювые (1 вид. Проходные рыбы; Япония, Корея, Китай)
 - сем. *Salangidae* - саланксовые (6 родов. 14 видов. Проходные и пресноводные рыбы; Сахалин, Япония, Корея, Китай)
 - сем. *Sundasalangidae* (1 род, 2 вида. Пресноводные рыбы; Борнео и южный Таиланд)
- надсем. *Galaxioidea*
 - сем. *Retroppinnidae* - ретропинновые (3 рода. 5 видов. Пресноводные и солоноватоводные рыбы; Новая Зеландия, юго-восточная Австралия, Тасмания)
 - сем. *Galaxiidae* - галаксиевые (8 родов, 49 видов. Пресноводные и проходные; Австралия, Новая Зеландия, Новая Каледония, юг Африки и Южной Америки)
- надсем. *Salmonoidea*
 - сем. *Salmonidae* - лососевые (10 родов, более 68 видов. Пресноводные и проходные рыбы; Северное полушарие - в Атлантике, Ледовитом океане и Пацифике); подсем. *Coregoninae* - сиговые; подсем. *Thymallinae* - хариусовые, подсем. *Salmoninae* - лососевые.

Система подотряда *Salmonoidei*, предложенная Нельсоном, представляется в настоящее время наиболее приемлемой по двум причинам. Во-первых, эта система достаточно хорошо учитывает имеющиеся представления о родственных связях лососевидных рыб, включая данные по размножению и раннему развитию. Во-вторых, она лучше, чем другие системы, подчеркивает обособленность лососевых рыб, которые являются (единственные среди всех лососеобразных) полиплоидами (Svardson, 1945), точнее - тетраплоидами (Ohno et al., 1968; Черненко, 1969; Алтухов и др., 1972; Оно, 1973; Engel et al., 1975).

Что касается родственных взаимоотношений и таксономического ранга сиговых, хариусовых и собственно лососевых рыб, то до сих пор по данному вопросу нет единого мнения. Некоторые систематики сближают лососевых и сиговых, выделяя хариусовых в самостоятельное семейство *Thymallidae* (Чернавин, 1923; Берг, 1940, 1948; Никольский, 1971; Расе, Линдберг, 1971; Скурихина и др., 1986). Другие рас-

смаатривают сиговых как самостоятельное семейство Coregonidae (Jordan et al., 1930; Vladykov, 1970; Медников и др., 1973; Пирожников и др., 1975; Решетников, 1975). Ряд авторов устанавливает для сиговых, хариусовых и лососевых рыб ранг подсемейств (Norden, 1961; Greenwood et al., 1966; Behnke, 1968; Световидов и др., 1975; Nelson, 1984), другие возводят эти группы в ранг семейств (Решетников, 1980; Соин, 1980). Вследствие недостаточной разработанности решить данные вопросы однозначно сейчас не представляется возможным.

Сиговые, хариусовые и лососевые являются, несомненно, монофилетической группой, имевшей, как теперь показано, аллотетраплоидного предка (Алтухов и др., 1972; Алтухов, 1974; Полякова, Олейник, 1988), т.е. возникшей гибридогенно. С другой стороны, эти таксоны имеют обособленные адаптивные зоны и достаточно сильно дивергировали по морфологическим, кариологическим и молекулярным признакам (Световидов и др., 1975; Шапошникова, 1975; Дорофеева, 1977, 1982, 1985; Викторовский, 1978; Дорофеева и др., 1980; Решетников, 1980). Поэтому наиболее приемлемой представляется точка зрения А.Н. Световидова и соавт. (1975), а также других исследователей, которые рассматривают сиговых, хариусовых и лососевых рыб в равном ранге.

Вопрос о таксономическом ранге названных групп, а именно: рассматривать их подсемействами или семействами в рамках Salmonoidea, по нашему мнению, в настоящее время из-за отсутствия надежных критериев может быть решен только конвенционалистским путем. Поскольку в последние годы большинство отечественных специалистов склонно рассматривать эти группы лососевых рыб в ранге семейств (Решетников, 1980; Соин, 1980; Иванков, 1985; Скурихина и др., 1986; Дорофеева, 1988), мы также принимаем данную точку зрения.

Представления о родовом составе лососевых рыб сем. Salmonidae весьма значительно изменились с момента начала их научного изучения. К. Линней (Linnaeus, 1758) всех известных ему лососевых рыб - благородных лососей, гольцов, тайменей - объединял в один род *Salmo* (типовой вид - *Salmo salar*), куда включал и европейских хариусов. Для сиговых рыб К. Линней установил отдельный род - *Coregonus*. В 1836 г. Д. Ричардсон (Richardson, 1836) выделил из рода *Salmo* подрод *Salvelinus* — гольцы с типовым видом *S. alipes*, описанным из небольшого озера на берегу пролива Принс-Риджент (Канадская Арктика). Родовыми радикалами гольцов в настоящее время считают; отсутствие черных пятен на теле, мелкую чешую (не менее 195, обычно более 200 рядов), трубковидную форму прободенных чешуи в боковой линии, особенности расположения зубов на сошнике, который по этому признаку занимает промежуточное положение между сошниками лососей и тайменей (Bigelow, 1963; Savender, 1980). В 1842 г. Декей (DeKey, 1842) выделил из гольцов Северной Америки род *Vaione* (типовой вид - *S. fontinalis*), а в 1878 г. Т. Гил и Д.С. Джорден (Gill, Jordan, 1878) по наличию вооруженного зубами крестообразного выроста сзади головки сошника установили монотипический род *Cristivomer* (тип: *S. tamaracush*).

Как указал Д. Норман (Norman, 1966), последний род является

pomen nudum. К. Риген (Regan, 1914), изучив особенности строения сошника, *сорулас* и окраски гольцов, пришел к выводу, что *Vaione* и *Cristivomer* не заслуживают родового статуса, поскольку по рассмотренным диагностическим признакам *S. fontinalis* имеет переходные черты между *Salvelinus s. str.* и *Cristivomer*. Однако В. Кендалл (Kendall, 1919) привел новые аргументы в пользу родового статуса *Cristivomer*, указав такие диагностические признаки: длинный и узкий супраэтомид, узкое межглазничное расстояние, плоская лобная область. Мнения современных исследователей о правомочности выделения *Cristivomer* в самостоятельный род также расходятся (Morton, Miller, 1954; Vladykov, 1954, 1963; Behnke, 1980; Cavender, 1980), тогда как *Vaione* достаточно единодушно считают подродом гольцов, который диагностируется специфичным мраморным рисунком на спине и отсутствием зубов на *сорулае*. Р. Бенке (Behnke, 1980) в качестве важного диагностического признака, указывающего на подродовой статус *Cristivomer*, приводит большое число пилорических придатков (81-210, наичаще 104—151).

Г. Сакли (Suckley, 1861, 1862) на основании специфично изогнутых и удлинённых межчелюстных костей, которые значительно выступают за передний конец нижней челюсти у самцов в брачном наряде, установил подрод *Oncorhynchus* рода *Salmo* для следующих видов тихоокеанских лососей: горбуша (типовой вид), кижуч, нерка, кета. Позже А. Гюнтер (Giinther, 1866), отметив для этой группы видов несколько новых диагностических признаков (в том числе более длинный в сравнении с *Salmo* анальный плавник с числом лучей более 14), возвел *Oncorhynchus* в ранг отдельного рода. В этой же работе А. Гюнтер установил два новых рода *Brachymystax* для ленков и *Hucho* для тайменей (типовой вид - *H. hucho*). В диагнозе ленков он указал короткие и широкие верхние челюсти с мелкими зубами, маленький рот, узкий анальный плавник и отсутствие, в противоположность *Salmo* и *Oncorhynchus*, зубов на рукоятке сошника; в диагнозе *Hucho* - отсутствие зубов на *basibranchiale*.

В 1908 г. Л.С. Берг установил род *Salmothymus* (типовой вид - *S. obtusirostris*), который, по его мнению, занимает промежуточное положение между родом *Salmo*, с одной стороны, и родами *Thymallus* и *Brachymystax*, с другой (Berg, 1908). В диагноз нового рода Л.С. Берг включил следующие признаки: длинная рукоятка сошника с двумя продольными рядами зубов, ряды зубов на нёбных и сошнике образуют сплошную линию (как у ленков и тайменей), *parietalia* соприкасаются над *supraoccipitale*, в боковой линии не более ПО чешуи, пилорических придатков не более 37. Впоследствии А.Н. Световидов (1975), детально исследовав род *Salmothymus*, показал, что на рукоятке сошника имеется только один ряд зубов, а взаиморасположение *parietalia* и *supraoccipitale* не отличается от других родов лососевых рыб. Однако Л.С. Берг (1908) считал, что важнейшими диагностическими признаками *Salmothymus*, сближающими его с родом *Brachymystax* и *Thymallus* и отделяющими их от других родов лососевых рыб, являются короткие верхние челюсти, не достигшие конца глаза, и короткие нижние челюсти, причленяющиеся под глазом. На этом основании Л.С. Берг вы-

делял роды *Salmothymus* и *Brachymystax* из подсем. *Salmoninae* и включая их в подсем. *Coregoninae*. В этой же работе Л.С. Берг уточнил диагнозы *Brachymystax*, *Hucho*, *Cristivomer* и *Salvelinus*, включив в них особенности расположения зубов на сошнике, нёбных и *corulae*, число чешуи в боковой линии и число пилорических придатков.

Позже В. Владыков (Vladykov, 1963; Vladykov, Gruchy, 1972) установил два новых подрода: *Parasalmo* для тихоокеанских представителей рода *Salmo* (типовой вид - *P. clarki*) и *Parahucho* для дальневосточного тайменя *Hucho perryi*. Подрод *Parasalmo*, который, по мнению В. Владыкова, занимает промежуточное положение между *Salmo s. str.* и *Oncorhynchus*, имеет следующие диагностические признаки: у нерестующих самцов соединительнотканый крюк на нижней челюсти и соответствующая ему выемка на нёбе отсутствуют или слабо выражены, супраэмоид треугольной формы, с вырезкой сзади, заглазничные почти достигают предкрышки, зубы на *corulae* отсутствуют или слабо выражены, в скелете хвостового плавника три эпуралии, красные пятна на боках тела отсутствуют, но имеется красная полоса вдоль боковой линии, нерест весенний (май-июнь), распространены в бассейне Пацифики. Подрод *Parahucho* был выделен В. Владыковым провизорно на основе наличия зубов на *corulae* и язычной кости (*glossohyale*), значительно меньшего, чем у *Hucho S. str.*, числа позвонков и чешуи в боковой линии, особенностей окраски и экологии (проходной образ жизни). Впоследствии Г.Х. Шапошникова (1967, 1968), изучив остеологические особенности тайменей и ленков, подтвердила точку зрения В. Владыкова.

Таким образом с 60-х годов и до недавнего времени ихтиологи считывали в составе сем. *Salmonidae* 6 родов: ленки *Brachymystax*, таймени *Hucho* (включая подрод *Parahucho*), гольцы *Salvelinus* (включая подрод *Vaione*, *Cristivomer*), лососи *Salmo* (включая подрод *Parasalmo*), эндемичный балканский род *Salmothymus*, тихоокеанские лососи *Oncorhynchus*. В последние годы более детальное изучение краниологических особенностей лососевых рыб, а также установление специфичности кариотипа сахалинского тайменя позволили нам уточнить филогенез и сделать вывод о родовой самостоятельности тихоокеанских форелей *Parasalmo* и дальневосточных тайменей *Parahucho* (Глубоковская, 1981; Анбиндер и др., 1982; Глубоковский, 1983а, 1988). Этот вопрос будет рассмотрен ниже.

Для лососевых рыб было предложено значительное количество филогенетических схем для таксонов выше родового ранга. Как уже отмечалось, Л.С. Берг (Berg, 1908) считал ленков и представителей рода *Salmothymus* близкими друг другу и к сиговым рыбам, дальше от них располагал гольцов рода *Salvelinus*, рассматривая *Hucho* как подрод гольцов, еще дальше роды *Cristivomer*, *Salmo* и *Oncorhynchus*. Анализируя данную группировку родов лососевых в связи с признаками, использованными для разграничения, можно заключить, что наибольший филетический "вес" Л.С. Берг придавал двум признакам - размеру рта (длина верхней челюсти) и расположению сочленения нижней челюсти (под глазом или за глазом), тогда как особенностям зубного вооружения

ii величине рукоятке сошника присваивался более низкий приоритет. Разделяя гипотезу о морском происхождении лососевых (Day, 1887; Smitt, 1895; Зенкевич, 1933; Шмидт, 1947; Никольский, 1971). Л.С. Берг полагал, что их эволюция шла от наиболее тесно связанного с океаном и потому примитивного рода тихоокеанских лососей, через лососей рода *Salmo*, гольцов и тайменей к ленкам и *Salmothymus*, которые в наибольшей степени связаны с пресными водами, и соответственно продвинуты (Berg, 1908; Берг, 1940, 1948). В последующие годы представления Л.С. Берга о филогенетической близости родов *Salmothymus* и *Brachymystax* разделяли югославские ихтиологи (Stankovic, 1960; Hadzisce, 1961), предлагая выделить их в отдельную трибу *Salmothymini* (Hadzisce, 1962). Однако после обстоятельных краниологических исследований Г.Х. Шапошниковой (1967, 1968, 1975) и А.Н. Световидова (1975), показавших близость ленков к тайменям, а *Salmothymus* — к европейским лососям, эта идея была оставлена как безосновательная. Аргументами в пользу такого сближения таксонов послужили в первую очередь особенности зубного вооружения и длина рукоятки сошника, тогда как размеру рта, верхней челюсти и расположению сочленения нижней челюсти цитированные авторы, в противоположность Л.С. Бергу, присваивали более низкий филогенетический "вес". Причины смены приоритетов признаков при оценке филогенетической близости таксонов в данном случае не получили должного объяснения.

В.В. Чернавин (1918. 1921) не разделял мнения Л.С. Берга и других исследователей, предполагавших морское происхождение лососевых рыб. Изучив брачные изменения скелета европейских и тихоокеанских лососей и выдвинув гипотезу происхождения их брачного наряда как атавизма окраски молоди лососей (пестрятки), этот автор сделал вывод о пресноводном (континентальном) возникновении предка лососевых рыб. Характерно, что В.В. Чернавин (1921) строго придерживался вывода об ортогенетической направленности филогенеза и потому считал эволюционно примитивными даже те внутривидовые жилые формы проходных лососей, которые следует относить к вторичнопресноводным. В более поздней работе В.В. Чернавин (1923) исследовал особенности строения черепа и некоторых других черт анатомии лососевых и выделил 27 таксономически ценных признаков (из них 26 — краниологических), на основе которых была построена новая система *Salmonidoidei*. Согласно системе В.В. Чернавина, лососевые подразделяются на 3 секции (или трибы):

1. *Brachymystini* (род *Brachymystax*) - межчелюстные лежат спереди рыла, верхнечелюстные выгнуты, чубы мелкие, икра мелкая.

2. *Salmonini* (роды *Salmo*, включая *Parasalmo*, *Salvehnus*, *Huclio*) - межчелюстные лежат с боков рыла, верхнечелюстные вогнуты или прямые, чубы крупные, икра крупная, кроме того в хрящевом черепе есть теменные дорсальные фонтанели. рострум спереди раздвоен, заглазничные покрывают половину расстояния между задним краем орбиты и предкрышкой:

3. *Oncorhynchib* (род *Oncorhynchus*) - антитеза трибы 1 и. кроме того, теменные дорсальные фонтанели отсутствуют, рострум спереди заострен, заглазничные касаются предкрышки.

В согласии со своими представлениями о генеративно пресноводном

происхождении лососевых. В.В. Чернавин считал наиболее примитивной трибу *Brachymistini*, а наиболее продвинутой трибу *Oncorhynchus* (или в правильном написании *Oncorhynchini*). Заметим, что для того времени система В.В. Чернавина основывалась на наиболее детальном морфологическом изучении лососевых. В то же время этот автор не избегал серьезных ошибок в оценке отдельных признаков, которые разрушают предложенную им диагностическую схему. Так, по нашим данным, межчелюстные кости лежат спереди рыла не только у ленков, но также у тайменей и некоторых гольцов (*S. namaycush*, *S. fontinalis*, *S. confluentus*). Икра у ленков практически такого же размера, как у других лососевых рыб (Иванков, 1985). Выгнутая верхняя челюсть с мелкими зубами характерна также для некоторых гольцов (*S. elgyticus*, *S. schmidti*) и для *Salmothymus* (последних В.В. Чернавин в своей работе вовсе не рассматривал). Дорсальные теменные фонтанели имеются у ряда видов рода *Oncorhynchus* (сима, горбуша, нерка).

Представления В.В. Чернавина о континентальном происхождении лососевых рыб позже были приняты многими исследователями, в том числе и Л.С. Бергом (Берг, 1948а; Hoar, 1958; Neave, 1958; Яковлев, 1961; Vladykov, 1963). а предложенный им филогенетический ряд (от примитивных *Brachymystax* через *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* к эволюционно продвинутому *Oncorhynchus*) лег в основу большинства последующих филогенетических схем (Norden, 1961; Cavender, 1970; Световидов и др., 1975; Дорофеева, 1977. 1982, 1985. 1988; Holcik, 1982). Заметим, что филогенетический ряд В.В. Чернавина (1923) практически полностью соответствует по характеру соседства таксонов филогенетическому ряду, предложенному Л.С. Бергом (Berg, 1908), но отличается от него обратной направленностью эволюционного процесса. Последнее обусловлено полярными различиями представлений этих исследователей о направленности филогенеза лососевых рыб: либо в сторону усиления связей с океаном, либо - ослабление этих связей. Таким образом, разногласия Л.С. Берга и В.В. Чернавина заключались в оценке направления ортогенеза лососевых рыб в области частной адаптации - тесноты связей с морем, тогда как сам факт ортогенетической эволюции этой группы, видимо, сомнений не вызывал.

В 1961 г. К. Норден (Norden, 1961) выполнил обстоятельное анатомическое исследование хариусовых, сиговых и лососевых, которое по сути дела подтвердило филогенетическую схему В.В. Чернавина в отношении лососевых рыб. Согласно К. Нордену, эволюция лососевых шла единым стволом от примитивного рода *Brachymystax* через *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* к наиболее продвинутому роду *Oncorhynchus*. Уникальными чертами, указывающими на примитивное положение ленков, этот автор считает маленький рот с короткими верхнечелюстными костями и мелкими зубами, сдвинутое вперед место причленения нижней челюсти, мелкую икру. Кроме того, указывается на исключительно пресноводный образ жизни ленков. Почему именно эти признаки следует считать примитивными, автор не обосновывает. Характерно, что положение в филогенетической схеме рода *Salmothymus*, обладающего всеми перечисленными чертами, К. Норден не анализирует. В диагнозах

родов К. Норден, кроме признаков, использованных В.В. Чернавиным. обратил особое внимание на характер зубного вооружения и размеры рукоятки сошника, а также на расположение этой кости относительно небных костей. Вместе с тем в оценках краниологических признаков К. Норден повторил практически все ошибки В.В. Чернавина, отмеченные выше. Таким образом, взаимосвязь работ В.В. Чернавина и К. Нордена нам представляется вполне очевидной, хотя многие современные исследователи, принимающие данную филогенетическую схему, цитируют лишь более позднюю работу К. Нордена. С другой стороны, по указанным выше причинам, филогенетическая схема Чернавина-Нордена требует уточнения.

У лососевых рыб К. Норден не выделял таксонов надродового ранга. Однако в дальнейшем приверженцы филогенетической схемы Чернавина-Нордена предприняли такие попытки. Так, И. Хольчик (Holcik, 1982 a,b), детально изучивший тайменей и ленков, указал на их большое сходство по размеру рукоятки и характеру зубного вооружения сошника, форме чешуи в боковой линии и числу их рядов, размерам жирового плавника, а также по параметрам кариотипа. На этом основании он предложил выделить трибу *Huchonini* (роды *Brachymystax* и *Hucho*, включая *Parahucho*). Все остальные лососевые, по мнению И. Хольчика (Holcik, 1982a), подразделяются на 2 трибы (диагностические признаки для триб автор не указал): *Salmonini* (роды *Salvelinus*, *Salmo*, включая *Parasalmo*, *Salmothymus*) и *Oncorhynchini* (род *Oncorhynchus*). По мнению автора, если лососевых рыб рассматривать в ранге семейства, то эти трибы следует считать подсемействами. Представления И. Хольчика о системе высших таксонов лососевых поддержал Д.А. Павлов (1989), изучивший особенности эмбрионального развития этих рыб. Заметим, что из семи морфологических признаков, включенных в диагностическую таблицу (р. 377) в трех случаях имеются ошибки: 1) рукоятка сошника у гольцов без зубов, 2) чешуи боковой линии у *Parahucho* округлые, 3) каналы в чешуе боковой линии *Parahucho* закрытые. Кроме того, кариотип *Parahucho* резко отличается от кариотипа *Hucho* и ленков (Анбиндер и др., 1982).

И. Хольчик предполагает, что предок *Huchonini* - наиболее примитивной трибы лососевых рыб - отделился от общего ствола группы еще в конце мезозоя, ленки и таймени дивергировали в палеоцене, а наиболее молодой представитель трибы - дальневосточный таймень *Hucho* (*Parahucho*) *regui* возник в нижнем плейстоцене (Holcik, 1982b. P. 20). Отметим, что хотя И. Хольчик и приводит в своей статье некоторые литературные сведения по ископаемым остаткам лососевых рыб, детального анализа этих данных не проводит, а изложенный выше эволюционный сценарий никак не аргументирует. Между тем наиболее древние из обнаруженных ископаемых остатков - это эоценовые *Eosalmo*, близкие к тихоокеанским *Salmo* (*Parasalmo*), тогда как лососи, близкие к тайменям и ленкам, известны лишь из олигоцена и миоцена (Kimmel, 1975; Wilson, 1977; Сычевская, 1986).

Архаичными чертами трибы *Huchonini* И. Хольчик считает те признаки, на которые ранее указывал К. Норден. обосновывая прими-

тивность ленков, а кроме того, приводит некоторые новые. Во-первых, крупные размеры тайменей, масса тела которых достигает 105 кг. Однако этому доводу противоречат сравнительно небольшие размеры тела у ленков - наиболее примитивных, по мнению И. Хольчика, представителей трибы. Во-вторых, трубковидная форма чешуи боковой линии с открытыми каналами. В-третьих, сравнительно большое (63-72) число сегментов тела у эмбрионов. Последние две особенности действительно отличают представителей трибы от других лососевых рыб, но эти признаки можно с равным успехом считать как архаичными, так и специализированными (продвинутыми) чертами организации. Таким образом, система лососевых, предложенная И. Хольчиком, требует ревизии.

Е.А. Дорощеева (1977, 1982, 1985) приводит филогению лососевых рыб, принципиально не отличающуюся от схемы Чернавина-Нордена. По мнению этого исследователя, основывающемся главным образом на анатомических и кариологических данных, в филогенезе лососевых рыб имели место три последовательных "цикла дивергенции": 1) отделение ветви *Brahymystax-Nucho* (включая подрод *Parahucho*), 2) дивергенция *Salmo* и *Salvelinus*, 3) разделение *Salmo* на две ветви - тихоокеанскую (подрод *Paiasalmo*) и атлантическую (подрод *Salmo*), от каждой из которых позже отделились соответственно *Oncorhynchus* и *Salmothymus* (Дорощеева, 1985). Предполагается, что существенную роль в эволюции лососевых играл переход от пресноводного к морскому образу жизни: наиболее "генерализованным" (примитивным) является род *Brachymystax*, тогда как формы лососевых, экологически связанные с выходом в открытые моря Тихого океана или история формирования которых связана с проходным образом жизни, образуют более молодые, продвинутые и специализированные группы (*Paiasalmo*, *Oncorhynchus*, *Parahucho*). Каких-либо новых аргументов, кроме кариологических, которые мы обсудим ниже, в пользу архаичности ленков Е.А. Дорощеева в своих работах не рассматривает.

В диагностической таблице родов лососевых рыб (Дорощеева, 1982, С. 17) приведено 9 краниологических признаков, использованных ранее В.В. Чернавиным (1923) и К. Норденом (Norden, 1961). В двух местах оценки признаков ошибочны: 1) у тихоокеанских *Salmo* (подрод *Paiasalmo*) заглазничные кости практически достигают предкрышки, как это наблюдается у симы (Vladykov, 1963; Глубоковский, Глубоковская, 1981); 2) длина супраэтноида (мезэтноида) у тайменей и ленков сходна, тогда как у *Paiasalmo* эта кость заметно короче. В последние годы взгляды Е.А. Дорощеевой (1988) на систему лососевых рыб существенно изменились: во-первых, было признано правильным проведенное нами ранее (Глубоковский, Глубоковская, 1981; Глубоковский, 1983, 1983а) выделение тихоокеанских форелей и дальневосточных тайменей в самостоятельные роды *Parasalmo* и *Parahucho*; во-вторых, лососевые рыбы стали рассматриваться теперь в ранге семейства, как это предполагалось ранее многими авторами (Vladykov, 1970; Решетников, 1975, 1980; Соин, 1980; Иванков, 1985). Согласно Е.А. Дорощеевой (1988), лососевые рыбы семейства *Salmonidae* подразделяются на 2 под-

семейства: 1) Brachymystacinae, включающее роды Brachymystax (типовой род), Hucho и Parahucho (последний выделен в трибу Parahuchonini и считается сравнительно молодой формой); 2) Salmoninae (типовой род Salmo). включающее 5 родов, которые могут быть разделены на две трибы - Salmonini (роды Salvelinus, Salmo, Salmothymus) и Oncorhynchini (роды Parsalmo, Oncorhynchus). Такое деление, по мнению автора, соответствует уровню морфологических различий между родами лососевых рыб. Заметим, что каких-либо количественных оценок "уровня морфологических различий" в работах Е.А. Дорофеевой не приводится. Поэтому судить о правомерности данного вывода невозможно.

Оригинальную точку зрения на филогенетические отношения лососевых рыб высказал Р. Бенке (Behnke, 1968). Он изучил некоторые краниологические и меристические признаки лососевых и постулировал, что архаичными чертами их организации следует считать присутствие hypethmoideum в ростральной части черепа, а также полное зубное вооружение на рукоятке сошника, в центре язычной кости и на sorulae. Согласно перечисленным критериям, наиболее примитивной формой Р. Бенке считал Salmothymus obtusirostris. По мнению этого исследователя, в филогенезе лососевых имелись две линии развития, которые в системе могут быть представлены как две трибы: 1) фшгум, представители которого в большей или меньшей степени сохранили архаичные черты - Salmothymus, Salmo, Parasalmo, Oncorhynchus. рассматриваемые как подроды в роде Salmo, 2) филум, представители которого в ходе эволюции утратили архаичные черты (зубы на рукоятке сошника и sorulae, hypethmoideum) - роды Hucho (включая более примитивный подрод Parahucho). Brachymystax, Salvelinus (включая подроды Crastivomer, Baione). Вряд ли можно согласиться с такой филогенетической схемой и соответственно системой лососевых рыб. поскольку, во-первых, направление ортогенеза лососей выбрано априорно и в дальнейшем никак не аргументировано, во-вторых, разделение лососей на два филума представляется малообоснованным, так как по перечисленным критериям Parahucho, имеющего hypethmoideum, зубы на sorulae и язычной кости, следовало бы отнести к первому филуму. а Parasalmo и Oncorhynchus - ко второму.

Позже (Kendall, Behnke, 1984) была предпринята попытка более детально обосновать данную филогенетическую схему путем использования некоторых элементов кладисткого анализа и более широкого круга признаков, рассматриваемых в ряде публикаций (Norden, 1961; Behnke, 1968; Cavender, 1970; Holcik, 1982). Согласно кладограмме (Kendall, Behnke, 1984, рис. 78, с. 148), лососи дивергировали на два ствола: 1) филум, включающий рано отделившихся гольцов (подроды Salvelinus, Baione, Crastivomer) и более поздно дивергировавших тайменей (включая подрод Parahucho) и ленков; 2) филум, включающий рано отделившихся европейских Salmo (подроды Salmo, Salmothymus, Acantholingua и Platysalmo), а также более поздно разделившихся тихоокеанских форелей и лососей. Авторы считают, что среди лососевых рыб можно выделить 4-6 родов: Brachymystax, Hucho, Salvelinus, Salmo,

Paiasalmo, *Oncorhynchus* (два последних можно также рассматривать как подроды *Salmo*).

Однако эту схему, на наш взгляд, нельзя назвать удачной по двум причинам. Во-первых, из-за априорной филетической категоризации признаков полноценный кладистский анализ провести не удалось, что, впрочем, признают и сами авторы (р. 148). Во-вторых, следуя литературным данным, авторы допустили ряд принципиальных ошибок в оценке признаков лососевых. Например, у *Salmothymus* зубные ряды на сошнике и небных располагаются без разрыва; у *Parasalmo* имеется контакт *opisthoticum*—*prooticum*, а заглазничные кости, как указывалось выше, практически достигают предкрышки; у тихоокеанских лососей дорсальные теменные фонтанели, как уже отмечалось, имеются у ряда видов. По этим причинам филогенетическая схема, а также система лососевых А. Кендала и Р. Бэнке (1984) не могут считаться достаточно обоснованными.

Завершая обзор взглядов морфологов на родственные связи лососевых, необходимо коснуться исследований строения яйцеклеток у рыб этой группы. В.Н. Иванков (1987) показал, что в пределах сем. *Salmonidae* наиболее своеобразные яйцеклетки наблюдаются у сахалинского тайменя: ооциты этого вида, кроме обычных вакуолей, располагающихся в наружной части ооцитов, имеют более мелкие вакуоли в толщине цитоплазмы клеток, а липидные вакуоли разработаны как во внутренней, так и в наружной частях ооцитов. Несколько меньшими отличиями, чем у сахалинского тайменя, но также большим своеобразием характеризуются ооциты ленка, крупные жировые вакуоли отсутствуют, а относительный диаметр полисахаридных вакуолей больше, чем у других лососевых. На этом основании В.Н. Иванков предлагает разделить всех лососевых на два подсемейства: *Huchinae* (род *Hucho*) и *Salmoninae* (остальные роды лососевых). Последнее разбивается на две трибы: *Salmonini* (роды *Salvelinus*, *Salmo*, *Oncorhynchus*) и *Brachymystini* (род *Brachymystax*). К сожалению, строение ооцитов дунайского и сибирского тайменя осталось неизученным. Потому неизвестно, насколько они сходны с ооцитами *Parahucho* и соответственно следует ли по данной классификации включать этих тайменя в подсем. *Huchinae*. Также не исследованы ооциты и, значит, неизвестно место в системе семейства эндемичного балканского рода *Salmothymus*.

Д.А. Павлов (1989), рассмотрев типы онтогенеза лососевых рыб, пришел к выводу, что по характеру развития гольцы занимают промежуточное положение между ленками и таймениями, с одной стороны, и европейскими благородными лососями - с другой, тяготея к последним: тихоокеанские лососи наиболее обособлены от других родов лососевых. Кроме того, данные по эмбрионально-личиночному развитию подтверждают деление рода *Salmo* на атлантическую и тихоокеанскую филогенетические ветви (Павлов, 1980, 1989).

Значительный вклад в представления о родственных связях лососевых рыб внесли кариологические исследования. Плодотворность кариологических подходов к филогенетике и систематике не вызывает сомнений (Воронцов, 1958, 1966; White, 1965). Е.А. Черненко (1969)

показал, что тихоокеанские форели *Parasalmo* по основным параметрам кариотипа - числу хромосом ($2n$), соотношению акроцентрических (A) и метацентрических (M) хромосом - гораздо ближе к тихоокеанским лососям, чем к атлантическим представителям рода *Salmo*. Первую схему кариологической эволюции лососевых разработал Р.М. Викторovsky (1975, 1978). Этот исследователь сформировал понятие о продвинутости кариотипа, которое оценивается числом хромосомных перестроек, прошедших в эволюции филетической ветви от гипотетического общего предка всей группы до ныне живущего таксона. Следуя популярной гипотезе М.С. Навашина об однонаправленности робертсоновских перестроек по пути слияния двух акроцентрических хромосом в одну метацентрическую (Навашин, Чуксанова, 1970; White, 1975), Р.М. Викторovsky постулировал кариологический ортогенез у лососевых и на этой основе считал наиболее архаичными те таксоны, кариотип которых имеет большее число акроцентрических хромосом. Согласно схеме Р.М. Викторovsky (1975, 1979), среди лососевых рыб кариологически наименее продвинуты ленки ($2n = 92$, A = 82, M = 10), за ними следуют таймени ($2n = 84$, A = 66, M = 18) и гольцы ($2n = 78-82$, A = 56-72, M = 14-22), далее, атлантические представители рода *Salmo* ($2n = 80$, A = 56-64, M = 16-24) и близкий к ним род *Salmothymus* ($2n = 82$, A = 74, M = 10). Тихоокеанские представители рода *Salmo* ($2n = 56-70$, A = 8-32, M = 36-48), которых Р.М. Викторovsky рассматривал в ранге подрода, образуют с тихоокеанскими лососями ($2n = 52-74$, A = 6-2, M = 32-52) отдельный филум, обособившийся от других лососевых позже отделения ленков, но раньше возникновения тайменей и гольцов. Этой принципиальной деталью филогенетическая схема Р.М. Викторovsky отличается от схемы Чернавина-Нордена. Кроме того, было указано на большую специфичность кариотипа благородного лосося *Salmo salar* ($2n = 56-60$, A = 38-46, M = 14-18), в эволюции которого, наряду с робертсоновскими слияниями, происходили в большом количестве перестройки, резко (с 96-104 до 74) уменьшившие число хромосомных плеч. Вместе с тем отмечалось, что кариотип благородного лосося нетрудно вывести из кариотипа кумжи *Salmo trutta*. Тихоокеанские форели и лососи, а также благородный лосось, по мнению Р.М. Викторovsky, кариологически продвинуты в наибольшей степени. Эти представления о путях кариологической эволюции лососевых рыб были поддержаны Е.А. Дорофеевой (1977, 1982, 1985) и С. Хартли (Hartley, 1987).

В середине 70-х годов, к моменту создания Р.М. Викторovsky филогенетической схемы, кариологически неизученным из высших таксонов лососевых рыб оставался лишь сахалинский таймень, выделенный В. Владыковым (Vladykov, 1963) в подрод *Parahucho*. Цитогенетическое исследование этого таксона, выполненное с нашим участием, существенным образом изменило представления о кариологической эволюции лососевых. Оказалось, что кариотип сахалинского тайменя ($2n = 62$, A = 24, M = 38) резко отличается по числу хромосом, а также по соотношению акроцентрических и метацентрических хромосом от кариотипов других представителей рода *Hucho* - дунайского тайменя

H. hucho ($2n = 82$, $A = 58$, $M = 24$) и сибирского тайменя *H. taimen* ($2n = 84$, $A = 66$, $M = 18$) (Анбиндер и др., 1982). Дополнив эти кариологические исследования углубленными морфологическими сопоставлениями лососевых рыб, мы предложили рассматривать *Parahucho* в ранге рода и выдвинули предположение, что это наиболее архаичная форма из ныне живущих лососевых (Глубоковский, 1983, 1983а).

Определяя по основным параметрам кариотипа место *Parahucho* в системе сем *Salmonidae*, можно заключить, что этот таксон очевидно ближе к родам *Parasalmo* и *Oncorhynchus*, кариотипы которых имеют, как правило, сравнительно низкие числа хромосом ($2n$ около 60) и больше двуплечих, чем одноплечих элементов, тогда как дунайский и сибирский таймени сближаются с родами *Brachymystax*, *Salvelinus*, *Salmo*. *Salmothymus*, кариотипы которых обычно содержат больше хромосом ($2n$ около 80-84) и меньше двуплечих хромосом, чем одноплечих. Таким образом, кариологические данные, на наш взгляд, указывают, что эволюция лососевых рыб шла по крайней мере двумя стволами: 1) роды *Parahucho*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*, возникшие в ГТацифике; 2) роды *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo*, *Salmothymus*, сформировавшиеся в Арктике и Атлантике (Глубоковский, Анбиндер, 1981). Позже В.П. Васильев (1985) на основе анализа обширных материалов независимо пришел к аналогичной точке зрения на кариологическую эволюцию лососевых. Согласно схеме, которую этот исследователь считает наиболее предпочтительной (Васильев, 1985. С. 142 и рис. 28а), лососевые первоначально дивергировали на два филума: 1) *Parahucho*, *Oncorhynchus*, *Parasalmo*; 2) *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Cristivomer*, *Salmo*, *Salmothymus*.

В более поздней публикации Р.М. Викторовский и соавт. (1985) уточнили кариотипы ленков и сибирских тайменей и убедительно показали большее кариологическое сходство и соответственно родство *Hucho* и *Brachymystax* по уникальной для всех лососевых рыб группе из 4 пар метацентрических маркерных хромосом (Викторовский и др., 1985). В этой же работе была уточнена и дополнена прежняя схема родственных отношений родов лососевых рыб, в частности, учтены резкие кариологические различия *Hucho* и *Parahucho*. Кроме того, ранее выдвинутое положение о близком родстве родов *Salvelinus* и *Hucho* (Викторовский, 1975, 1978) отвергнуто на основе новых кариологических данных. Согласно филогенетической схеме, первым отделился от общего предка лососевых филум *Parasalmo-Oncorhynchus*, далее общий предок родов *Parahucho*, *Hucho*, *Brachymystax*, причем последние Два таксона кариологически наиболее близки. Третью ветвь филограммы формируют роды *Salvelinus*, *Salmo*, *Salmothymus*. Таким образом, авторы приняли наш вывод о родовом статусе *Parahucho* и присоединились к представлениям о более раннем отделении этого таксона по сравнению с дивергенцией *Hucho* и *Brachymystax*. Однако в отличие от наших представлений, Р.М. Викторовский и соавторы считают, что *Parahucho* все же принадлежит к ленково-тайменевой линии филогенеза, обосновывая данную точку зрения предположением о возможной кон-

вергенции Parahucho и группы Parasalmo-Oncorhynchus по основным параметрам кариотипа.

На наш взгляд, предположение о конвергенции кариотипов может быть подтверждено или отвергнуто только после проведения соответствующих исследований по однозначной гомологизации хромосом лососевых рыб на основе методов дифференциального окрашивания. Поэтому полностью исключать такую возможность было бы сейчас опрометчиво. Однако, если быть последовательным, то необходимо поставить вопрос и о правомерности сближения Parasalmo и Oncorhynchus, поскольку оно также было обосновано лишь сходством основных параметров кариотипа (Черненко, 1969; Викторовский, 1978) и, следовательно, также может быть вызвано конвергенцией. Тогда в общем плане возникает проблема о применимости современных кариологических данных для реконструкции филогенетических связей лососевых рыб. По нашему мнению, цитогенетические данные в настоящее время не могут служить единственной основой для суждений о ходе филогенеза лососевых по двум причинам. Во-первых, как уже отмечалось, четкая гомологизация хромосом возможна далеко не всегда. Следовательно, ошибки при оценке близости форм неизбежны. Во-вторых, представления о кариологическом ортогенезе по Робертсоновским перестройкам, лежащие в основе ориентации дендрограммы вдоль оси времени, подверглись обоснованной критике как в теоретическом аспекте (Matthey, 1976; Imai, 1978), так и в аспекте кариологической эволюции лососевых (Анбиндер, 1983; Васильев, 1985). Характерно, что сам автор гипотезы о кариологическом ортогенезе лососевых в последней публикации уже не настаивает на архаичности кариотипа ленков (Викторовский и др., 1985). Тем не менее, очевидно, в случае с Parasalmo и Oncorhynchus сближение таксонов вполне оправдано, поскольку кариологические аргументы хорошо соответствуют морфологическим данным. Можно показать, что родственные связи Parahucho и таксономическое положение этого рода также не может быть определено только на основе кариологических данных, но требует соответствующего сравнительно морфологического анализа. Таким образом, мы приходим к выводу о необходимости совместного рассмотрения кариологических и морфологических данных для повышения надежности выводов о путях эволюции лососевых рыб.

Подводя итог критическому обсуждению взглядов различных исследователей на родственные связи и систему высших таксонов лососевых рыб, можно заключить, что различия рассмотренных филогенетических схем обусловлены целым рядом причин.

1. Использование в классификационных построениях немногих (как правило, менее 10) признаков, набор которых различен у разных авторов и серьезные ошибки в оценке отдельных признаков у таксонов.

2. Различия в выборе наиболее архаичной формы, располагаемой в основании ствола лососевых, что вызвано разными взглядами на направление ортогенетической эволюции лососевых или на филетический вес рассматриваемых признаков.

3. Исключение из анализа ряда форм (*Salmothymus. Parahucho*). таксономические признаки которых разрушают предлагаемые филогенетические схемы и диагностические таблицы.

Очевидно, варьируя перечисленными факторами, можно получить достаточно большое число филогенетических схем, научная ценность которых будет одинаково низка. Поэтому можно согласиться с выводом А.Н. Световидова и соавт. (1975), что современная классификация лососевых находится на наиболее примитивном методическом уровне - "диагностическом".

Переход на новый, более высокий уровень решения проблем филогенетики и систематики высших таксонов лососевых должен, на наш взгляд, сопровождаться рядом усовершенствований методики исследования. Во-первых, необходим максимально доступный (по числу и точности описания) уровень учета таксономически ценных признаков. Важно также, чтобы отобранные признаки характеризовали разные уровни биологической организации (например, органный - морфологические признаки и клеточный - кариологические особенности), поскольку, как известно, темпы и характер дифференциации маркеров разных уровней могут быть различны. Эти методические требования эволюционной классификации позволят избежать грубых ошибок при описании таксономического разнообразия и, значит, при оценках сходства и родства таксонов. Во-вторых, необходимо перейти от качественных (вернее, приблизительных) оценок масштаба различий форм к строгим количественным оценкам на основе методов фенетики. Это позволит получить более строгие и надежные оценки сходства таксонов, а также реально перейти от сравнения отдельных признаков объектов к сопоставлению форм по большому комплексу признаков, т.е. в предельном случае по фенотипам. Последнее является одним из атрибутов эволюционной классификации (Майр, 1971). В-третьих, необходимо отказаться от априорных представлений об ортогенезе лососевых рыб (будь то экологический, морфологический или кариологический ортогенез) и перейти к оценке родственных связей форм, т.е. отношений предок—потомок, на основе кладистских методов, которые в данном случае представляются нам более надежными. В-четвертых, при построении системы таксонов необходимо учитывать не только отношения сходства, но и родства форм, т.е. как фенетический, так и кладистский аспекты филограммы. Это позволит более полно отразить в статичной классификационной схеме эволюционную динамику группы. Перечисленные положения мы постарались реализовать при исследовании родственных связей и построении системы высших таксонов лососевых рыб.

2.2. Родственные связи и система высших таксонов лососевых рыб

На собственном материале изучены краниологические особенности всех выделяемых в настоящее время родов и подродов лососевых рыб: *Parahucho*, *Hucho*, *Brachymystax*, *Cristivomer*, *Baione*, *Salvelinus*, *Salmo*, *Parasalmo*, *Salmothymus*, *Oncorhynchus*.

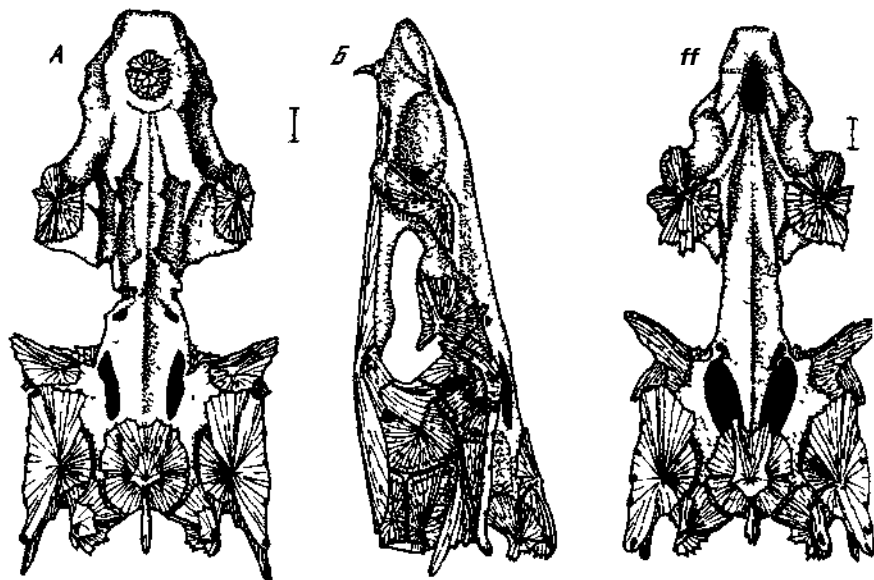


Рис 2.1 Хондрокраниумы *Pdiahucho renyi* (А - вид сверху Б — вид сбоку) и *Hucho hucho* (В)

Масштаб - 1 см

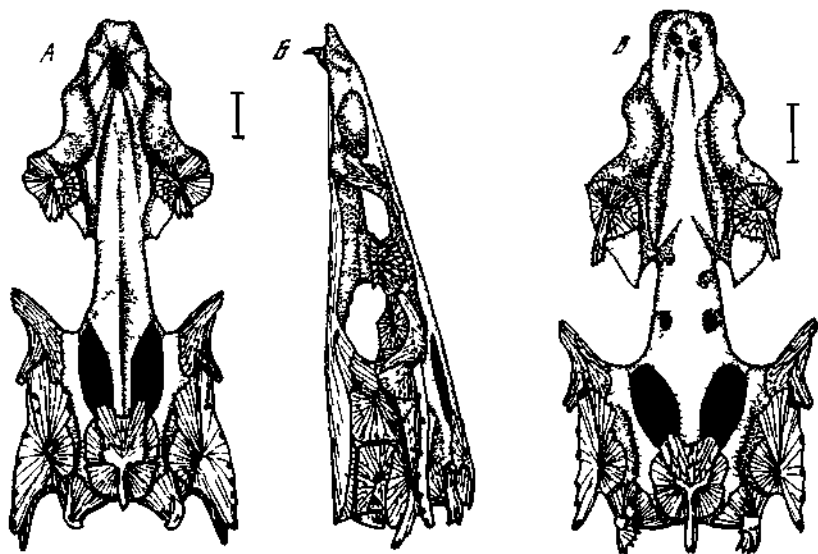


Рис 2.2. Хондрокраниумы *Hucho taimen* (А - вид сверху Б - вид сбоку) и *Salvelinus* (*Cristivomer*) *namaycush* (В)

Масштаб - 1 см

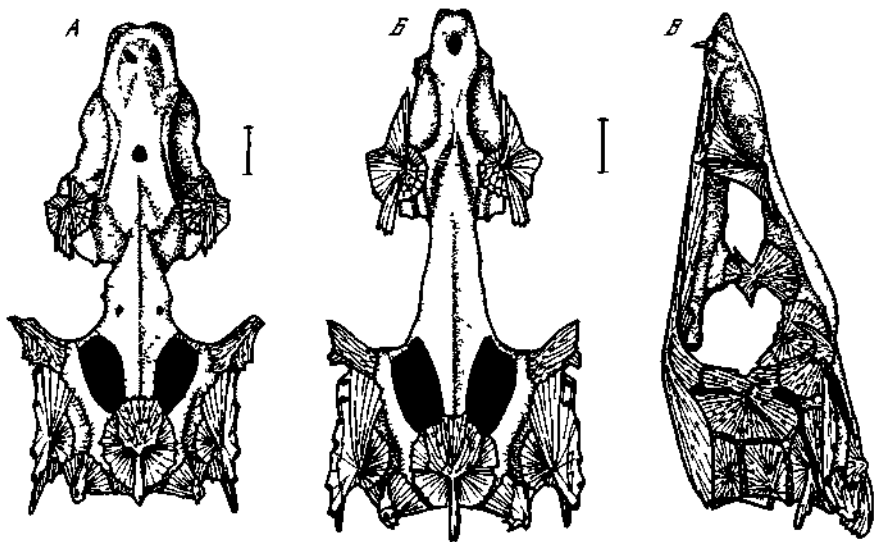


Рис 2.1 Хондрокраниумы *Salvehnus bogamdae* (А - вид сверху) и *Brachymystax Jenok* (Б - вид сверху, В - вид сбоку)

Масштаб - 1 см

На рис 2 1-2 13 изображены хрящевые черепа и некоторые кости черепа большинства сравниваемых высших таксонов лососевых рыб. Изображения черепов других видов тихоокеанских лососей и голецов приведены в главах 3 и 4. Сведения об особенностях строения черепа европейски представителей рода *Salmo* и рода *Sdlimothymus* мы почерпнули, кроме немногочисленных собственных материалов, из анализа краниологической коллекции Зоологического института РАН, любезно предоставленной Е А Дорощеевой а также из обширного круга литературных источников (Parkei, 1873, Чернавин 1918, 1921, 1923, Tchernavin, 1937a, b, 1938a, b, Norden, 1961, Vladkov, 1963, Дорощеева, 1967a, б, 1975, 1978, 1985, Дорощеева, Серталич Савич, 1972, Световидов, 1975, Дорощеева и др , 1987)

По мнению специалистов (Дорощеева, 1977, 1982, 1985, Дорощеева и др , 1987), европейские лососи рода *Salmo* распадаются на три обособленные группы - "salar", "trutta", "marmoratus". Поэтому при сравнении морфологических особенностей лососевых названные группы рассматривали отдельно друг от друга. Кроме того, в качестве самостоятельного объекта сравнения мы рассматривали эндемичную форму гольца из озера Эльгыт (Эльгыгытхын), расположенного на Центральной Чукотке. Этот голец был обнаружен нами при более детальном анализе материалов, собранных экспедицией Р М Викторовского на оз Эльгыт в 1979 г (Викторовский и др , 1981). Резкие краниологические отличия данной формы от *Salvelinus elgyticus* и *S bogamdae*,

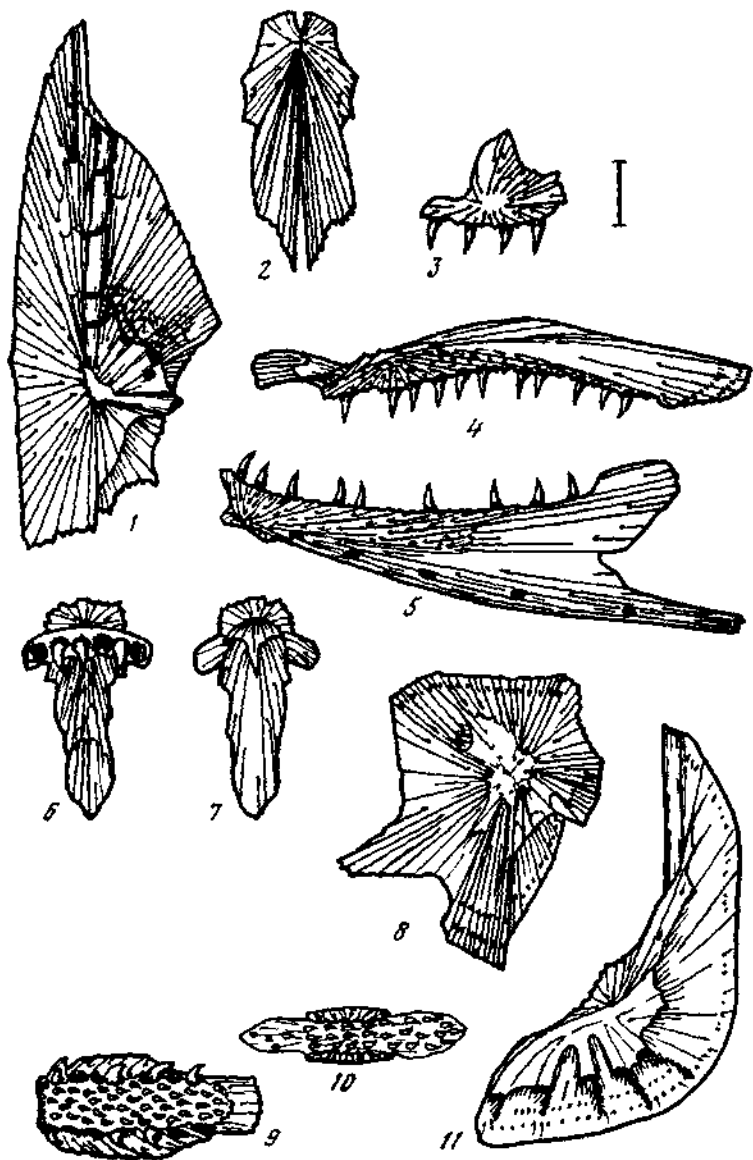


Рис. 2.4. Кости черепа *Paraliucio perryi*

Масштаб - 1 см

/ - frontale 2 - supraethmoideum * - praemaxilla 4 - maxillare 5 - dentate 6 7- vomer,
 <S-hyomandibulare 9-glossohvale //W-copulae //-praepercukim

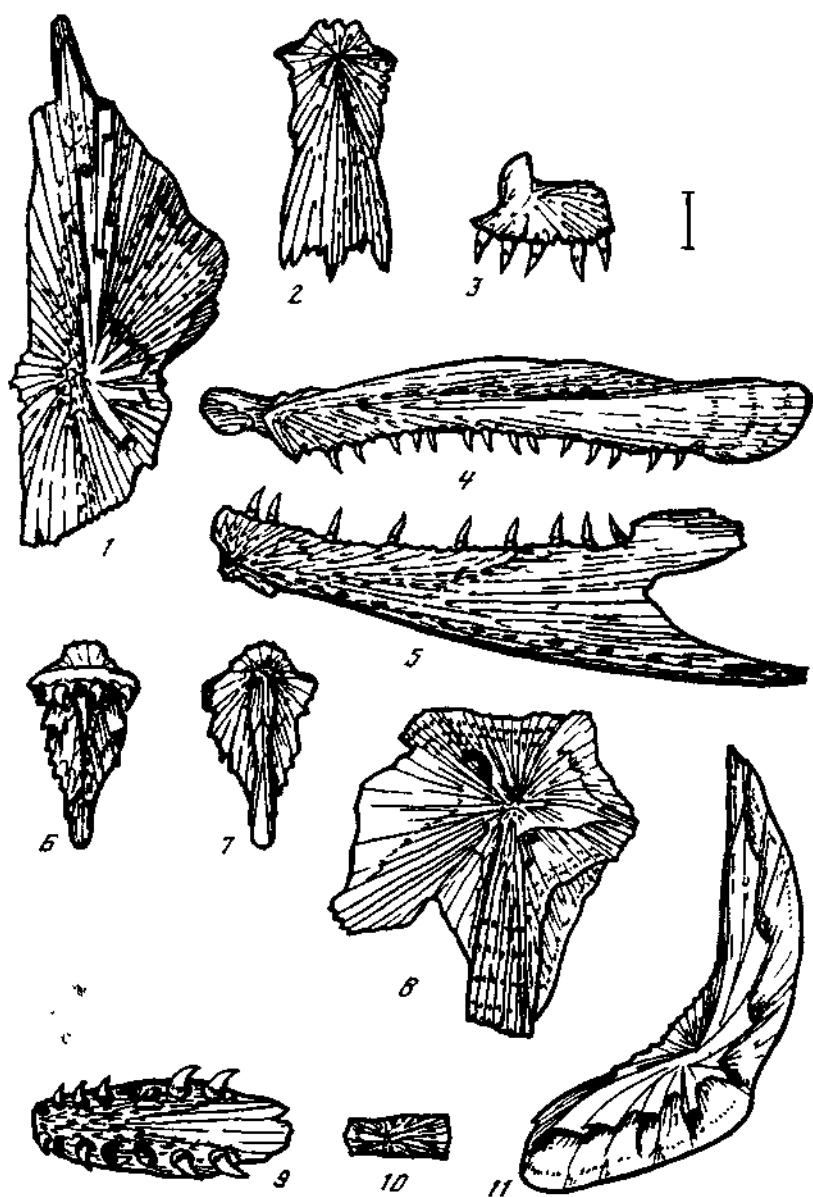


Рис. 2.5 Кости черепа *Hucho hucho*
 Масштаб - 1 см. Обозначения те же что и на рис 2.4

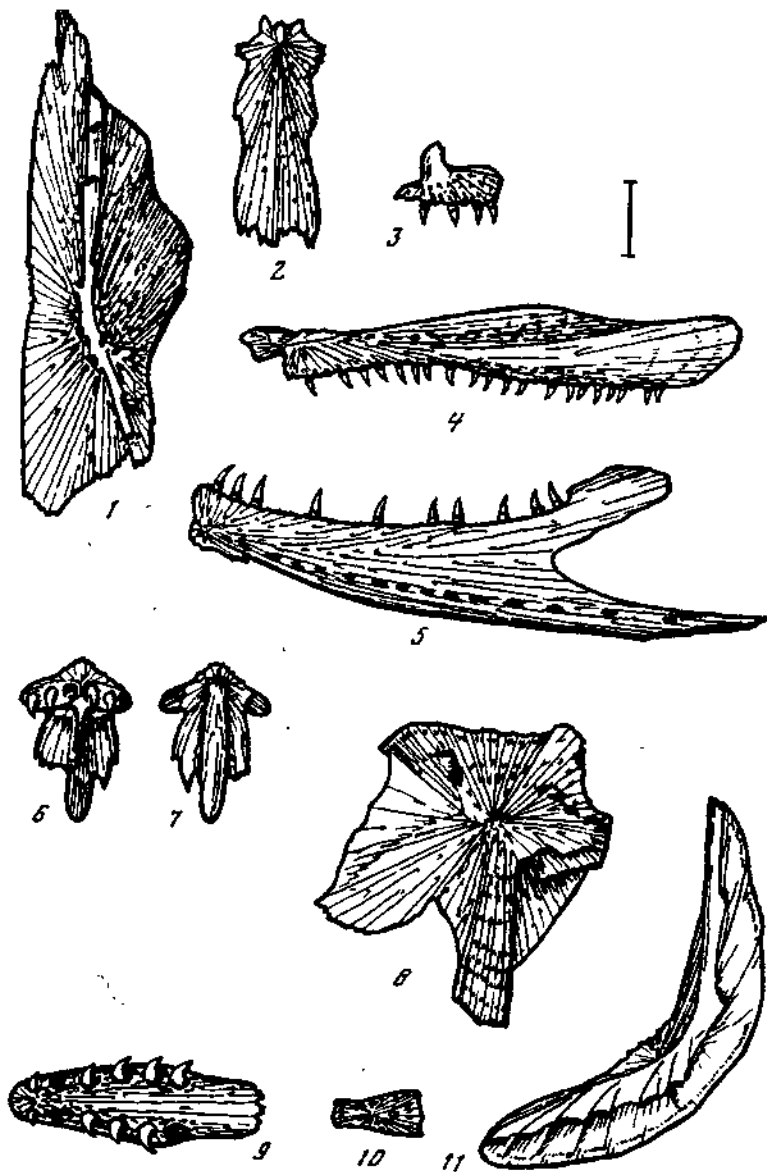


Рис. 2.6. Кости черепа *Hucho taimen*
 Масштаб - 1 см. Обозначение, я те же, что и на рис. 2.4

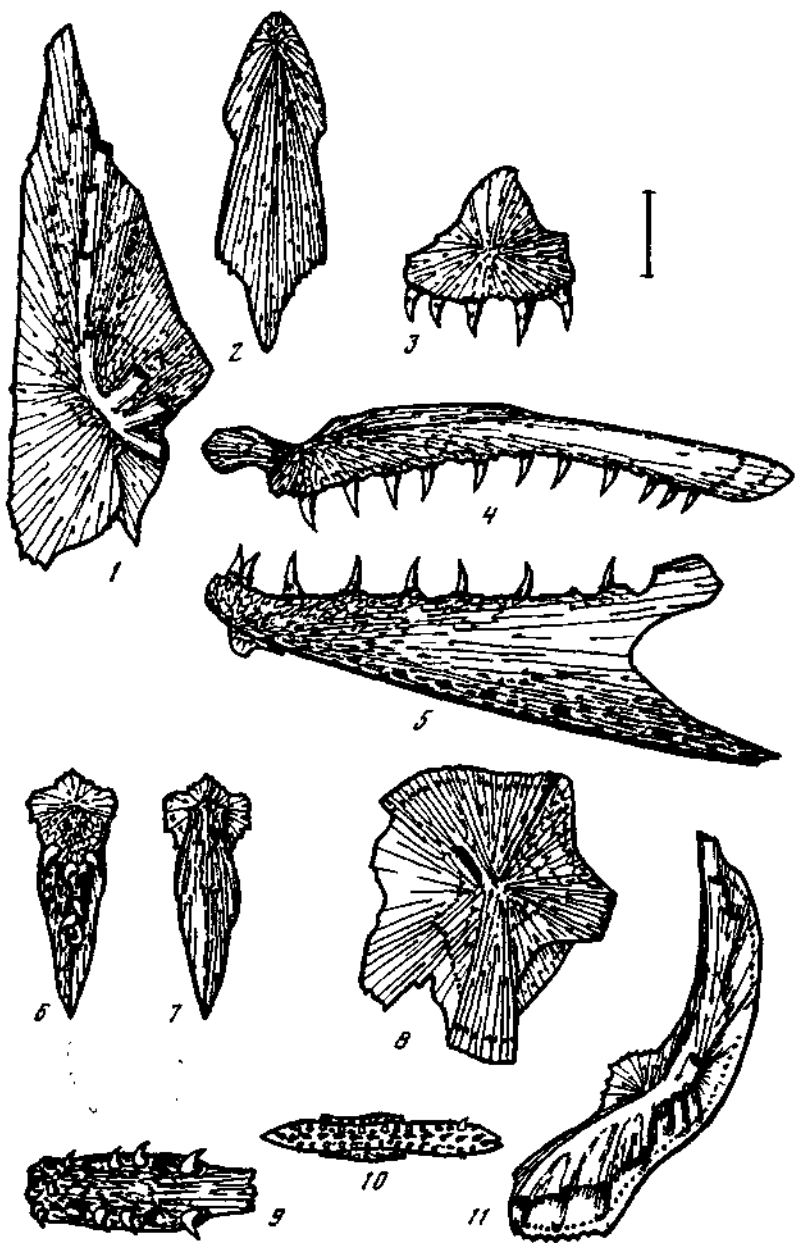


Рис. 2.7. Кости черепа *Salvelinus (Crtistivomer) namaycush*
 Масштаб - 1 см. Обозначения те же, что и на рис. 2.4

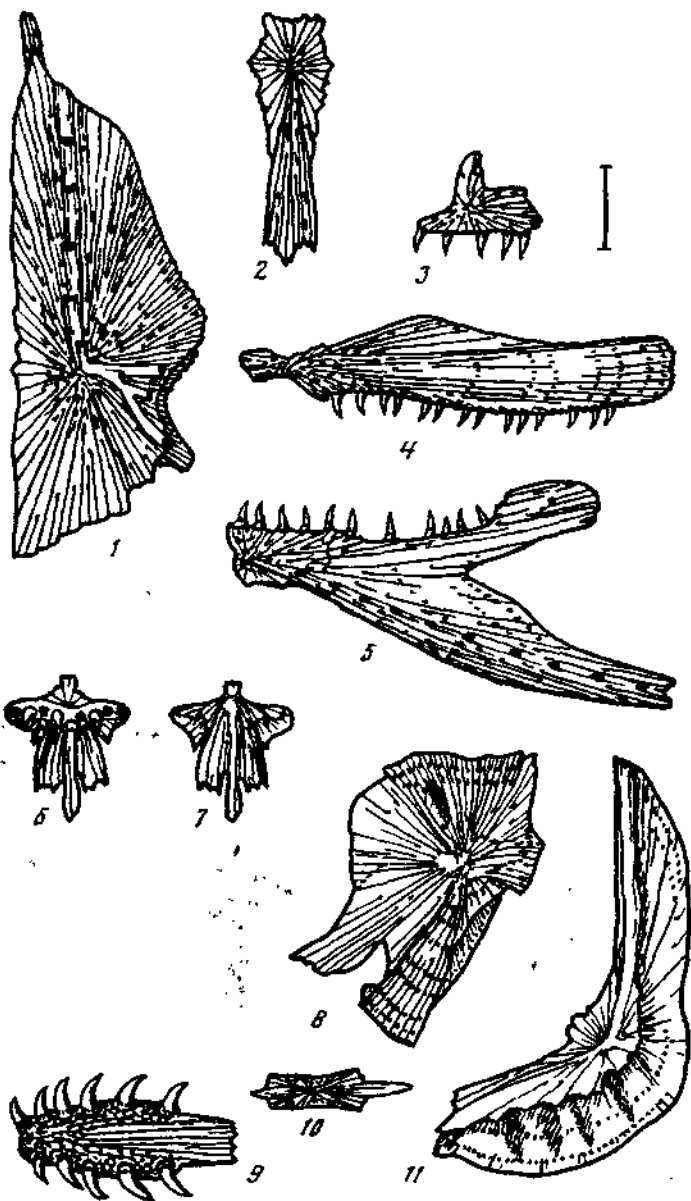


Рис. 2.8. Кости черепа *Brachymystax lenok*
 Масштаб - 1 см. Обозначения те же, что и на рис 2.4

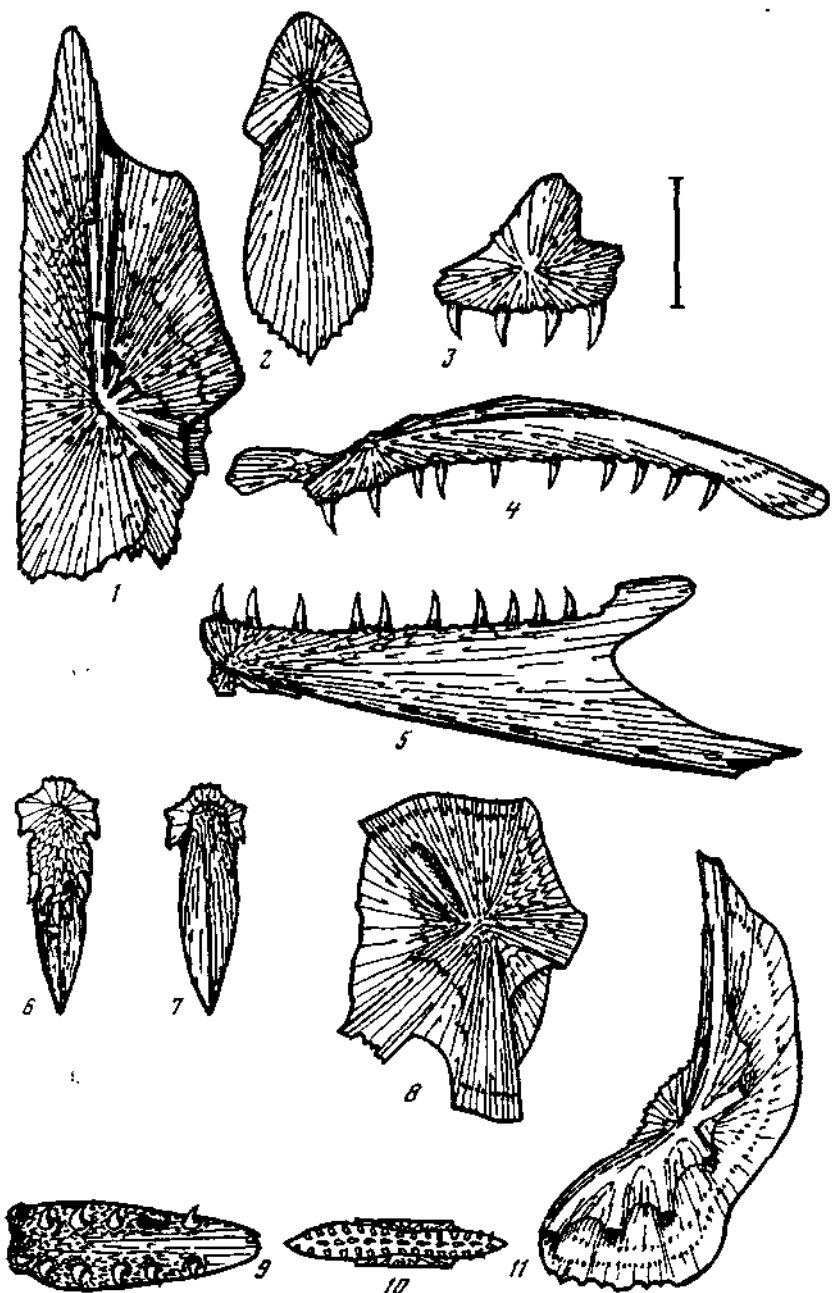


Рис. 29. Кости черепа *Salvelinus bogamciae*
 М<СШаб - 1 см. Обозначения те же что и на рис 24

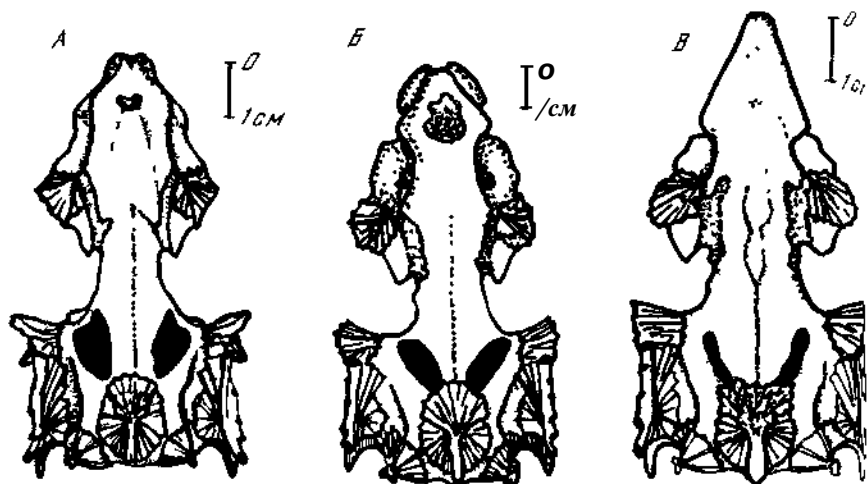


Рис 2.10 Хондрокраниумы *Salmo trutta* (А) *Parasalmo mykiss* (Б), *Oncorhynchus masou* (В)

обитающих в оз. Эльгыт, а также от других видов рода *Salvelmus* дачи нам основание для гипотезы о ее родовой самостоятельности. Экспедиция И.А. Черешнева на оз. Эльгыт в 1985 г. собрала дополнительный материал по лососевым, который подтвердил нашу гипотезу (Черешнев, Скопец, 1988). И.А. Черешнев и соавт. (1990) полагают, что эту форму гольца следует выделить в самостоятельный род *Sdlvethymus*. Таким образом, в сравнительный анализ вовлечено 13 групп лососевых рыб, каждая из которых является высшим таксоном или претендует на этот статус (табл. 2.1).

Сравнительно-морфологическое исследование лососевых рыб показало, что большинство высших таксонов хорошо различается строением трабекулярного (переднего) отдела хондрокраниума, тогда как парахордальный (задний) отдел оказывается достаточно сходным (рис. 2.1-2.3, 2.10). Аналогичная закономерность отмечена и для других групп низших позвоночных животных (Лебедкина, 1980). Заметные отличия высших таксонов лососевых рыб наблюдаются в строении многих костей черепа - *suprathethmoideum*, *frontale*, *praemaxillare*, *maxillare dentale*, *vomer*, *parasphenoideum*, *hyomandibulare*, *glossohyale*, *praeoperculum*, *supraoperculae* (рис. 2.4-2.9, 2.11-2.13), а также в относительных размерах и взаимном расположении этих костей.

Как уже отмечалось в разделе 2.1, разные авторы для выявления родственных связей и построения системы высших таксонов лососевых рыб использовали различные и достаточно малочисленные наборы морфологических признаков. Одной из задач нашего исследования было повторно изучить эти признаки у лососевых рыб для их уточнения у отдельных форм и для оценки дифференцирующих таксонов качеств. Кроме того, для повышения объективности классификации, было необходимо провести поиск новых краниологических признаков, пригодных

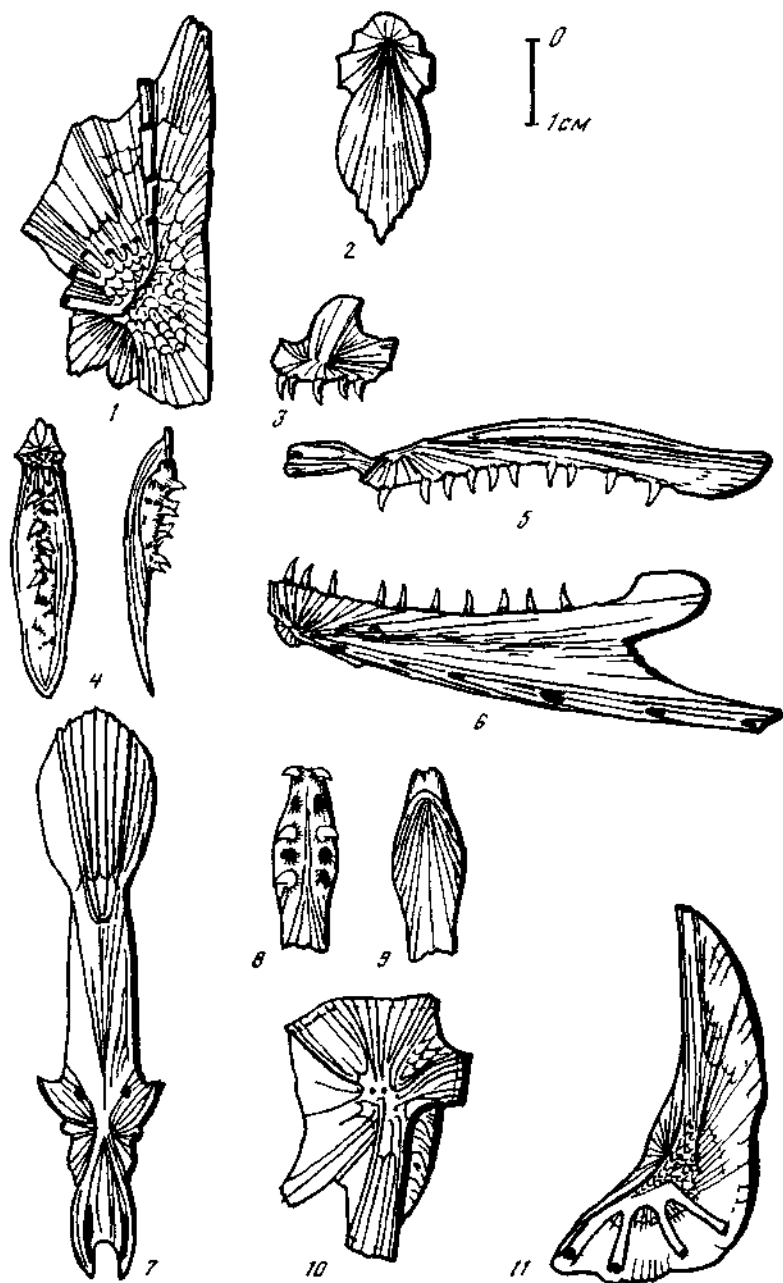


Рис. 2.11. Кости черепа *Salmo trutta*
 1 - frontale 2 - supraethmoideum ? - praemaxillare 4 - vomer 5 - maxillare 6 - dentale
 7 - parabphenoideum 8 9 - glossohyale 10 - hyomandibulare // - praeoperculum

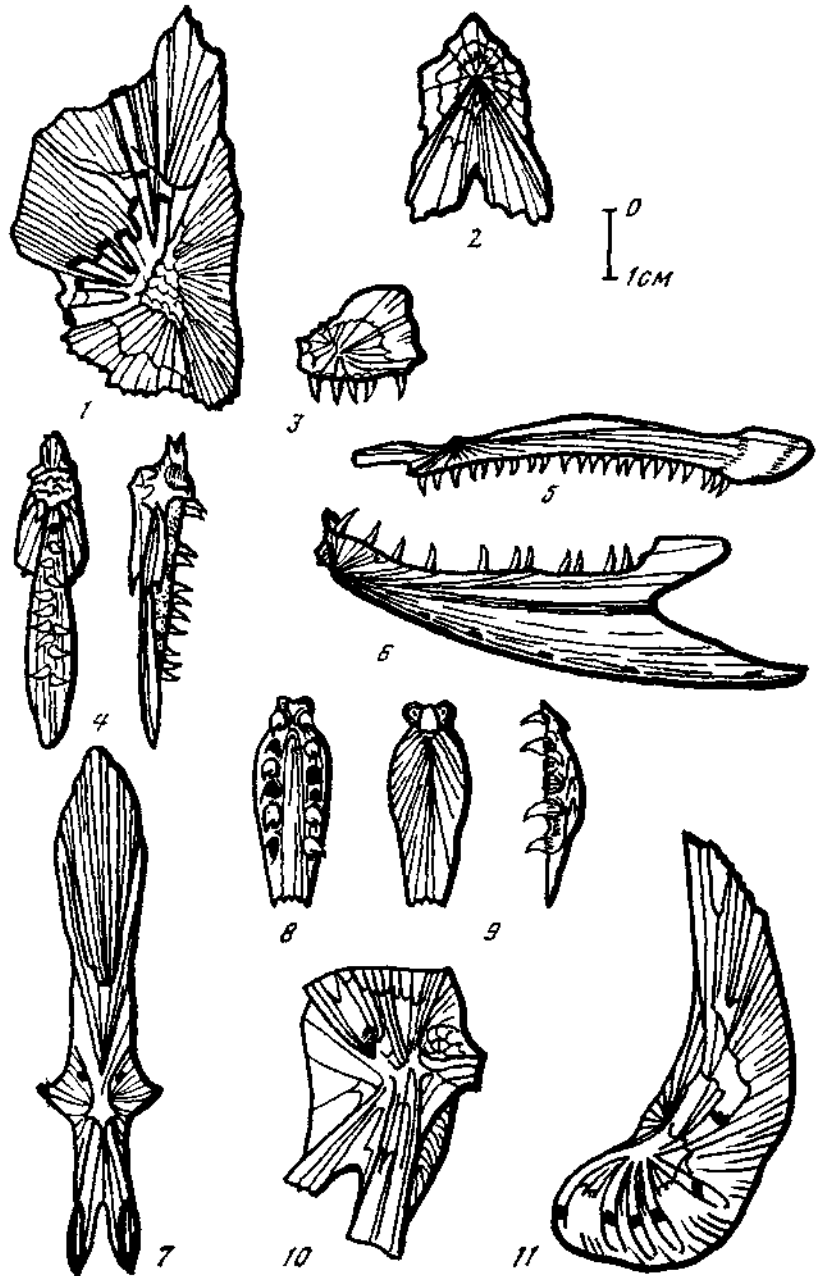


Рис. 2.12. Кости черепа *Parasalmo mykiss*
 Обозначения те же, что и на рис. 2.11

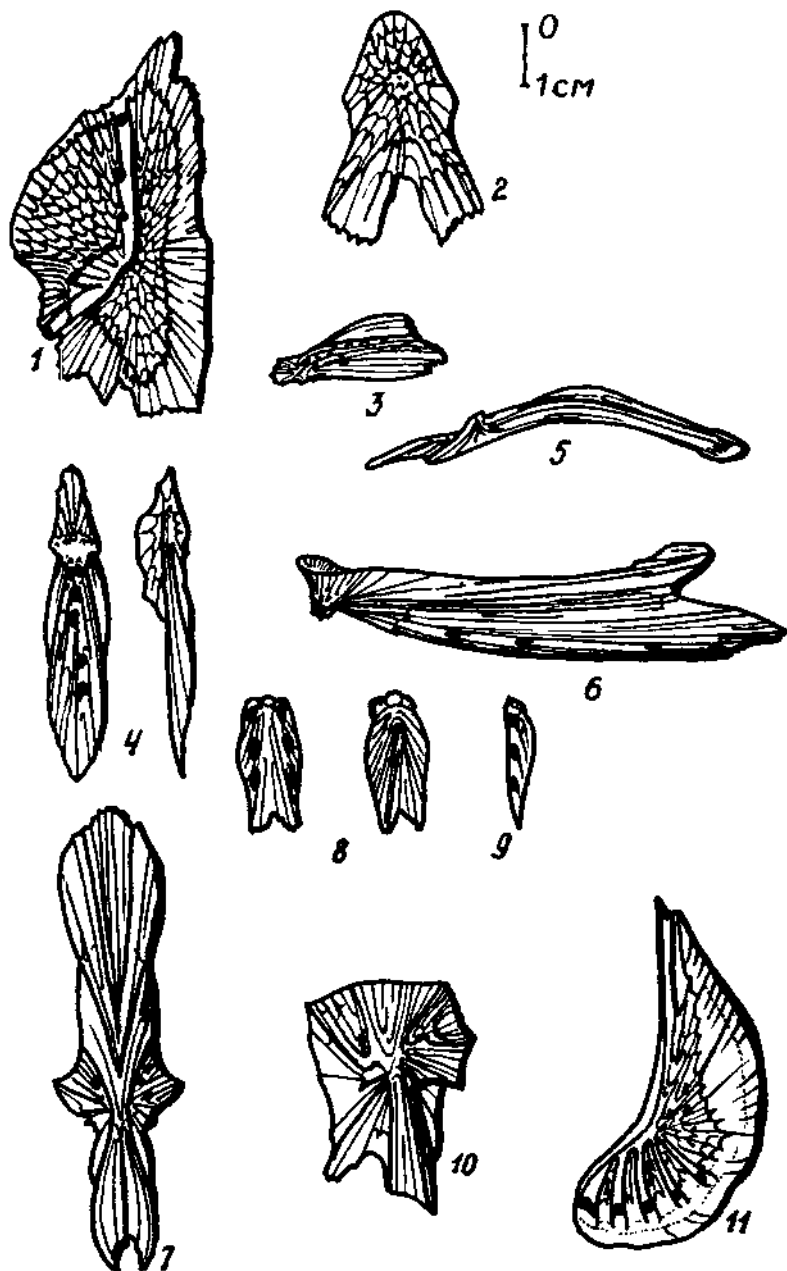


Рис. 2.13. Кости черепа *Oncortynchus masou*
 Обозначения те же, что и на рис. 2.11

Продолжение таблицы 2 1

N	Признак	Ph	Br	H	O	B	Г	S	St	Sin	Ss	Sth
96	редуцированы	0	OS	0	0	05	0	07	0	0	0	OS
101	Chondiocci tinum дорсальные теменные фонтане ли большие	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
106	резко уменьшены	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11a	Chondioti inium opisthoticum не касается piooticum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
116	касается	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12a	Кости черепа без губчатых утолщений	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
126	имеют губчатые утолщения	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hi	Pal itinum соприкасается с головкой vomel	1	1	1	0	09	0	0	0	0	0	1
Пб	не соприкасается	0	0	0	1	01	1	1	1	1	1	0
14i	Vomei з\ 611 in i оловке имеются	1	1	1	1	1	05	1	1	1	11	1
146	отсутств\ют	0	0	0	0	0	05	0	0	0	0	0
15i	Vomei ряд зуоов вдоль рукоятки отсутствует	1	1	1	OS	07	05	07	0	0	0	0
156	имеется	0	0	0	OS	01	05	01	1	1	1	1
161	Vomei p) коя гка короткая	1	1	1	08	08	0	05	0	0	0	0
166	длинная	0	0	0	02	0?	1	05	1	1	1	i
17i	Vomtr крылья нч рукоятке отсутствуют	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
176	имеются	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18a	Pal isplitnoideum кость в профиль выгнута	0	02	0	0	1	1	08	1	02	1	1
186	прямая	1	08	1	1	0	0	02	0	08	0	0
19a	Pdidsphenoidcum орбитальный отде i дтпнее лопастей отмоидального отдела	1	1	1	1	1	1	07	1	1	1	1

Продолжение таблицы 2 1

N	Признак	Ph	Bi	H	Ci	0	1	S	St	Sm	Ss	Sth	Ps	On
28a	Piaima\illait восходящий отросток хорошо рашиг	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
286	редуцирован	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
29a	Piaema\illare восходящим отросток направлен вверх	1	1	1	1	1	1	0.7	1	1	0	1	0	0
296	сильно скошен назад	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0	1	0	1	1
30a	Mavllaie гребень не высокий	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
306	высокий	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31a	MaxШак сочленовным отросток нормально развит	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
316	редуцирован	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
32a	Верхняя чечусть длинная	1	0	1	1	1	1	0.9	1	1	1	0	1	1
326	короткая (не заходит за центр глаза)	0	1	0	0	0	0	0.1	0	0	0	1	0	0
33a	Dentale канат сепмосенсорной системы имеет не боте 10 пор	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
336	более 10 пор	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34a	Duitale лопаегь восходящего огростка развита	1	1	1	1	1	1	0.7	1	1	1	1	0.7	0
M6	редуцирована	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.3	1
33a	MLKKWICB хрящ односторонний	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
336	двусторонний	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
36a	Нижняя челюсть причленяется за глазом	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
366	под глазом	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

Окончание таблицы 2 I

N	Признак	Pil	fBт	Г ^н	(.1	LJL	L	S	St	Sm	f [^]	Sih	P [^]	J-On
•7 ₇	Glossohyale чубы в центре пластинки имеются	1	0	0	0	0	1	0.1	0	0	0	0.5	0	0
376	отсутствуют	0	1	1	1	1	0	0.9	1	1	1	0.1	1	1
18a	Copula зубы имеются	1	0	0	1	0	1	0.9	0	0	0	0	0.1	0
386	отсутствуют	0	1	1	0	1	0	0.1	1	1	1	1	0.9	1
•M ₁	Ceiatohyale передним концом плоский	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
V)6	утолщен	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0
40 _{kt}	Huomandibulae верхняя половина переднего края прямая	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
406	волнообразно вырезант	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4M	Praeorcisculum нижняя лопасть длинная	1	1	1	0	0	1	0.1	0.5	1	0.5	0	0	0
416	укорочена	0	0	0	1	1	0	0.9	0.1	0	0.5	1	1	1
47 _н	Заимызначные кости отделены от praeorcisculum большим промежутком	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
426	небо ЫШМ (менее 1/4 их дайны) промежутком	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
4 [^] ₂	Число позвонков в среднем не больше 65	1	1	0	0.2	1	1	0.5	1	1	1	1	1	0.5
4%	более 65	0	0	1	0.8	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.1
44 _р	Прободенные чешуи боковой линии округлые	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1*	1	1'	1*
446	трубковидные	0	1	1	1	1	1*	1	0	0	0	0	0	0
4 [^] _с	Каналы в чешуе боковой линии закрытые	1	0	0	1	1	1 ³	1	1	1*	1	1"	1	1
450	открытые	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

"Состояние этого признака у представителей данного вида несомненно и негата установлено по аналогии с ближайшими родственными таксонами

Примечание Обозначение таксонов B - Вазпе Br - Biachymystax Cr - Ciistivomci Б - Salveihymus H - Hucho s sti O Oncoihynclius Ph Paialuicho Ps - Parasalmo S Salvelinus s str Sm - Salmo maimoralus Ss - S salar St - лососи группы tiulta Sth Saimothyumus

для разграничения высших таксонов чососевых. Результаты этой работы сведены в табл. 2.1, где приведены все таксономически ценные морфологические признаки как использованные ранее в публикациях других исследователей, так и вновь обнаруженные нами (признаки № 3, 5, 6, 8, 9, 12, 17, 18, 19, 22, 25, 27, 30, 31, 33, 34, 35, 39, 40, 41). В таблице каждый из 45 признаков разбит наиболее естественным, на наш взгляд, образом, на две морфы (состояния). Изменчивость таксона по конкретному признаку характеризовали долей видов (или особей в случае монотипических родов), идентифицируемых с каждой из морф. Сумма долей двух морф для каждого признака равна 1. В настоящее время предложенный набор морфологических признаков является наиболее полным. По числу признаков он удовлетворяет требованию формальной классификации, согласно которому количество признаков или их различных состояний (в нашем случае $45 \times 2 = 90$) должно в несколько раз превышать количество объектов классификации (Дороницын и др., 1976).

Анализ табл. 2.1 показывает, что высшие таксоны лососевых рыб по морфологическим признакам различаются мозаично. Иными словами, классификации, построенные по разным признакам, будут различаться составом объединяемых групп. Например, по ширине конца рострума (признак 1) тихоокеанские чососи и форели отделяются от всех остальных лососевых по высоте основания рострума (пр. 3) отделяются *Hucho*, *Brachymystax*, *Custivomei* по взаиморасположению небных и сошника (пр. 13) отделяются *Parahucho*, *Hucho*, *Brachymystax*, *Baione*, *Salmothymus*, по длине верхней части (пр. 32) отделяются *Brachymystax* и *Salmothymus*. Очевидным выходом из такого многообразия классификаций является получение интегральных (многомерных) оценок сходства таксонов, учитывающих одновременно изменчивость всех 45 признаков комплекса. Такие оценки были получены на основе многомерного показателя сходства Животовского (1979) и соответствующего ему с точностью до логарифмического преобразования многомерного показателя различий (табл. 2.2). Анализ этих оценок свидетельствует, что в 45-мерном пространстве морфологических признаков наиболее близки европейские лососи *Salmo tjuutta*, *S. salar*, *S. maimoratus* (различия колеблются от 0,026 до 0,072), *Brachymystax-Hucho* (различия 0,080), *Salvelinus-Baione* (различия 0,083). Наиболее обособлены от других лососевых тихоокеанские форели (различия от 0,311 до 1,020) и тихоокеанские лососи (различия от 0,522 до 1,640), которые в то же время сравнительно близки друг другу (различия 0,261).

Для более наглядного графического представления информации о сходстве-различии таксонов заключенной в матрице парных отношении, в фенетике обычно используют либо методы кластерного анализа, либо методы ординации, принципы которых описаны в главе 1. Известно, что эти два класса методов дополняют друг друга: кластер-анализ несколько тучше выявляет взаиморасположение близких таксонов, тогда как ординация - более удаленных (Крускал, 1980). Мы использовали оба подхода.

Таблица 2.2. Оценка многомерного парного сходства (выше диагонали) и различия (ниже диагонали) высших таксонов лососевых рыб по комплексу 45 морфологических признаков ($\times 10^{-3}$)

1. Parahuclio		598	622	776	809	781	790	725	785	708	752	569	392
2. Biaclymystax	514		923	700	646	672	637	638	6.34	609	678	363	194
3. Hucho	475	080		762	653	692	657	658	662	629	569	361	214
4. Cnstivomei	254	357	272		821	901	866	816	810	799	776	549	434
5. Baione	213	437	426	197		841	921	858	820	842	824	731	525
6. Salvethymus	248	398	369	105	173		871	883	867	866	821	594	479
7. Salvelmus	235	451	420	146	83	138		863	83.3	858	789	733	593
8. Salmo tütta	322	450	419	204	153	125	148		954	974	862	675	505
9. S maimoialus	242	455	413	211	198	143	182	47		930	838	625	456
10. S. vilar	345	496	464	224	172	144	154	26	72		851	713	541
11. Salmothymus	285	388	517	253	194	197	237	149	176	162		668	469
12. Para.salmo	564	101 }	1020	600	M4	521	311	393	470	338	403		770
13. Oncoihynchus	937	1640	1542	835	644	737	522	683	785	614	701	261	
	1.	2.	3	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.

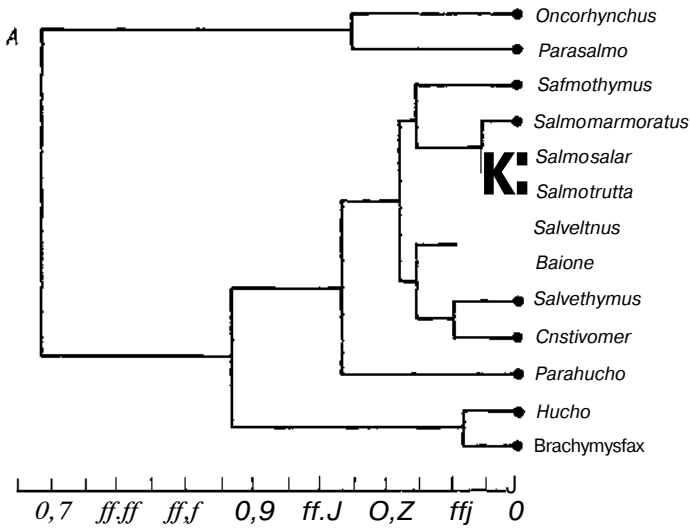
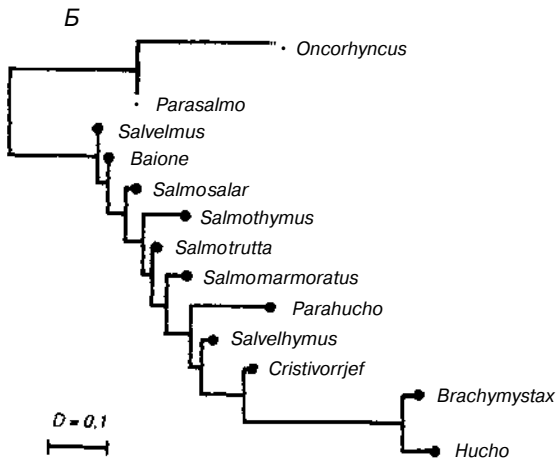


Рис. 2.14. Древоподобные графы высших таксонов лососевых рыб в пространстве 45 морфологических признаков, построенные методом взвешенной средней связи (А) и методом Ли (Б)

По оси - показан разитель различия



Древоподобные кластеры (графы), отражающие взаиморасположение высших таксонов лососевых в пространстве 45 морфологических признаков построены методом взвешенной средней связи и методом В. Ли (Li, 1981). Из графика (рис. 2.14. Л) следует, что европейские представители рода *Salmo* формируют компактную группу, к которой позже присоединяется *Salmothymus*. Заметно более рыхлую группу образуют *Salvelinus*, *Baione*, *Cristivomer* и голец из оз. Эльгыт, описанный недавно как род *Salvethymus*, т.е. в широкой трактовке - гольцы. Эти две группы объединяются друг с другом. Позже к ним присоединяется *Parahucho*, достаточное разобщенные между собой тихоокеанские формы и заметно позже - близкие друг к другу таймени и ленки, лосося.

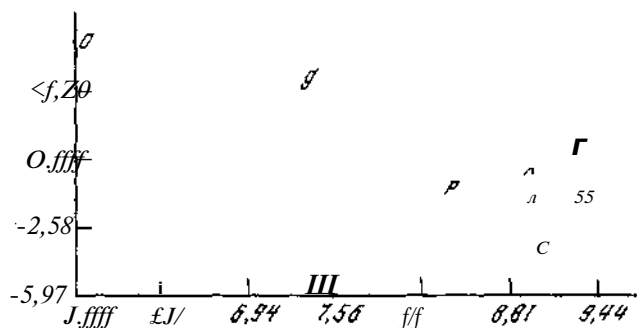


Рис. 2.15. График первых двух главных компонент высших таксонов лососевых рыб в пространстве 45 морфологических признаков

По оси абсцисс - первая компонента ($\times 10^{-1}$), по оси ординат - вторая компонента ($\times 10^{-1}$). A - *Salmothymus*; B - *Brachymystax*; C - *Cristivomer*; e - *Salvethymus*; / - *Baione*; # - *Parasalmo*. II - *Nicho*, m - *S. marmoratus*; O - *Oncorhynchus*; P - *Parahucho*; i - *S. salar*; 5 - *Salvelinus*; I - *S. trutta*

Заметим, что тихоокеанские форели и лососи объединяются друг с другом несколько раньше, чем *Parahucho* присоединяется к группе голецов и европейских лососей (различия равны соответственно 0,261 и 0,268). Весьма сходную картину расположения таксонов (см. рис. 2.14, Б) дает древовидный граф, построенный по методу В. Ли. В отличие от предыдущего метода, этот граф более полно учитывает информацию матрицы различий - коэффициенты кофенетической корреляции равны соответственно 0,76 и 0,95. Ординация методом главных компонент, основанная на матрице показателей сходства Животовского, дала в принципе те же результаты, что и кластер-анализ. Из графика первых двух главных компонент (рис. 2.15), отражающих суммарно 84,1% всей изменчивости, видно, что таксоны лососевых формируют четыре хорошо обособленные группы: 1) *Oncorhynchus*; 2) *Parasalmo*; 3) *Brachymystax*, *Hucho*; 4) *Parahucho* и несколько удаленная от него группа *Salmothymus*, *Cristivomer*, голец оз. Эльгыт (*Salvethymus*), *Salmo marmoratus*, *S. trutta*, *S. salar*, *Salvelinus*, *Baione*, которую в расширительном смысле можно назвать группой *Salmo-Salvelinus*. Таким образом, единственное различие в результатах ординации и кластер-анализа - это степень обособленности *Parahucho*. Согласно кластер-анализу, *Parahucho* обособлен от группы голецов и европейских лососей в несколько большей степени, чем тихоокеанские форели от тихоокеанских лососей, тогда как метод ординации дает противоположную картину.

Возникает вопрос об устойчивости полученной классификации в случае изменения набора морфологических признаков. Для решения этой задачи мы удалили из системы сравнения 15 признаков (см. табл. 2.1: N 2, 9, 10, 14, 18, 21, 23, 24, 28, 29, 34, 37, 38, 41, 43), которые, на наш взгляд, либо дублируют другие признаки (N 10, 21, 23, 28), либо хаотично распределены среди таксонов. Были получены новые оценки многомерных показателей сходства и различия таксонов лососевых рыб в пространстве оставшихся 30 морфологических признаков (табл. 2.3).

Таблица 23. Оценки многомерного парного сходства (выше диагонали) и различия (ниже диагонали) высших таксонов лососевых рыбы по комплексу 30 морфологических признаков ($\times 10^{-3}$)

1. Parahucho		477	533	749	889	747	819	733	782	748	757	633	490
2. Biachymystax	740		932	648	554	579	563	532	495	528	589	232	89
3. Hucho	629	71		713	623	647	619	600	593	597	524	300	157
4. Cristivomer	289	434	338		860	946	882	855	837	870	779	555	479
5. Baionc	117	590	474	151		882	943	810	792	825	788	691	567
6. Saivetiymus	292	547	435	56	126		914	914	895	929	837	614	537
7. Salvdinus	199	574	479	126	58	90		876	851	884	779	690	614
8. Salmo trutta	310	632	511	157	210	90	132		963	997	857	633	557
9. S. marmoaiatus	246	708	574	178	233	111	161	38		967	872	615	539
10. S. salar	290	639	517	139	192	74	123	4	34		872	648	572
11. Salmioliymus	279	530	647	250	238	178	250	154	137	137		624	481
12. Parasalmo	457	1463	1204	5X9	359	488	370	457	486	434	472		824
13. Oncoihynclius	713	2425	1852	737	567	621	488	585	619	559	733	194	
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.

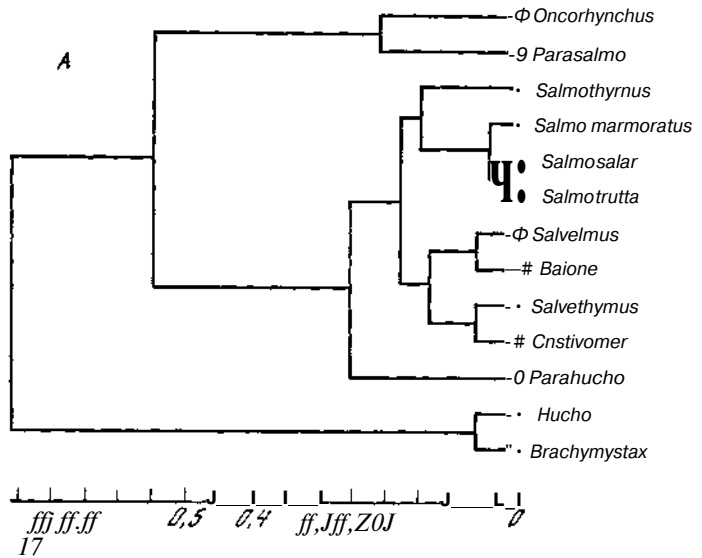


Рис. 2.16. Древоидный граф высших таксонов лососевых рыб в пространстве 30 морфологических признаков, построенный методом взвешенной средней связи

По оси - показатель различия

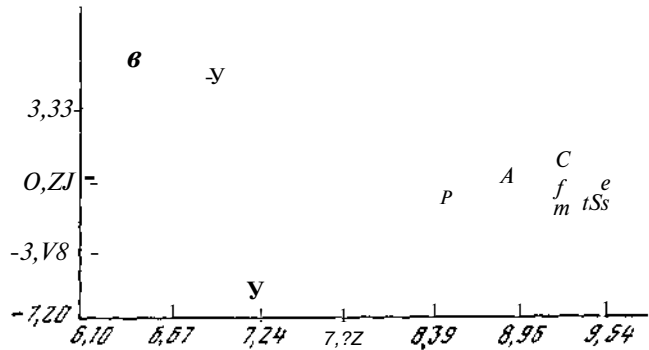


Рис. 2.17. График первых двух главных компонент высших таксонов лососевых рыб в пространстве 30 морфологических признаков

Обозначения те же, что и на рис. 2.15

На основе этих новых матриц парных отношений проведены кластер-анализ (рис. 2.16) и ординация (рис. 2.17) таксонов, которые свидетельствуют, что принципиальных изменений в группировке таксонов лососевых рыб не произошло. Древоидный граф (рис. 2.16) оказался неизменным как по структуре сходства близких таксонов (европейские лососи, гольцы), так и по таксономическому составу сильно обособленных групп (Parahucho, Hucho-Brachymystax, Parasalmo-Oncorhynchus). Единственное его отличие от предыдущего графа (см. 66

рис. 2.14. А) - это последовательность присоединения хорошо обособленных групп: в данном случае сначала присоединяется кластер тихоокеанских форелей и лососей, а позже - кластер ленков и тайменей. Причиной этого явилось исключение из анализа дублирующих признаков 10, 21, 23, 28, которые поддерживают различия тихоокеанских лососей и форелей (см. таб. 2.1). Отметим, что и в данном случае тихоокеанские форели и лососи объединяются раньше, чем происходит присоединение Parahucho к группе голецов и европейских лососей. На новом графике первых двух главных компонент (рис. 2.17), объясняющих суммарно 85,0% всей дисперсии, можно выделить прежние четыре группы таксонов: 1) Oncorhynchus, 2) Parasalmo, 3) Brachymystax; Hucho, которые в данном случае удалены друг от друга в большей степени: 4) Parahucho, который в этой системе ближе к группе Salmo-Salvelinus. Таким образом, в случае ординации различия графиков наблюдаются лишь в отношении близко расположенных таксонов. Поскольку, как уже указывалось, методы ординации лучше улавливают взаиморасположение удаленных таксонов, а методы кластер-анализа - близких таксонов, отмеченными различиями графиков (см. рис. 2.14-2.17), видимо, можно пренебречь.

Подводя итог феноетическим исследованиям высших таксонов лососевых рыб, можно сделать вывод, что они распадаются на три большие группы: 1) Hucho, Brachymystax; 2) Parasalmo, Oncorhynchus; 3) Parahucho, Cristivomer, Salvelinus, Baione, голец оз. Эльгыт, европейские представители рода Salmo, Salmothymus. Отметим также, что взаимная близость таксонов в этих группах различна. Таймени и ленки очень близки друг к другу. Тихоокеанские форели и лососи, напротив, в достаточной степени удалены. В третьей группе обособленное положение занимают дальневосточные таймени Parahucho.

Однако, как отмечалось в главе 1, феноетика надежно выявляет лишь отношения сходства таксонов. Для оценки их родства необходимо дополнительно, на основе приемлемых методов кладизма, установить отношения предок-потомок, т.е. определить последовательность ветвлений филума. Ключевой операцией в таком исследовании является филетическая категоризация (или филетическое взвешивание), благодаря которой устанавливают плезиоморфные (предковые) и апоморфные (производные) состояния признаков.

Кладистские приемы и филетическое взвешивание признаков при оценке родства занимают сейчас доминирующее положение в филогенетике и систематике крупных (в ранге от отрядов до семейств) таксонов рыб (Gosline, 1960; 1973; 1980; Weitzman, 1967; Cavender, 1970; Rosen, 1982; Lauder, Liem, 1983). Среди лососевидных рыб филетическая категоризация морфологических признаков была разработана на Уровне подсемейств только для корюшковых и галаксиновых (Weitzman, 1967; McDowall, 1969; Клюканов, 1975). В.А. Клюканов (1975) считает, что морфологическая эволюция корюшковых и лососевидных в целом шла по пути редукции перихондральных окостенений, а также от хорошо выраженной межглазничной хрящевой перегородки (у корюшковых), через замещение ее дорсальной части орбитосфеноидом (у

лососевых), далее через исчезновение хряща под этой костью (у сиговых) и далее через исчезновение орбитосфеноида (у хариусовых). Иными словами, у лососевидных рыб этот исследователь предполагал морфологический ортогенез.

А.Н. Световидов и соавт. (1975) полагают, что корюшковые стоят ближе других лососевидных к исходной иредковой форме, считали признаки, свойственные этой группе рыб, примитивными для лососевых. Среди них назывались: наличие *hypethmoideum*, сильно развитый хондрокраниум с хрящевой межглазничной перегородкой, сошник со следами парного происхождения с зубами и без рукоятки, зубы на базибранхиальной пластинке. Позже перечисленные морфологические особенности (исключая *hypethmoideum*) были признаны примитивными чертами лососевых в работе Е.А. Дорофеевой и соавт. (1980). Однако в этой же статье авторы признали наиболее примитивным таксоном среди лососевых *lenka*, хотя ни один из названных плезиоморфных признаков не характерен для данной формы. Если все же опираться на примитивные признаки, перечисленные в работе А.Н. Световидова и соавт. (1975), то наиболее полным их набором среди высших таксонов лососевых отличается *Parahucho*, которому свойственны *hypethmoideum*, сошник с короткой рукояткой и следами парного происхождения в виде разобщения зубных рядов на головке, зубы на базибранхиальной пластинке. Что касается мощности развития хондрокраниума и характера межглазничной перегородки, то морфологический ряд, предложенный В.А. Кляжановым и воспроизведенный в некоторых последующих работах, представляется нам недостаточно детальным. Среди лососевых рыб наиболее мощным развитием хондрокраниума отличаются тихоокеанские лососи - группа по единодушному мнению достаточно специализированная в морфологическом отношении. На наш взгляд, наиболее близки к корюшковым по мощности развития хондрокраниума *Brachymystax*, *Nucho*, *Parahucho*. Однако строение межглазничной перегородки у этих форм различно. У тайменей и ленков (см. рис. 2.2, Б и 2.3, В) передняя часть орбитосфеноида не соприкасается с хрящевой перегородкой, а нижняя его часть контактирует с хрящевой подпоркой. У *Parahucho* (рис. 2.1), напротив, передняя часть орбитосфеноида контактирует с хрящевой перегородкой, а хрящевая подпорка под нижней частью этой кости отсутствует. По нашему мнению, по строению межглазничной перегородки к корюшковым ближе стоит *Parahucho*, а не *Nucho*, *Brachymystax*.

К сожалению, в исследованиях по филогенетической категоризации до сих пор были вовлечены лишь немногие морфологические признаки. Для большинства таксономически значимых признаков, приведенных в табл. 2.1 такие оценки отсутствовали. Это не позволяло выявить отношения предок-потомок для большинства высших таксонов лососевых рыб. Вместе с тем на пути оценки филогенетического веса морфологических признаков лососевых стоят две проблемы. Во-первых, конвергенция, которая отмечена для таких особенностей, как длина верхней челюсти, форма рыла (Алексеев, Мина, 1985; Мина, 1986). Во-вторых, отсутствие аналогий в полярности некоторых признаков у сест-

пинских групп вследствие их морфологического своеобразия. Эти обстоятельства потребовали некоторых дополнительных приемов при филетической категоризации признаков лососевых рыб.

1. Из кладистского анализа были удалены признаки, сходные морфы которых хаотично распределены среди хорошо обособленных фенонов (см. табл. 2.1: N 2, 4, 9, 14, 18, 24. 28. 29, 32, 34, 36, 37, 38, 41, 43). При этом мы исходили из предположения, что сходные признаки, встречающиеся у хорошо обособленных фенонов, скорее всего, конвертенты.

2. Оценивая филетическую категорию морф, оставшихся в анализе признаков, мы привлекали не только данные по сестринским группам лососевых рыб, но также имеющиеся сведения по раннему морфогенезу черепа (Paker, 1873; Beer, 1937; Tchernavin, 1938a, 1944; Романов, 1983, 1985; Joliie, 1984; Салманов, Каукоранта, 1987), полагая вслед за Хеннигом (Hennig, 1966), что ювенильные особи отличаются от взрослых того же таксона наличием большего числа плезиоморфных черт. Кроме того, в спорных случаях мы исходили из двух дополнительных критериев: а) производные морфы распределены в пределах одного фенона и не встречаются у других фенонов: б) независимая редукция структур более вероятна, чем процессы их параллельного возникновения у разных фенонов.

Изложенный подход позволил провести филетическое взвешивание морф у оставшихся 30 признаков. В табл. 2.1 у каждого из этих признаков иредковая морфа обозначена как "а", производная - как "б". По нашим оценкам, апоморфными чертами лососевых рыб следует считать (рис. 2.1-2.13): хондрокраниум с узким и низким основанием роострума, резко увеличенной этмоидально-орбитальной областью и уменьшенными дорсальными теменными фонтанелями, орбитосфеноид снизу контактирует с хрящевой подпоркой, но спереди не соприкасается с хрящевой перегородкой, задние отростки *elhmoidale latevale* хорошо выражены, *opisthoticum* касается *prooticum*. кости черепа имеют губчатые утолщения, небные не соприкасаются с головкой сошника, зубы на котором расположены вдоль длинной рукояти, имеющей хорошо выраженные боковые накладные крылья, орбитальный отдел парасфеноида короче лопастей этмоидального отдела, супраэтноид короткий с широким хвостом и редуцированной головкой, боковые края которой не скошены, задняя часть этой кости расположена встык с передними концами лобных, медиальные края которых несут вырезку, передняя часть предчелюстных редуцирована, челюстные с высоким гребнем и редуцированным сочленовным отростком, каналы сейсмо-сенсорной системы нижнечелюстной несут более 10 пор, меккелев хрящ Двурогий, передний конец *seratohyale* утолщен, передний край подвеска вверх имеет волнообразную вырезку, заглазничные достигают или почти достигают предкрышки, прободенные чешуи боковой линии трубковидные, их каналы открытые (см. табл. 2.1, морфы "б").

Как следует из анализа табл. 2.1, количество апоморфных признаков уменьшается в ряду: *Oncorhynchus* (18), *Hucho* (13), *Brachymystax* (13), *Parasalmo* (11), *Cristivomer* (8), *Salvethymus* (8), *Salmo* (7), *Salvcli-*

Таблица 2.4. Число синапоморфии у высших таксонов лососевых рыб (по комплексу 30 морфологических признаков). По диагонали - общее число апоморфных признаков (из 30) у данного таксона

1. Parahucho	(0)																																										
2. Biachymystax	0	13																																									
3. Hucho	0	13	(13)																																								
4. Oislivomer	0	6	6	(8)																																							
Ч. Ваюне	0	2	2	2	(2)																																						
6. Salvethymus	0	5	5	7	2	(8)																																					
7 Salvehnus	0	4	4	4	2	5	(6)																																				
X. Salmo liulta	0	4	4	5	1	6	5	(7)																																			
9. S. maimoiatus	0	4	4	5	1	6	5	7	(7)																																		
10. S. salar	0	4	4	5	1	6	5	7	7	(7)																																	
11. Salmothy-	0	3	3	4	1	5	3	5	5	5	(5)																																
nius																																											
12. Paia.salmo	0	1	1	~	1	3	2	3	3	3	(11)																																
13. Oncorhyn-	0	1	1	3	1	4	3	5	4	4	3	11	(18)																														
chus																																											
		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.																													

nus (6), Salmothymus (5), Baione (2), Parahucho (0). Среди высших таксонов лососевых уникальные производные признаки (аутапоморфии) имеют только тихоокеанские лососи (см. табл. 2.1, признаки: 7, 10, 12, 13, 21, 27, 31). Апоморфные черты распределены среди высших таксонов лососевых рыб достаточно мозаично. Выявление синапоморфии для различных пар таксонов (табл. 2.4) показывает, что наибольшее число общих производных признаков (13) имеют ленки и таймени, несколько меньше (11) - тихоокеанские лососи и форели, тогда как для этих двух групп таксонов можно отметить лишь одну синапоморфию по признаку N 5 (хрящевая подпорка под орбитосфеноидом). Европейские благородные лососи имеют семь синапоморфии (см. табл. 2.1, признаки: 5, 6, 8, 13, 15, 16, 39), а гольцы - от двух до семи. Заметим, что наименьшее число общих производных черт с другими гольцами отличает Ваюне. Допуская, что производные морфы признаков в большинстве случаев не возникали независимо у высших таксонов лососевых рыб, можно предположить следующий, на наш взгляд, наиболее правдоподобный путь возникновения современной мозаики их синапоморфии (рис. 2.18). Вначале от общего предка группы отделились дальневосточные таймени Parahucho, все морфологические признаки которых в принятой системе сравнения имеют плезиоморфное состояние. Остальные двенадцать таксонов какое-то время эволюционировали общим стволом и в этот период признак N 5 трансформировался в производную морфу (хрящевая подпорка под орбитосфеноидом имеется). Далее этот ствол дивергировал на два филума, один из которых - общий предок тихоокеанских форелей и лососей - претерпел трансформацию

десяти признаков. Во втором филуме — общего предка европейских лососей, гольцов, тайменей и ленков - до следующего цикла дивергенции трансформировалось лишь три признака (N 6, 8, 39 - см. табл. 2.1 и рис. 2.18). Далее этот ствол дивергировал на два филума: 1) филум европейских лососей, который претерпел трансформацию двух признаков (N 15, 16) до отделения *Salmothymus* и еще одного признака (N 13) после этого события; 2) филум гольцов, ленков и тайменей, испытавший последовательную трансформацию признаков N 44, 3, 40 по мере отделения *Baione*, *Salvelinus*, *Salvethymus*, *Cristivomer*, а в дальнейшем приобретший шесть трансформированных признаков при формировании общего предка ленков и тайменей. Необходимо отметить, что положение в кладограмме *Salvethymus* требует дальнейшего уточнения, поскольку форма прободенных чешуи боковой линии (признак 44) оценена у этого таксона по аналогии с другими гольцами. Если эта оценка окажется ошибочной, то *Salvethymus* следует присоединить к филуму европейских лососей.

Рассмотренная кладистическая гипотеза требует допущения обратной трансформации некоторых признаков (см. рис. 2.18). Это касается крыльев рукоятки сошника (признак 17) у некоторых видов тихоокеанских лососей, характера межглазничной перегородки (признак 6) у *Salmothymus*, *Salvethymus*, *Baione*, *Cristivomer*, формы переднего конца *ceratohyale* (признак 39) у *Salvelinus*, *Baione*, отростков *ethmoidale laterale* (признак 8) у *Baione*. Поскольку обратная трансформация затрагивает сравнительно небольшое число признаков и наблюдается лишь у отдельных представителей двух таких фенетически хорошо обособленных групп, как тихоокеанские лососи — тихоокеанские форели и европейские лососи - гольцы, гипотеза фетализации в данном случае представляется более предпочтительной, чем предположение о неверной оценке полярности названных признаков.

Предложенная кладистическая гипотеза заставляет также вновь вернуться к вопросу о конвергенции признаков. Среди использованных в кладистком анализе 30 признаков, лишь 3 признака (N 13, 15, 16), согласно гипотезе (см. рис. 2.18), испытали гомопластию в различных стволах. Эти признаки описывают взаиморасположение небных костей и сошника, а также размеры и характер зубного вооружения рукоятки сошника, т.е. именно те особенности, которым ихтиологи в последние десятилетия придавали решающее значение при оценке родственных связей и построения системы высших таксонов лососевых рыб. В частности, эти признаки послужили важнейшей основой для сближения европейских лососей с тихоокеанскими форелями и лососями (Чернавин, 1923; Norden, 1961; Vladykov, 1963; Behnke, 1968; Световидов и др., 1975; Holcik, 1982a; Kendal, Behnke, 1984; Дорофеева, 1985). Вместе с тем известно, что этмоидальный отдел черепа лососевидных подвержен эволюционным изменениям, связанным с питанием (Weitzman, 1967. P- 525). Еще большие изменения в зависимости от питания у лососевых претерпевают расположение и развитие зубов (Световидов, 1975. С. 1188). Поэтому, видимо, нельзя исключить параллельную эволюцию перечисленных признаков в сходном направлении сразу в нескольких

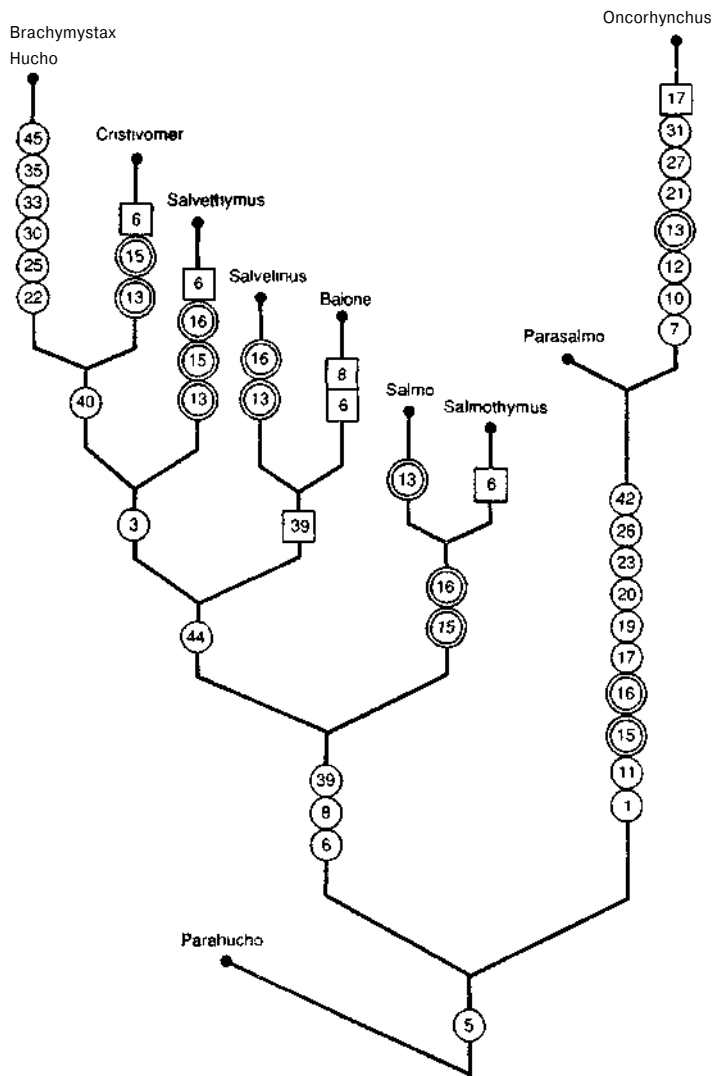


Рис. 2.18. Кладограмма высших таксонов лососевых рыб по комплексу 30 морфологических признаков

Цифры в круге - номера трансформированных признаков, цифры в квадрате - номера признаков с обратной трансформацией, цифры в двойном круге - номера гомопластичных признаков. Номера признаков как в табл. 2.1

стволах лососевых: у тихоокеанских форелей и лососей, у европейских лососей, а также у гольцов.

Для подтверждения этого предположения необходимо обнаружить более тонкие различия в строении сошников названных групп лососевых, которые указали бы на независимое происхождение зубного вооружения рукоятки. Такие свидетельства, на наш взгляд, имеются.

Таймени и ленки имеют на сошнике только поперечный ряд зубов, который расположен на вентральной стороне короткой и широкой головки. У некоторых экземпляров тайменей зубной ряд разделен промежутком на две равные половины, что по-видимому, можно расценивать как следы парного происхождения этой кости. Рукоятка сошника у этих форм сравнительно короткая, широкая и плоская (см. рис. 2.4-2.6, 2.8). Такое строение сошника, видимо, следует считать предковым, исходным для всех лососевых. Оно характерно для филогенетически примитивного *Parahucho*. Филогенетически продвинутые ленки и таймени в процессе эволюции сохранили архаичную конструкцию сошника. У американского *Cnstivomer* (см. рис. 2.7) рукоятка и головка сошника несколько уже и длиннее, чем у тайменей, а поперечный зубной ряд трансформирован в У-образный путем смещения в каудальном направлении его центральной части. При этом каудальная часть зубного ряда расположена вдоль рукоятки, но не прирастает к ней.

Сошник *Salvethymus* сходен с сошником *Cnstivomer* по характеру расположения зубчатой "дентогенной", по терминологии В. Владыкова, ткани (зубы на сошнике у этой формы, как правило отсутствуют), но отличается заметно более длинной и плоской рукояткой. У некоторых других гольцов и европейских лососей процессы сужения и удлинения сошника, а также смещения зубов в каудальном направлении зашли еще дальше, чем у *Cnstivomer* (рис. 2.9, 2.11). Так, для филогенетически примитивных гольцов (*S. boganidae*, *S. alpinus*) характерны сравнительно более длинная и узкая рукоятка, а также гроздь зубов, которая свисает вдоль рукоятки, но не прирастает к ней; У-образная гроздь трансформировалась в вытянутый равнобедренный треугольник с узким основанием, которое отделено от узкой головки сошника перетяжкой. У филогенетически продвинутых гольцов тихоокеанской группы (*S. malma*, *S. albus*) каудальная часть зубной грозди редуцирована; зубы располагаются одним-двумя поперечными рядами, которые у них, в противоположность тайменям и ленкам, сравнительно короткие и всегда отделены от головки сошника перетяжкой. У европейских лососей, в отличие от гольцов, продольный ряд зубов по всей длине прирастает к вентральной поверхности длинной ланцетовидной рукоятки сошника. У *Salmothymus*, кроме продольного ряда зубов вдоль рукоятки, гомологичного таковому европейских лососей, имеется довольно широкий поперечный ряд зубов на головке, видимо, гомологичный таковому тайменей и ленков. Благодаря своей ширине головка сошника у этой формы соприкасается с небными костями. Таким образом, особенности строения сошника ленков, тайменей, гольцов и европейских лососей хотя и различаются существенно у крайних членов ряда, но связаны между собой довольно плавными переходами.

У большинства тихоокеанских форелей и лососей наблюдается, на наш взгляд, существенно отличная от приведенной картины строения сошника (см. рис. 2.12, 2.13) яйцевидная в плане рукоятка сошника несет продольный зубной ряд, который заметно расширяется в

каудальном направлении. От поперечного зубного ряда на головке кости он часто отделен промежутком. Поперечный зубной ряд на головке, видимо, гомологичен таковому тайменей и ленков, но несколько более короткий, особенно у тихоокеанских лососей. Тем не менее у *Parasalmo* головка сошника обычно соприкасается с небными костями. От головки сошника начинаются короткие боковые крылья, которые заметно выступают за края рукоятки и часто сливаются друг с другом на ее дорсальной поверхности, т.е. являются накладными крыльями. Эти крылья особенно четко выражены у молоди тихоокеанских форелей и лососей, тогда как у взрослых особей филогенетически продвинутых видов (кета, нерка, горбуша) они могут быть вторично в большей или меньшей степени редуцированы. Как известно (Norden, 1961; Vladikov, 1963, p. 479; Ключанов, 1975, Malcolm, 1984), сошник лососевых рыб имеет композитное происхождение, т.е. возникает путем слияния нескольких, ранее обособленных элементов. Характерно, что следы композитного происхождения сошника прослеживаются у некоторых современных лососевидных рыб (Световидов и др., 1975). Поэтому нам представляется, что заслуживает внимания гипотеза о более сложном, чем у других лососевых, композитном происхождении сошника тихоокеанских форелей и лососей.

Согласно нашей гипотезе (Глубоковский, Глубоковская, 1981), боковые крылья сошника этих лососевых напоминают своим строением и местоположением короткую и широкую рукоятку сошника ленков и тайменей и представляют собой ее древний гомолог. В то же время остальная часть рукоятки сошника тихоокеанских форелей и лососей - сравнительно длинная пластинка яйцевидной формы, несущая продольный, расширяющийся кзади ряд зубов - видимо, не находит себе гомолога у других лососевых. С нашей точки зрения, она должна считаться новообразованием, которое негомологично рукоятке сошника европейских лососей. Источником этого новообразования, на наш взгляд, может быть зубной элемент парасфеноида, характерный для примитивных костистых рыб (Gosline, 1973. P. 54). Таким образом, анализ тонкого строения сошника показывает, что предполагаемая гомопластия признаков, считавшихся ранее таксономически значимыми, вполне возможна. Схема преобразований сошника в филогенезе лососевых представлена на рис. 2.19.

Функциональной основой такой конвергенции признаков сошника могла быть параллельная в разных стволах лососевых модификация пищедобывающего поведения. Известно, что европейские лососи, хищные гольцы, а также тихоокеанские форели и лососи обычно нападают на жертву сбоку с разворотом и поэтому захватывают добычу поперек тела. Таймени же настигают свою жертву в угон и захватывают ее с хвоста вдоль тела. Возможно, предковые формы европейских лососей, гольцов и тихоокеанских форелей независимо друг от друга вырабатывали приспособления для надежного удержания рыбы-жертвы при ее захвате поперек тела. Одним из наиболее простых конструктивных решений этой задачи было появление дополнительного продольного ряда

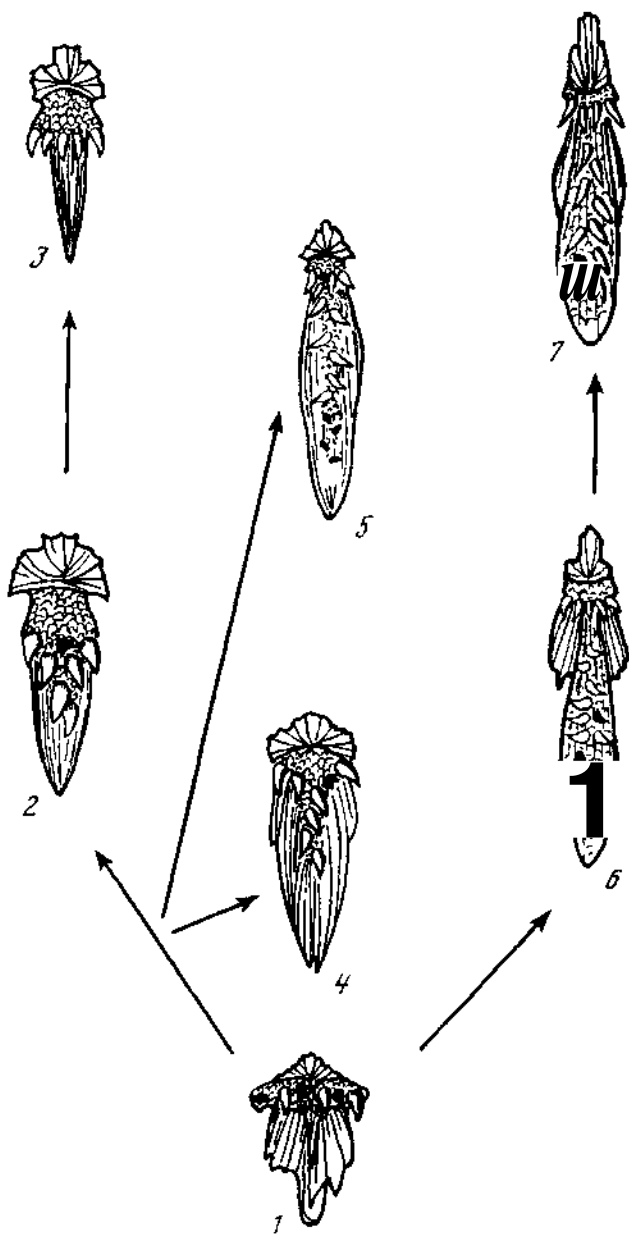


Рис. 2.19. Схема преобразований сошника в филогенезе лососевых рыб

1 - таймень, 2 - архаичный голец, 3 - продвинутый голец, 4 - *Constivomer*, 5 - европейский лосось, 6 - тихоокеанская форель, 7 - тихоокеанский юсось

зубов на небе. Однако в разных филумах дополнительный продольный зубной ряд сошника формировался специфично и, как следует из нашей гипотезы, на основе разных элементов.

Морфологические признаки, исключенные из кладистского анализа, в большинстве случаев также подвержены конвергенции (см. табл. 2.1). Например, у ленков и *Salmothymus* независимо происходили процессы укорочения верхней челюсти и одновременно сдвижения вперед места приращения нижней челюсти (признаки 32, 36, см. табл. 2.1). Эти преобразования, как считает А.Н. Световидов (1975), могут быть объяснены значительными изменениями размера рта и челюстей лососевых в зависимости от характера питания. Напомним, что указанные признаки Берг (Berg, 1908) и некоторые другие другие ихтиологи использовали для обоснования сближения ленков и *Salmothymus*. У ленков с тайменями, гольцов, большинства видов тихоокеанских лососей (кроме *Salmo marmoratus*, *Salmothymus obtusirostris*), а также тихоокеанских лососей и форелей произошла независимая редукция *hypethmoideum* (признак 4). Заметим, что, как абберация, это эндохондральное окостенение обнаружено у *Salmo trutta*, *Baione*, *Parasalmo* (Световидов, 1975, наши данные). Кроме того, независимой в разных филумах редукции в той или иной степени подверглись (см. табл. 2.1) отростки сфенотикум (пр. 9), зубы на головке сошника (пр. 14), лопасть восходящего отростка нижнечелюстных (пр. 34), зубы в центре *glossohuale* и на *copula* (пр. 37, 38), нижняя лопасть предкрышки (пр. 41). Таким образом, наряду с дивергенцией в морфологической эволюции лососевых рыб наблюдается конвергенция отдельных признаков, которая в большинстве случаев вызвана либо процессами независимой редукции структур, либо выработкой сходных адаптации, связанных обычно с особенностями питания, при ограниченной возможности конструктивных решений.

Кладограмма высших таксонов лососевых рыб (см. рис. 2.18) топологически отличается от их фенограммы (см. рис. 2.14, 2.16): первое ветвление в кладограмме связано с отделением *Parahucho*, тогда как в фенограмме этот таксон сближается с группой европейских лососей и гольцов. Филетическое взвешивание признаков и их последующий анализ показывают, что сближение указанных группировок обусловлено большим числом общих плезиоморфных признаков, сохранных без изменения в процессе эволюции от общего предка. Иными словами, на фенограмме в данном случае формируется парафилетическая группировка. Согласно кладистской концепции, такие группировки не являются монофилетическими, в отличие от голофилетических групп, объединяемых на основе синапоморфий (например, *Oncorhynchus-Parasalmo*, *Brachymystax-Hucho*).

Результаты фенетического и кладистского анализов можно синтезировать в филограмме, указывающей как масштабы различий таксонов, так и последовательность их дивергенции. Согласно филограмме (рис. 2.20), после отделения *Parahucho*, дальнейшая эволюция лососевых шла двумя независимыми стволами - тихоокеанским, представители которого формировались в бассейне Пацифики (*Parasalmo*,

Oncorhynchus) и аркто-атланти-
 ческим, представители которого
 возникли в бассейнах Ледовитого
 и Атлантического океанов (Salmo,
 Salmothymus, Baione, Salvethymus,
 Cristivomer, Hucho, Brachymystax).
 В тихоокеанском филуме наибо-
 лее продвинуты в эволюционном
 отношении тихоокеанские лососи,
 а аркто-атлантическом - таймени
 и ленки. Заметим, что с точки
 зрения морфологии ленки явля-
 ются производной от тайменей
 формой, поскольку characterizуются
 рядом аутопоморфных для
 данного филума признаков (см.
 табл. 2.1) - частичной редукцией

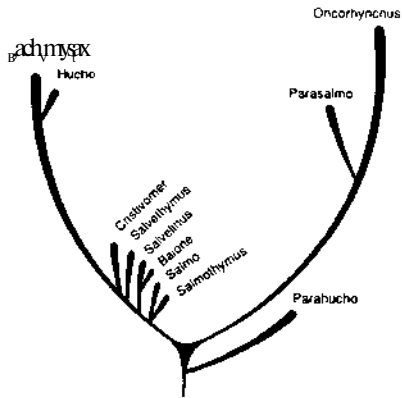


Рис. 2.20. Филограмма высших таксонов лососевых рыб

отростков sphenoticum (пр. 9), укороченной верхней челюстью (пр. 32), сдвинутым вперед местом приращения нижней челюсти (пр. 36).

Сопоставляя результаты наших исследований филогенетических отношений высших таксонов лососевых рыб с представлениями других авторов, рассмотренными в разделе 2.1, следует указать на принципиальную новизну наших выводов по трем аспектам филограммы (рис. 2.20).

1. Особое положение дальневосточных тайменей Parahucho, как значительно обособленной от Hucho и наиболее архаичной из ныне живущих форм лососевых рыб. Ранее наиболее архаичной формой лососевых считали ленков, обосновывая эту гипотезу морфологическими и кариологическими аргументами, критический анализ которых был сделан выше. Кроме того, примитивность ленков обосновывали паразитологическими данными (Пугачев, 1980, 1984). Однако дальневосточные таймени в этом отношении изучены не были, а из положения "число специфичных паразитов пропорционально древности их хозяев" известны исключения (Пугачев, 1980). Наша гипотеза подтверждается и биохимическими данными (Рябова и др., 1981; Олейник, 1995).

2. Значительная филетическая продвинутость Brachymystax и Hucho. Этот вывод подтверждается и кариологическими данными: Викторовский и соавт. (1985) показали, что таймени и ленки имеют уникальную группу маркерных хромосом, отсутствующую у других лососевых, т.е. группу аутопоморфных признаков с кладистских позиций.

3. Большая филетическая близость тихоокеанских форелей Parasalmo к тихоокеанским лососям, чем к европейским лососям, которые в свою очередь, сближаются с гольцами. Ранее в пользу такой группировки свидетельствовали только кариологические (Викторовский, 1978; Васильев, 1985) и молекулярные данные (Yamanaka et al., 1967; Scholl, Geiger, 1976; Олейник, 1995). В то же время морфологические особен-

ности, как полагали, указывали на значительное сходство *Parasalmo* и *Salmo*. Эти обстоятельства не позволяли надежно установить родственные связи *Para.salmo* и их положение в системе.

Эволюционная классификация высших таксонов лососевых рыб предполагает трансформацию филогенетической схемы, отражающей динамику эволюционных событий в статическую систему иерархических категорий от рода до подсемейства включительно. Серьезным препятствием на пути решения данной задачи является отсутствие удовлетворительных теоретических критериев надвидовых категорий. Недавно А. Дюбуа (Dubois, 1981) предложил теоретический критерий родового статуса в зоологии, который можно назвать "репродуктивно-онтогенетическим". Согласно критерию, два вида следует рассматривать в рамках одного рода, если они способны давать жизнеспособных до взрослого состояния гибридов (природных или искусственных). Обратное заключение - виды, не дающие гибридов, жизнеспособных до взрослого состояния, являются членами разных родов - некорректно, т.е. в этом смысле критерий Дюбуа является асимметричным. По мнению автора, роды, сформированные на основе данного критерия, представляют собой как генетические (репродуктивные), так и филогенетические единицы. Иными словами, новый критерий придает категории рода биологическое и эволюционное содержание.

Применение "репродуктивно-онтогенетического" критерия рода к лососевым рыбам дает неоднозначные результаты. С одной стороны, известны гибриды между филогенетически близкими родами, например, гольцами и европейскими лососями, а также видами одного рода (Rounsefell, 1962; Refstie, Gjedrem, 1975; Gjedrem et al., 1977; Sutterhn et al., 1977). Эти формы можно было бы рассматривать как члены одного рода. С другой стороны, отмечены гибриды и между такими филогенетически удаленными родами как гольцы и тихоокеанские лососи (Rounsefell, 1962; Honma, 1974). Объединять некоторые виды гольцов и тихоокеанских лососей в рамках одного рода, на наш взгляд, нецелесообразно и с биологических и с эволюционных позиций. Большую сложность в практическом использовании данного критерия обуславливает его асимметричность. Дело в том, что в зависимости от подбора пар производителей по видам и по полу даже в рамках такого компактного рода, как тихоокеанские лососи, выживаемость гибридов может принципиально различаться (Rounsefell, 1962; Смирнов, 1969). Соответственно в этом случае, следуя критерию А. Дюбуа, некоторые виды следовало бы включать в род *Oncorhynchus* лишь условно. Таким образом, можно сделать вывод, что "репродуктивно-онтогенетический" теоретический критерий рода, предложенный А. Дюбуа, не пригоден для разграничения родов лососевых рыб.

Одним из практических критериев рода у животных, в частности, у лососевых рыб является критерий "единого уровня различий" (Скарлато. Старобогатов, 1974; Световидов, 1975, Световидов и др., 1975). Согласно этому критерию, родового ранга заслуживает такая группа

видов, масштаб обособленности которой от других групп соответствует масштабу обособленности родов, несомненного в настоящее время ранга. По сути дела, именно такой критерий таксономического ранга используется в фенетике (Sneath, Sokal, 1973). Хотя недостатки его известны (Майр, 1971), тем не менее данный критерий остается достаточно популярным.

Применяя критерий "единого уровня различий" к лососевым рыбам и выбирая в качестве стандарта родовых отличий обособленность между тайменями и ленками ($D = 0,080$, см. табл. 2.2). можно прийти к выводу, что в составе семейства насчитывается 11 родов: *Brachymystax*, *Hucho*, *Cristivomer*, *Baione*, *Salvethymus*, *Salvehnus*, *Salmo*, *Salmothymus*, *Parasalmo*, *Oncorhynchus*, *Parahucho*. Преимущество данного критерия - выделение большого числа группировок, что полезно при таксономической ревизии. По сути этот подход является "дробительским". Вместе с тем такой критерий в случае с лососевыми рыбами имеет ряд недостатков. Во-первых, он дает неустойчивые результаты при изменении системы сравнения. Например, если при том же стандарте родовых отличий оценивать масштаб обособленности лососевых по системе из 30 морфологических признаков, то в рамках одного рода следует рассматривать *Salvelinus*, *Baione*, а также *Cristivomer*, *Salvethymus* (см. табл. 2.3). Во-вторых, если выбрать другой стандарт родовых различий (например, *Salmo*-*Salmothymus*), то родовый состав семейства будет другим. В-третьих, большая часть родов лососевых (6 из 11) в данном случае становятся монотипическими, что практически неудобно. В-четвертых, между многими родами в данном случае отсутствуют заметные фенотипические разрывы, что затрудняет их диагностику. Таким образом, критерий "единого уровня различий", хотя и может быть использован для предварительных выводов о родовом составе лососевых рыб, нуждается в замене на теоретически более обоснованный и практически более надежный критерий родового ранга.

К сожалению, теоретическое решение данной проблемы пока отсутствует. В практическом отношении, по нашему мнению, заслуживает внимания точка зрения Кендала и Бенке (Kendal, Behnke, 1984) о необходимости формирования более обособленных и более крупных по видовому составу родов лососевых. Подходя к нашему материалу с таких "объединительских" позиций, можно выделить 5 родов (см. табл. 2.2, стандарт различий равен 0,200): *Hucho* (включая ленков), *Parahucho*, *Parasalmo*, *Oncorhynchus*, *Salmo* (включая всех гольцов и *Salmothymus*). Такая система родов лососевых отличается более четкими фенотипическими разрывами, более устойчива к изменению набора признаков и не создает проблем с диагностикой родов. Кроме того, она хорошо описывает структуру филограммы и соответствует рассмотренным выше данным по кариологическим различиям лососевых. Недостатком такой системы, на наш взгляд, является концентрация большинства видов современной фауны в роде *Salmo*. Этот недостаток можно частично устранить путем выделения подродов (*Salmo* s. str., *Salmothymus*, *Salvehnus*, *Cristivomer*, *Salvethymus*). Можно полагать, что "дробительский" и "объединительский" подходы будут ограни-

чивать диапазон таксономических решений относительно родового состава лососевых рыб до тех пор, пока не будет найден приемлемый теоретический критерий рода.

Выделение надродовых таксонов лососевых рыб также можно произвести с разных позиций. С точки зрения кладизма, ранг таксона определяется последовательностью ветвления кладограммы. Если принять объединительскую концепцию "больших" родов, то, следуя кладограмме (см. рис. 2.18), лососевых рыб следует разделить на два подсемейства - Parahuchoninae (род Parahucho) и Salmoninae, которое состоит из двух триб Oncorhynchini (роды Oncorhynchus, Parasalmo) и Salmonini (роды Salmo, Hucho). Сформированные высшие таксоны являются голофилетическими группами. Однако в данной классификации не учтены различия в темпах эволюции таксонов, которые могут быть оценены из сопоставления кладограммы и фенограммы. С позиций феноетики (см. рис. 2.14, 2.16) "большие" роды лососевых рыб разделяются на три подсемейства — Oncorhynchinae (роды Oncorhynchus, Parasalmo), Huchoninae (род Hucho), Salmoninae (роды Parahucho, Salmo). Эта классификация подчеркивает фенотипические разрывы трех названных группировок, но формирует как голофилетические (Oncorhynchinae, Huchoninae), так и парафилетические (Salmoninae) таксоны. Сопоставляя кладистскую и феноетическую классификацию можно сделать вывод, что наиболее высокими темпами филетической эволюции отличались роды Oncorhynchus, Parasalmo, Hucho.

Исходя из принципа, что эволюционная классификация должна отражать как последовательность дивергенции, так и темпы эволюции группировок и на этой основе формировать голофилетические таксоны, можно предложить следующую систему сем. Salmonidae ("большие" роды расположены в порядке от примитивных к продвинутым):

- подсем. Parahuchoninae subfam. nov.
 - род Paiahucluo Vladykov (дальневосточные таймени)
- подсем. Salmoninae Regan
 - триба Salmonini Regan
 - род Salmo L {благородные лососи}
 - триба Huchonim Holcik
 - род Hucho Gunther (таймени)
- подсем. Oncorhynchinae Tchernavin
 - род Paiasalmo Vladykov (тихоокеанские форели)
 - род Oncorhynchus Suckley (тихоокеанские лососи)

Такая система лососевых рыб достаточно полно, на наш взгляд, подчеркивает как морфологическую, так и кариологическую обособленность высших таксонов и исходит из "ретроспективного постулата" кладизма: виды, включаемые в каждый высший таксон, должны происходить от общего предкового вида (Hennig, 1966). Вместе с тем в предложенной системе мы отказались от справедливо критикуемого за недоучет темпов дивергенции (Майр, 1971) "перспективного постулата" кладизма, согласно которому ни один вид группы, произошедший от общего предкового вида, не может быть помещен вне общего высшего таксона.

Высшие таксоны предложенной нами системы четко дифференцируются по комплексу краниологических признаков (см. табл. 2.1).

Parahuchoninae отличаются отсутствием хрящевой подпорки под орбитосфеноидом (пр. 5), редуцированным задним отростком *ethmoidale laterale* (пр. 8), *opisthoticum* не касается *prooticum* (пр. 11), длинным супраэтноидом (пр. 20). отсутствием медиальной вырезки на лобных костях (пр. 26), плоским передним концом *ceratohyale* (пр. 39), заглазничные далеко не достигают предкрышки (пр. 42).

Salmoninae характеризуются хрящевой подпоркой под орбитосфеноидом (пр. 5), хорошо развитыми задними отростками *ethmoidale laterale* (пр. 8), *opisthoticum* не касается *prooticum* (пр. 11), длинным супраэтноидом (пр. 20), отсутствием медиальной вырезки на лобных (пр. 26). утолщенным, как правило (кроме *Salvelinus*, *Baione*), передним концом *ceratohyale* (пр. 39), заглазничные далеко не достигают предкрышки (пр. 42).

Salmonini - канал сейсмочувствительной системы нижнечелюстной кости имеет не более 10 пор (пр. 33). меккелев хрящ однорогий (пр. 35), каналы в чешуях боковой линии закрытые (пр. 45). Huchonini - канал сейсмочувствительной системы нижнечелюстной кости имеет более 10 пор (пр. 33). меккелев хрящ двурогий (пр. 35), каналы в чешуях боковой линии открытые (пр. 45).

Huchonini - канал сейсмочувствительной системы нижнечелюстной кости имеет более 10 пор (пр. 33), меккелев хрящ двурогий (пр. 35), каналы в чешуях боковой линии открытые (пр. 45).

Onchorhynchinae отличаются хрящевой подпоркой под орбитосфеноидом (пр. 5), редуцированными задними отростками *ethmoidale laterale* (пр. 8), *opisthoticum* касается *prooticum* (пр. 1), коротким супраэтноидом (пр. 20), хорошо выраженной медиальной вырезкой на лобных костях (пр. 26), плоским передним концом *ceratohyale* (пр. 39), заглазничные достигают или почти достигают предкрышки (пр. 42).

Сопоставляя системы классификаций лососевых рыб. предложенные разными авторами (табл. 2.5). можно заключить, что предпринимавшиеся ранее попытки не отражают в достаточной степени современного состояния изученности группы. Так, система Р. Бенке включает парафилетическую трибу Huchonini и не отражает обособленности тихоокеанских лососей и форелей. Система И. Хольчика также включает парафилетические трибы Huchonini, Salmonini и искусственно разделяет тихоокеанских форелей и лососей. Система Е.А. Дорофеевой включает парафилетическое подсем. Brachymystacinae и не отражает масштаба дифференциации тихоокеанских лососей и форелей от *Salmo*, *Salvelinus*, *Salmothymus*. Предлагаемая нами ранее система лососевых (Глубоковский, 1983) отличается от современной лишь таксономическим рангом надродовых группировок: трибы были повышены до ранга подсемейства в связи с повышением ранга всей группы до уровня семейства. Это позволило наиболее тонко отразить дифференциацию Salmoninae, выделив трибы Salmonini и Huchonini. Что касается структуры системы, т.е. характера связей таксонов, то она осталась неизменной.

Таблица 2.5. Взгляды разных исследователей на систему лососевых рыб

Чернавин (1923)	Behnke(1968)	Holcik CI982)	Дорофеева (1989)	Глубоковский (1983, наст, работа)
			Brachymystacinae	
Brachymystini	Huchonini	Huchonini	Brachymystini	
Brachymystax	Parahucho	Brachymystax	Brachymystax	
	Hucho	Hucho	Hucho	
	Brachymystax	Paiahucho	Parahucho	Parahucomnae
	Salvelinus			Parahucho
			Salmoninae	Salmoninae
Salmonini	Salmonini	Salmonini	Salvelini	Salmonini
Hucho	Salmothymus	Salvelinus	Cristivomer	Salmo (Salmo)
Parahucho	Salmo	Salmo	Salvelinus	(Salvelinus)
				(Salvethymus)
Salvelinus	Parasalmo	Parasalmo	Salmonini	(Cristivomer)
Salmo	Oncorhynchus	Salmothymus	Salmothynius	(Salmothymus)
Parasalmo		Oncorhynchini	Salmo	Huchonini
Oncorhynchini		Oncorhynchus	Oncorhynchini	Hucho(Hucho)
Oncorhynchus			Parasalmo	(Brachymystax)
			Oncorhynchus	Oncorhynchinae
				Parasalmo
				Oncorhynchus

Примечание. Родовое подразделение лососевых рыб дано согласно нашим представлениям. В скобках даны названия подродов.

Мы полагаем, что разработанная нами система высших таксонов лососевых рыб удовлетворяет двум важнейшим требованиям, предъявляемым к биологическим классификациям. Во-первых, она достаточно полно отражает современные знания о родстве и масштабе сходства форм. Во-вторых, система обладает определенной прогностической мощностью (и соответственно возможностью для верификации) как в отношении эволюции отдельных признаков (см. рис. 2.18, 2.19), так и в отношении особенностей филогенеза и эволюции группы (см. рис. 2.20 и главу 7). Необходимо отметить, что более поздние молекулярно-генетические исследования митохондриальной ДНК и ферментных белков (Олейник. 1995) подтвердили правильность предлагаемых нами изменений в системе лососевых рыб.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДОВ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* входят, как отмечалось в главе 2, в состав подсем. *Oncorhynchinae* и обитают в Северной Пацифике и прилежащих к ней районах Северного Ледовитого океана. По современным представлениям, в состав рода входит 6 широко распространенных видов (рис 3 1-3 6) сима *O. masou* (Brevoort), кижуч *O. kisutch* (Walbaum), чавыча *O. tshawytscha* (Walbaum), горбуша *O. goibuscha* (Walbaum), нерка *O. nerka* (Walbaum) и кета *O. keta* (Walbaum). Нерестовый ареал сима располагается в реках Приморья, Японского архипелага, Сахалино-Курильского региона и Западной Камчатки. Остальные пять видов тихоокеанских лососей воспроизводятся в пресноводных водоемах как Азии, так и Северной Америки. Наиболее обширен нерестовый ареал у горбуши и кеты — от рек Корейского полуострова и Калифорнии на юге, до рек Лена и Маккензи на севере (Берг, 1948; Nanamura et al., 1967). Все виды тихоокеанских лососей симпатричны на большей части своих нерестовых ареалов в Азии и Северной Америке. Кроме того, на Камчатке, а также на тихоокеанском побережье Северной Америки все виды тихоокеанских лососей симпатричны с видами ближайшего в филогенетическом отношении рода тихоокеанских форелей *Parasalmo* (рис 3 7).

Тихоокеанские лососи издавна служат наиболее ценным объектом промысла в России, Японии, Канаде и США, что в значительной мере стимулировало широкое изучение их биологии. Многие исследователи рассматривали пути эволюции конкретных компонентов фенотипа этой группы (Шмидт, 1947; Neave, 1958; Nikita, 1962; Rounscfell, 1962; Simon, 1963; Tsuyuki, Roberts, 1966; Черненко, 1969; Омельченко и др., 1971; Гликман и др., 1973; Uttei et al., 1973; Горшкова, 1978; Горшков и др., 1979; Царев и др., 1984; Шубина, 1986; Thomas et al., 1986; Чернов, 1987; Борхсениус. Чернов, 1987). Однако их мнения о филогении рода *Oncorhynchus* весьма противоречивы.

Г Сакли (Suckley, 1861, 1862) на основании специфично изогнутого и удлинненного рыла, наблюдаемого у самцов-производителей в брачном наряде, установил отдельный подрод *Oncorhynchus* рода *Salmo* для следующих ранее описанных видов лососей *S. scoulen* и *S. proteus* (= *O. goibuscha* - типовой вид), *S. coorep* (= *O. kisutch*), *S. dermatinus* (= *O. nerka*), *S. consuetus* (= *O. keta*). Он же высказал мысль о возможном родовом статусе выделенной группы. Несколько позже А. Гюнтер (Gunther, 1866) возвел *Oncorhynchus* в ранг самостоятельного рода. Д.С Джордэн и Б Эверман (Jordan, Evermann, 1896) также считали *Oncorhynchus* отдельным родом, весьма близким к *Salmo*. Позже

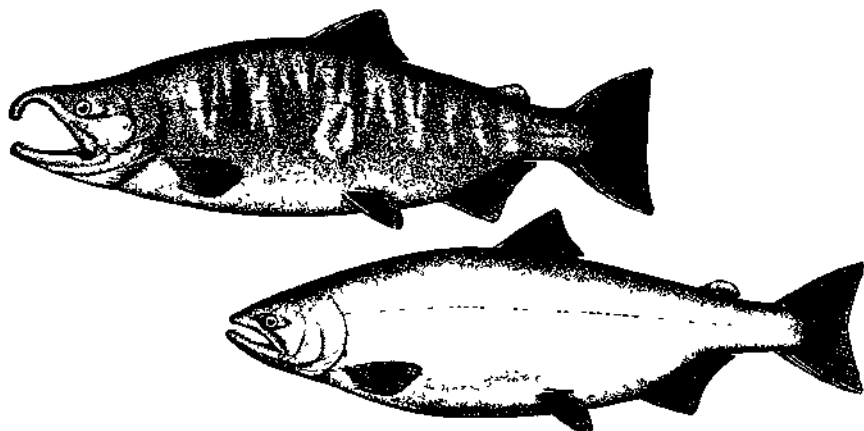


Рис. 3.1. Сима

Вверху - самец в брачном наряде впип -самка серебрянка

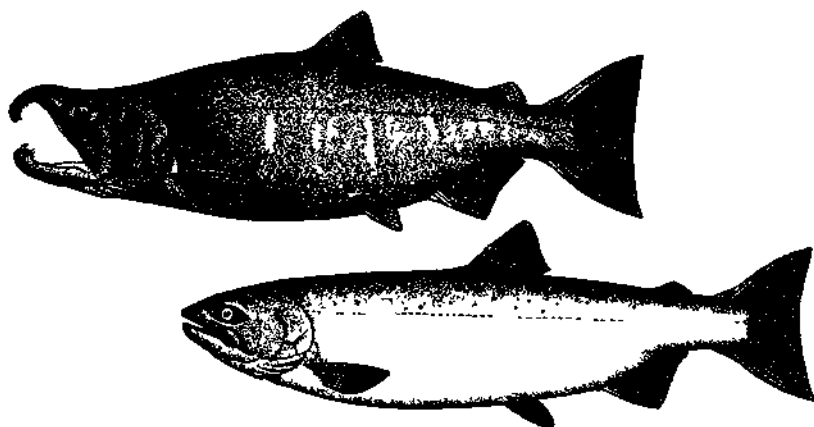


Рис. 3.2. Кижуч

Вверху - самец в брачном наряде внизу - самка-серебрянка

Л.С Берг (1916) вновь свел род *Oncorhynchus* к роду *Salmo*, рассматривая его как подрод последнего. Кроме того, Л.С Берг ввел для разделения этих групп другие признаки (относительный размер и форма заднего края супраэпмоида, взаиморасположение гребней на лобных костях и форма их орбитального края, особенности распространения), оставив из старых признаков только число ветвистых лучей в анальном плавнике. На этой основе была сделана перегруппировка видов Тихоокеанские *Salmo* попали в подрод *Oncorhynchus* (Берг, 1916)

В.В. Чернавин (1918, 1921, 1923) не согласился с точкой зрения Л.С. Берга на систему лососевых и, детально изучив брачные изменения и особенности строения черепа ряда лососевых рыб, пришел к выводу о значительной обособленности этих групп и установил для

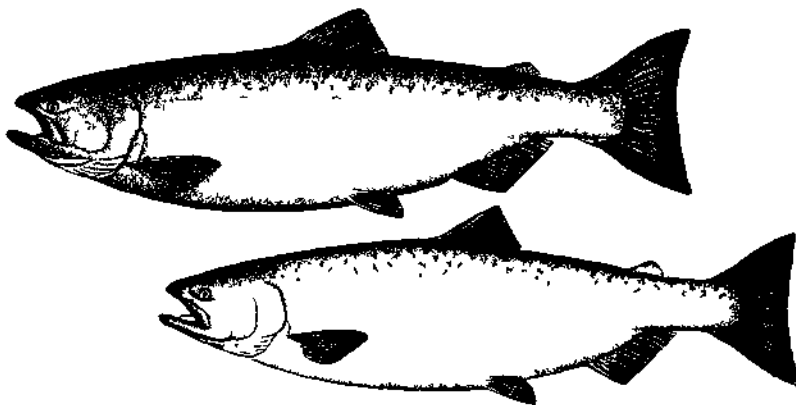


Рис 3.1 Чавыча

Вверху - самец в брачном наряде внизу - самка серебрянка

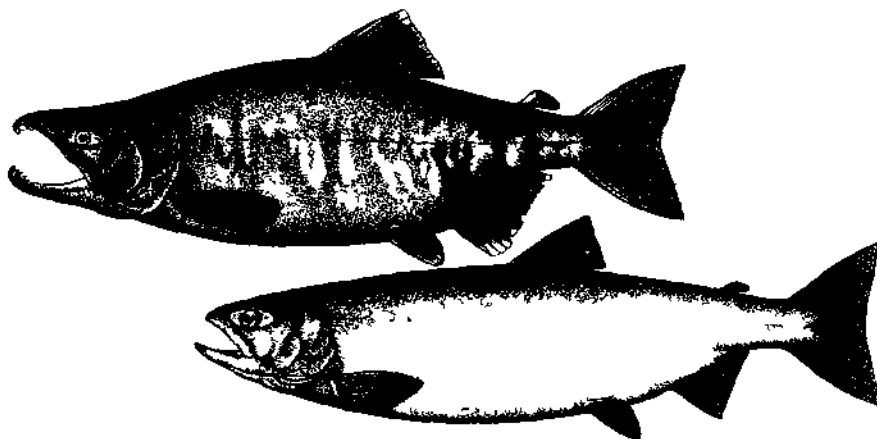


Рис 3.4. Кета

Вверху - самец в брашом наряде внизу самка серебрянка

тихоокеанских лососей в составе 6 видов отдельную секцию или трибу *Oncorhynchus* (Чернавин, 1923) По мнению В В Чернавина (1921, 1923), роду *Oncorhynchus* в отличие от других родов лососевых, свойственны следующие особенности (из представителей рода В В Чернавин исследовал кету, горбюшу и 1 экз чавычи)

1 Брачный наряд во время нереста выражен максимально (удлинение и искривление челюстей, но отсутствие соединительно-тканного крюка на переднем конце нижней челюсти, разрастание передних зубов на межчелюстных и нижнечелюстных, увеличение горба утолщение кожных покровов)

2 Икрометание происходит раз в жизни

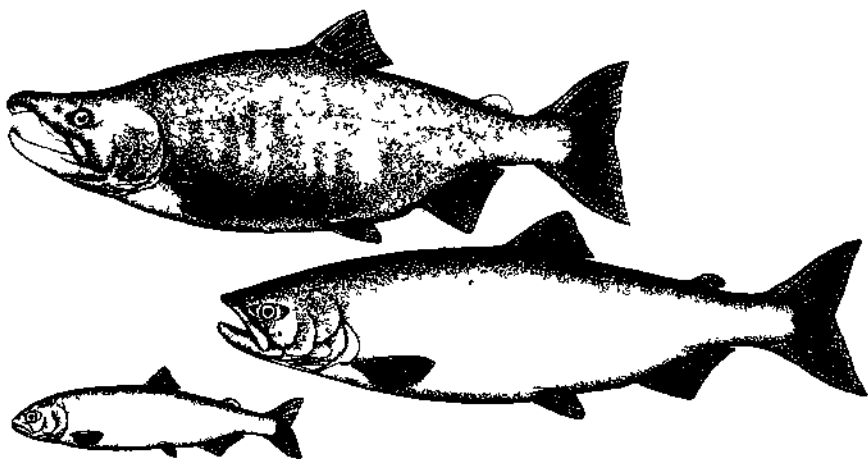


Рис. 3.5 Нерка

Сверху вниз - самец в брадном наряде - самка серебрянка - неотенический самец

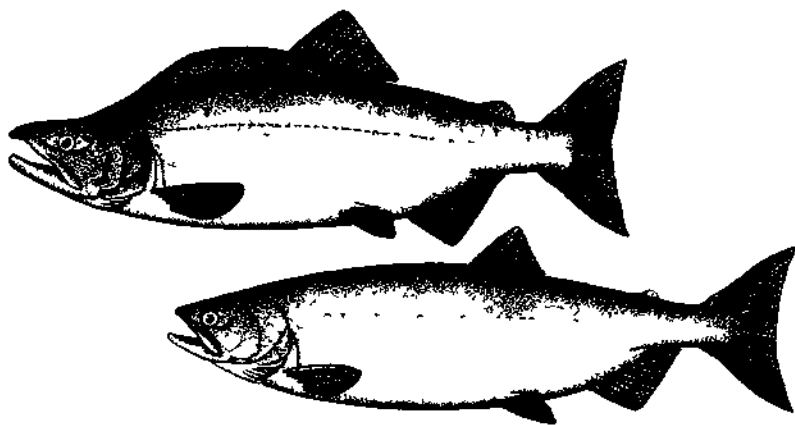


Рис. 3.6. Горбуша

Вверху - самец в брадном наряде - внизу - самка серебрянка

3 Перестройки экологии и физиологии во время нерестовой миграции максимальные по масштабу и быстрые, что приводит тихоокеанских лососей к гибели после первого нереста

4 Привязанность к пресным водам слабая, морские нагульные миграции длительные

5 Osteологические развитие хрящевого черепа мощное, многих покровных костей черепа — слабое, рострум заострен, уплощение на его Дорсальной стороне отсутствует, хрящевой мост в области глазниц Широкий (более 65% расстояния между ерiотica), дорсальные фонтанели в этмоидальной части хондрокраниума отсутствуют, на их месте ямки, *Уда входят выросты лобных костей, киль посредине дорсальной сто

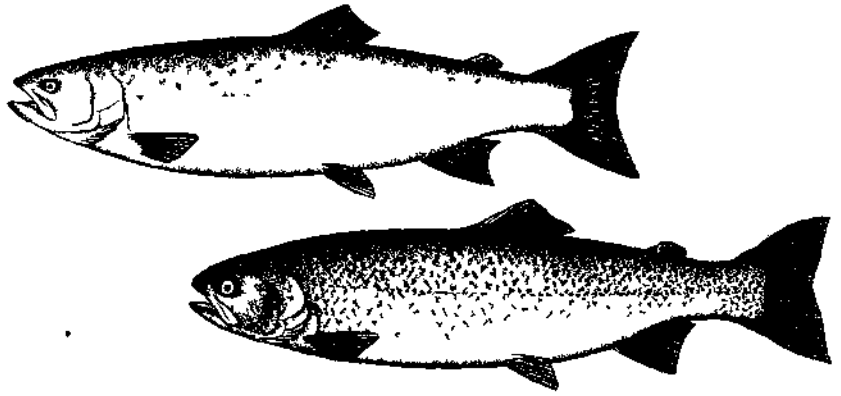


Рис. 3.7 Тихоокеанские форе чи
Вверху - камчатская семга внизу - микижа

роны хрящевого черепа укорочен — он начинается от *supraorbitale* и тянется точкой до точки, где расходятся медиальные края тобных между передними концами лобных костей есть широкий просвет супраэтомид имеет форму треугольника, направленного вершиной вперед и резко суживающегося кпереди, заглазничные кости достигают переднего края предкрышки, верхнечелюстные кости в районе образующем края челюсти прямые число позвонков более 69

Впоследствии ни один из исследователей не касался столь подробно как В В Чернавин родовых особенностей тихоокеанских лососей Так, В К Солдатов и Г У Линдберг (1930) из родовых радикалов тихоокеанских лососей отметили только чисто ветвистых лучей в анальном плавнике, форму супраэтомиды, взаиморасположение заглазничных костей и предкрышки, суженный и нераздвоенный рострум, отсутствие (еменных) фонтанетей и киля на дорсальной стороне хрящевого черепа отсутствие соединительнотканного крюка на переднем конце нижней челюсти в брачный период Л С Берг (1932, 19486) принявший в своих более поздних фундаментальных работах точку зрения В В Чернавина о родовой самостоятельности и видовом составе тихоокеанских лососей, повторил родовые радикалы, которые были приведены В К Солдатовым и Г У Линдбергом

По мнению К Нордена (Norden, 1961), выполнившего обстоятельное исследование по остеологии лососевых, для представителей рода *Oncorhynchus* характерны следующие особенности строения черепа рострум нераздвоенный, каудальные концы заглазничных костей достигают рострального края предкрышки *opisthoticum* контактирует с *prooticum*, каудальный край супраэтомиды с вырезкой, зубы на рукоятке сошника имеются, зубной ряд на небных костях отделен промежутком от зубов на сошнике, дорсальные теменные фонтанели у взрослых особей зарастают хрящем, восходящий отросток у межчелюстных костей отсутствует Эти же признаки повторены в работе Г Раунсефела (Rounsefeli 1962)

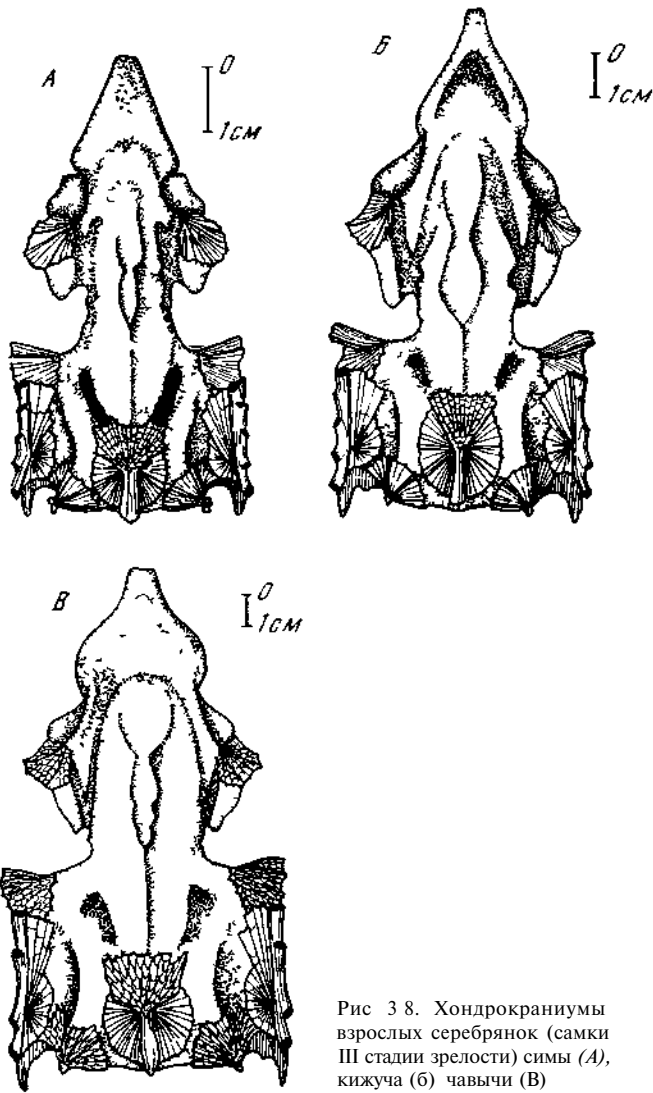
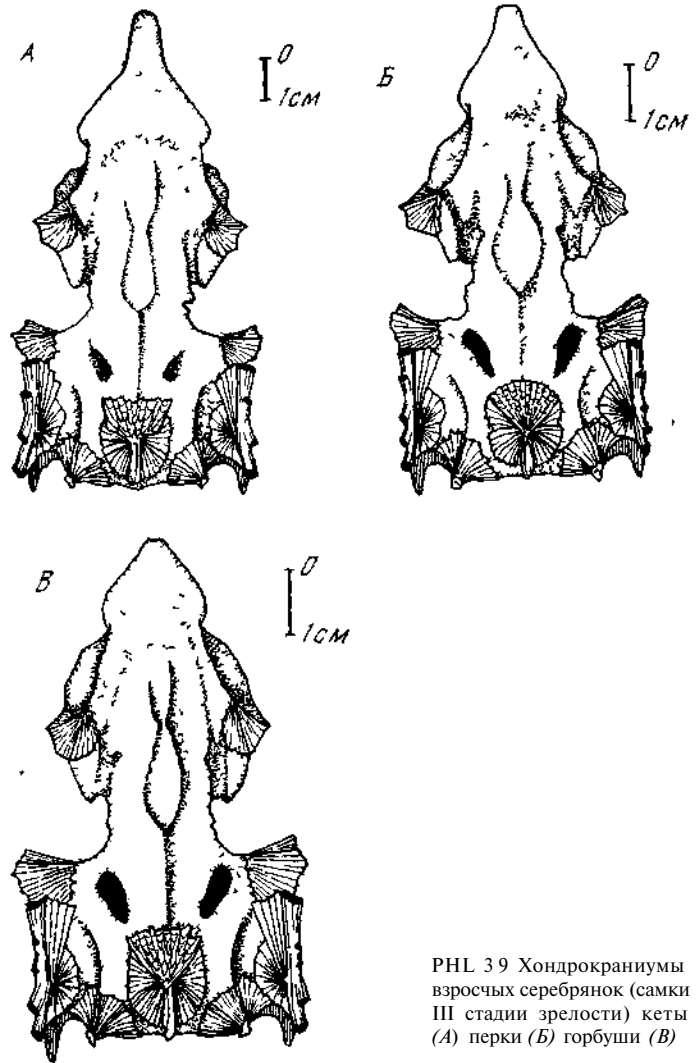


Рис 38. Хондрокраниумы взрослых серебрянок (самки III стадии зрелости) симы (А), кижуча (б) чавычи (В)

В Владыков (Vladykov, 1963) отметил у тихоокеанских лососей "лентовидную" (band shaped) форму межчелюстных костей, бабочковидную (butterfly-shaped) форму супраэктомоида с вырезкой на заднем крае, крупные изогнутые зубы на межчелюстных и нижнечелюстных у самцов в брачный период, черную окраску ротовой полости у рыб в брачном наряде. С. А. Горшков (19796) изучив особенности строения черепа у видов тихоокеанских лососей, прибавит несколько ранее незамеченных родовых особенностей: отсутствие зубовидного отростка у межчелюстных, наличие горизонтальной площадки на переднем конце



PHL 39 Хондрокраниумы
взрослых серебрянок (самки
III стадии зрелости) кеты
(A) перки (Б) горбуши (B)

нижнечелюстных костей, наличие четырех (а не трех как у *Salmo* и *Salvelinus*) костей в посторбитальной серии. Последний признак был ранее отмечен О.А. Рассадниковым (1976) который впрочем считал его характерным и для *Paiasalmo*.

Как показали дачнейшие в том числе наши исследования (Глубоковская, 1981) некоторые из перечисленных выше остеологических признаков свойственны либо не всем видам тихоокеанских лососей либо напротив характерны, кроме тихоокеанских лососей также для представителей большинства других родов семейства (рис. 3.8-3.15). Так, большое число позвонков отмечено для многих

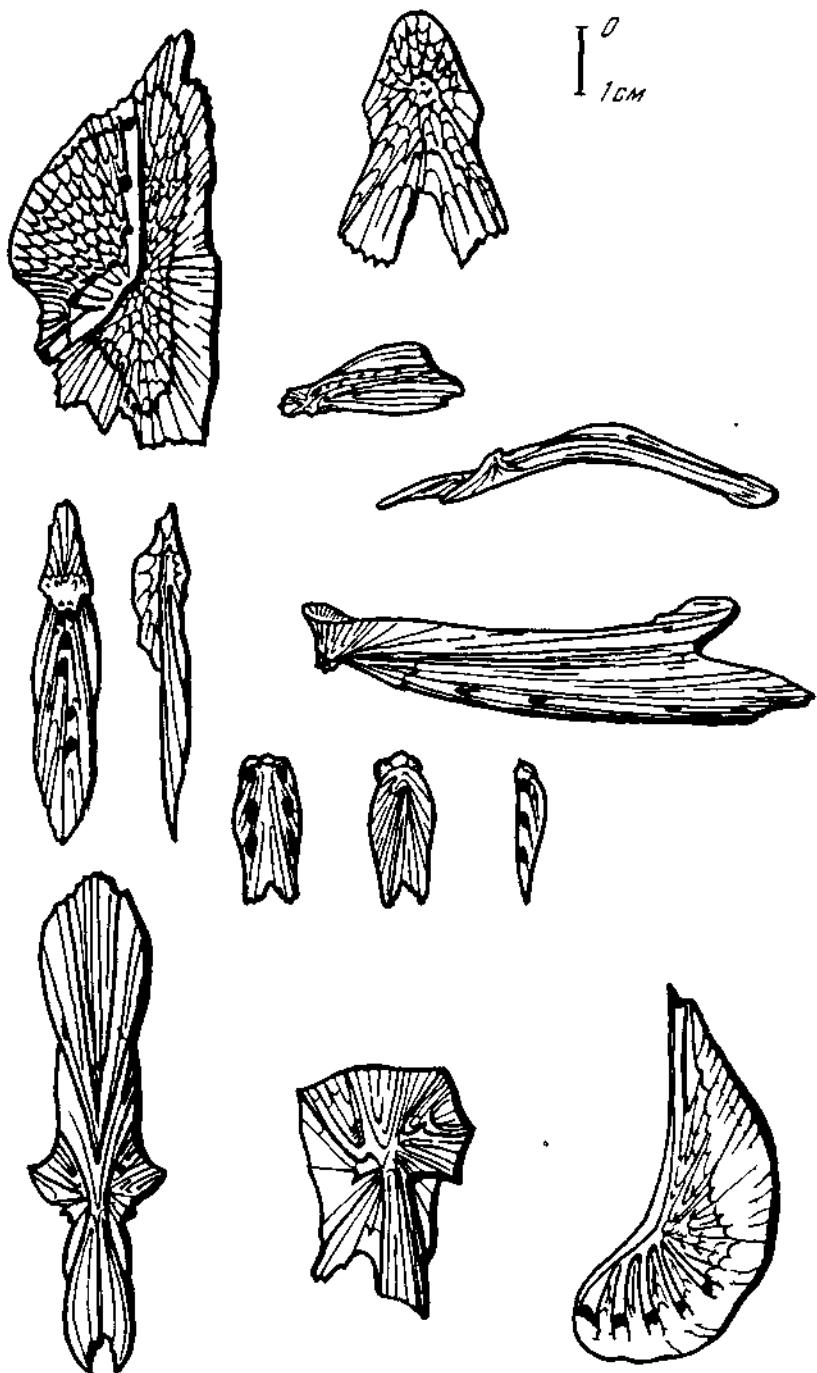


Рис 3 10 Кости черепа взрослой серебрянки сими (самка III стадии зрелости)

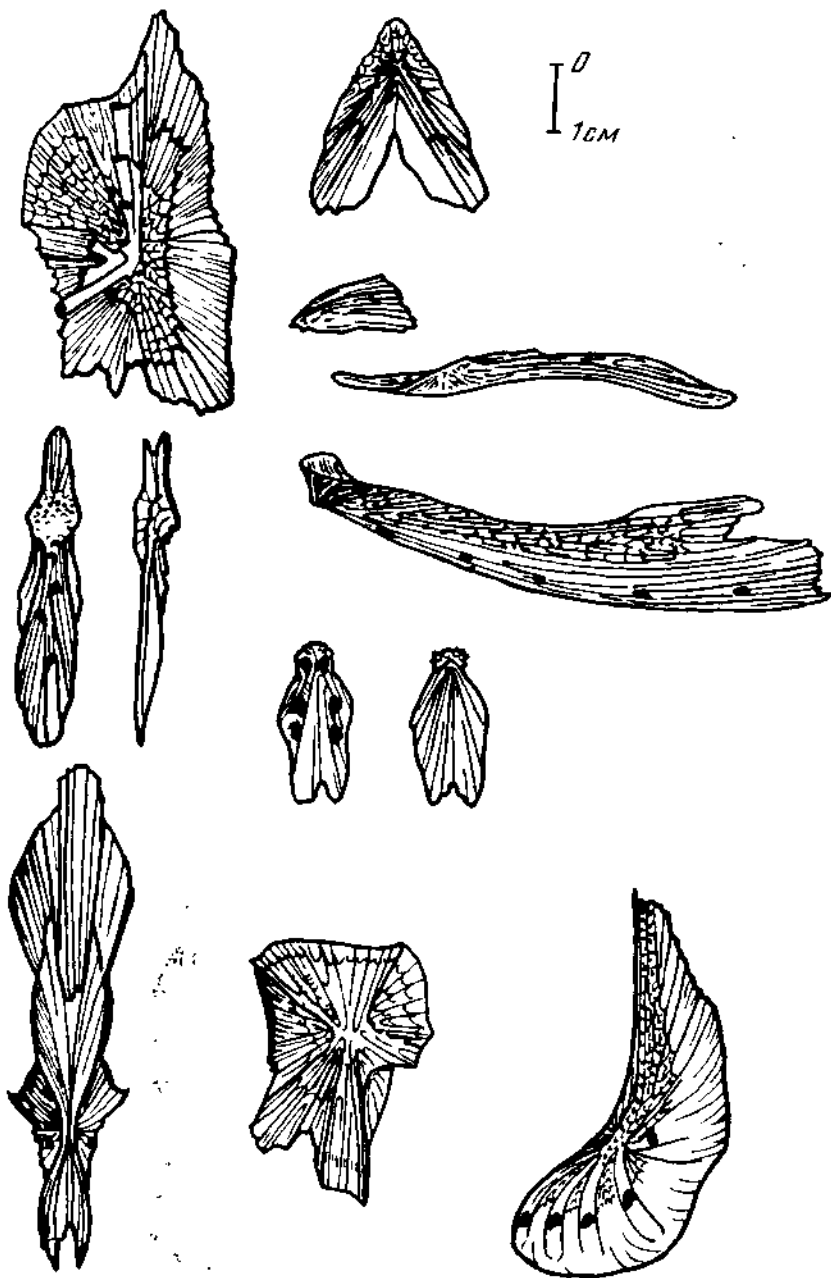


Рис. 3.11. Кости черепа взрослой серебрянки кижуча (самка III стадии зрелости)

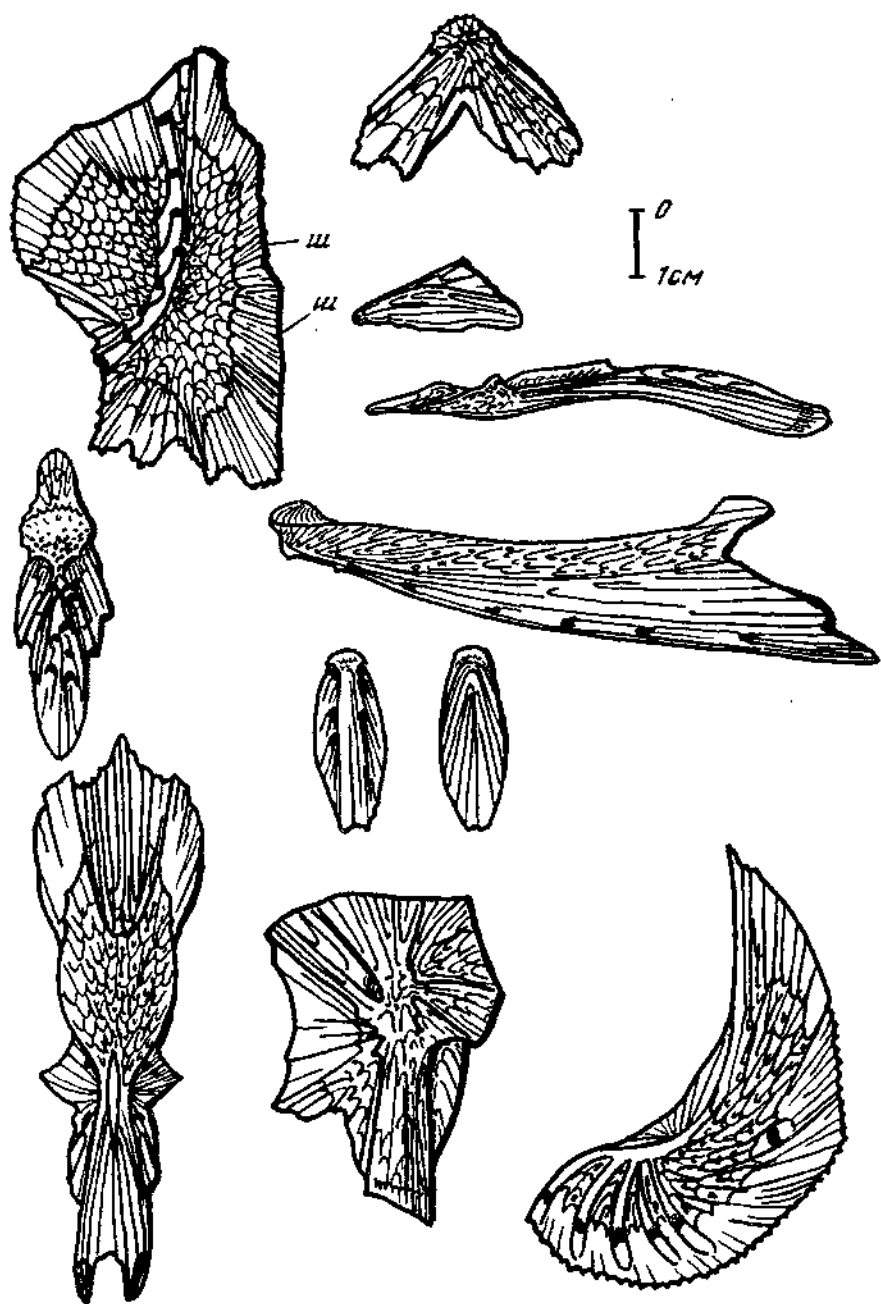
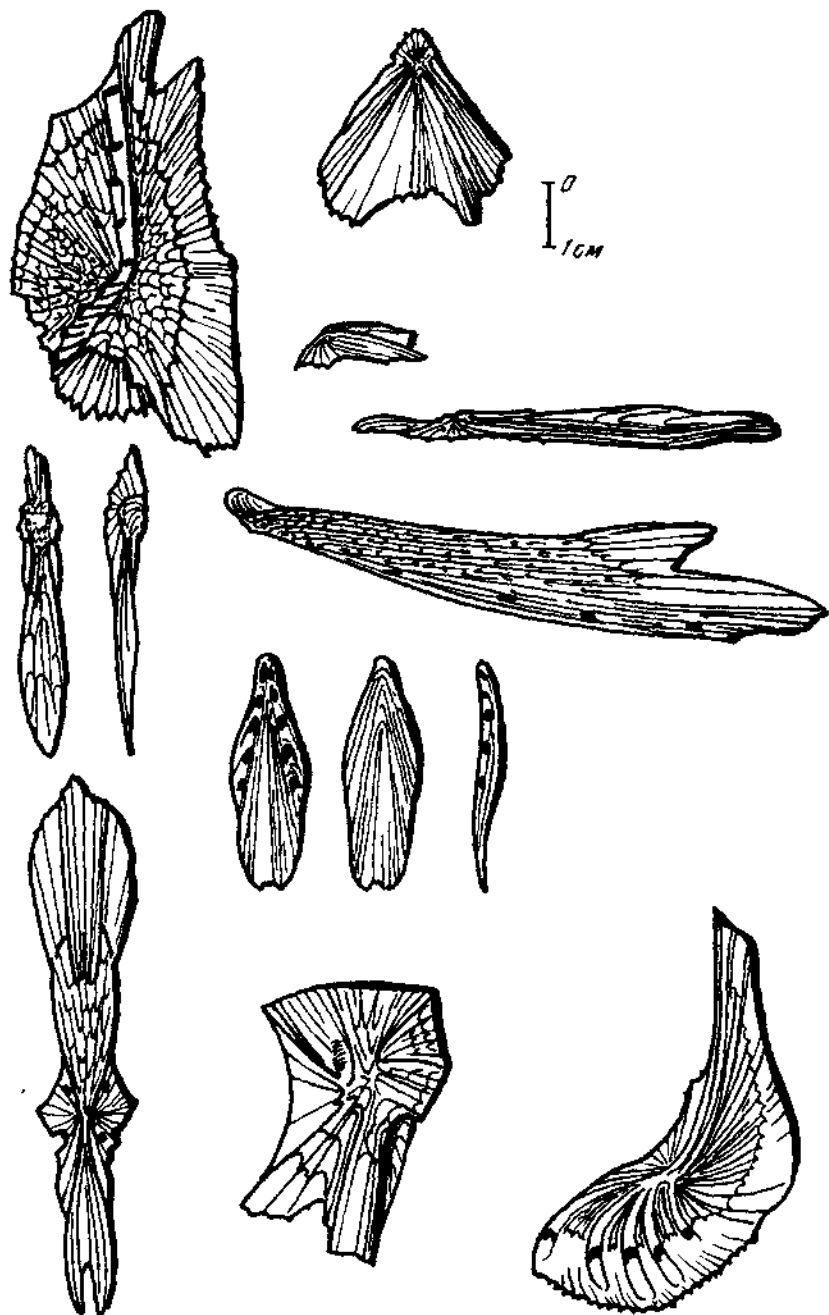


Рис. 3.12. Кости черепа взрослой серебрянки чавычи (самка III стадии чрелости)



ис. 3.13. Кости черепа взрослой серебрянки кеты (самка III стадии зрелости)

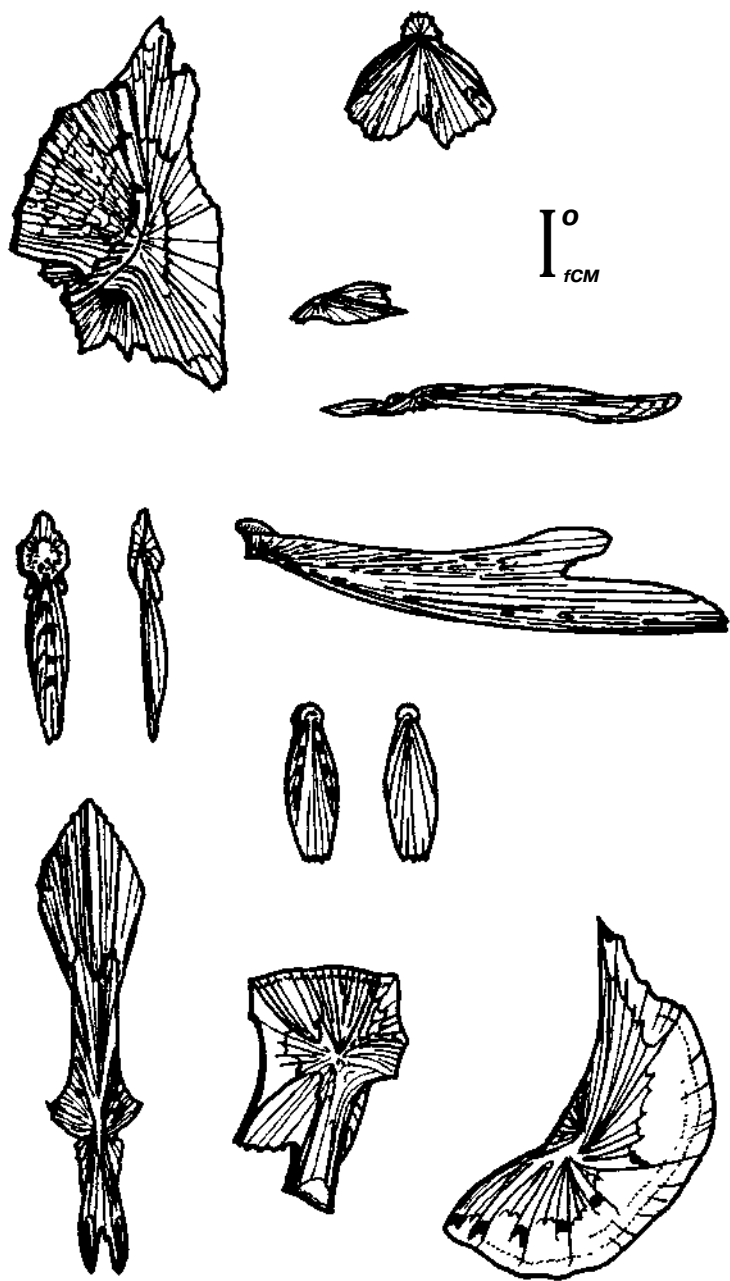


Рис. 3.14. Кости черепа взрослой серебрянки нерки (самка III стадии крепости)

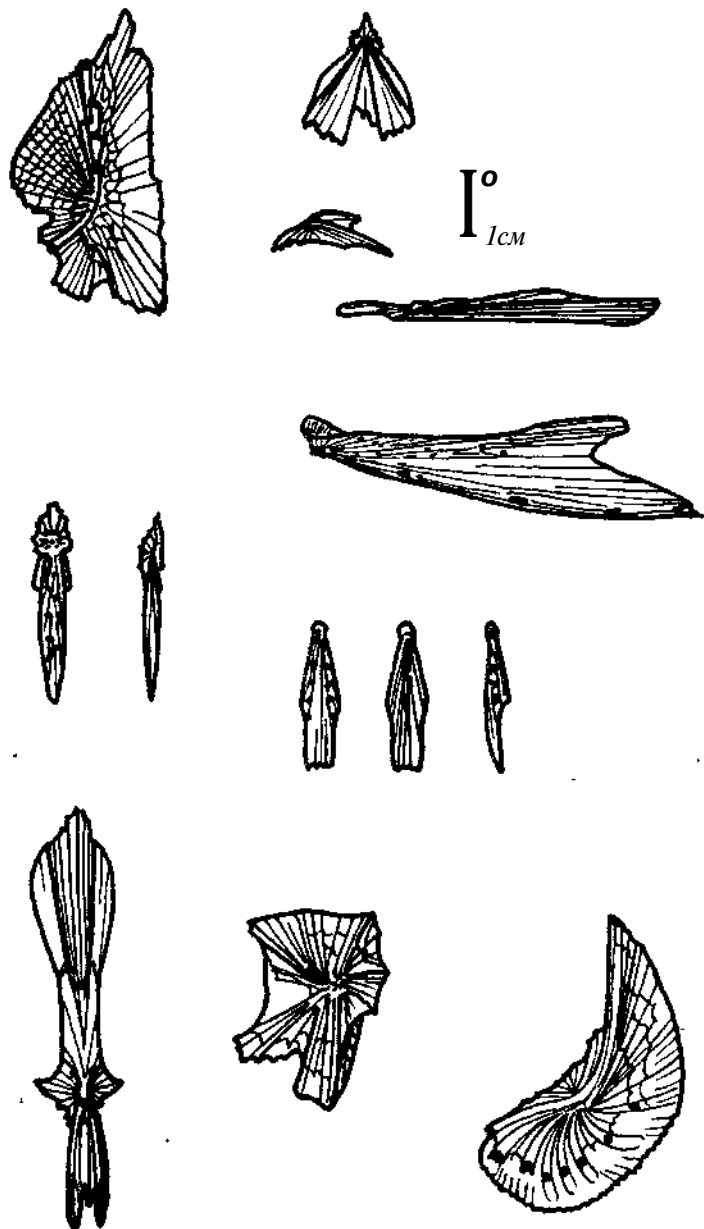


Рис. 3.15. Кости черепа взрослой серебрянки горбуши (самка III стадии зрелости)

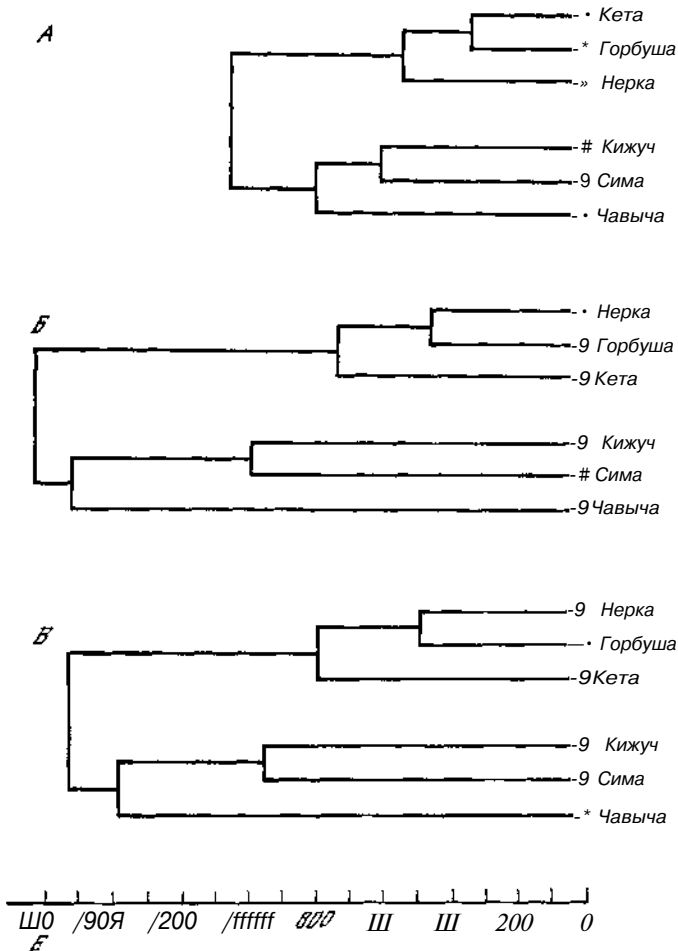


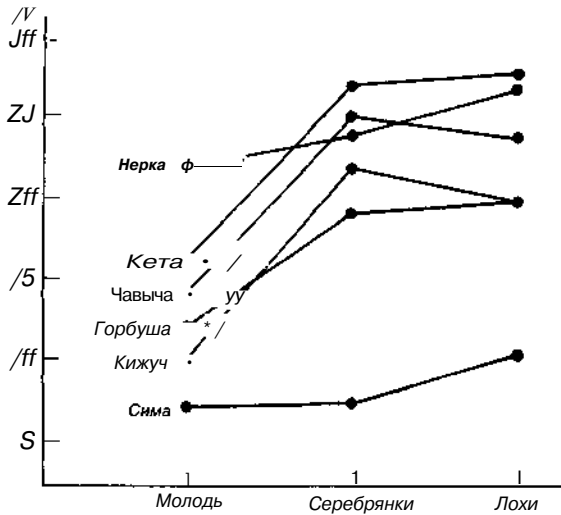
Рис. 3.16. Древоидный граф видов тихоокеанских лососей в пространстве 63 ранговых краниологических признаков на разных фазах жизненного цикла

А - молодь, *Б* - серебрянки, *В* - чохи По оси - квадрат евклидова расстояния

Других лососевых (Берг, 19486; Rounsefell, 1962; Черешнев, 19786). У взрослых особей горбуши, нерки и симы всегда, а у кижуча и кеты У отдельных экземпляров, дорсальные теменные фонтанели хотя и занимают сравнительно меньшую площадь (рис. 3.8-3.9), но никогда не зарастают хрящем полностью. Ранее на это обращали внимание также Л.С. Гликман и др. (1973; Гликман, 1976; Горшков, 19796; Горшков и др., 1979). Передний отдел супраэтноида у симы (см. рис. 3.10) имеет хорошо выраженную головку, а не резко суживается. Верхнечелюстная кость симы, кижуча и чавычи (см. рис. ЗЛО, 3.11, 3.12) выгнута не меньше, чем у *Parasalmo* (см. рис. 2.12). Что касается восходящего

⁴ - М.К. Глубоковский

рис. 3.18. Изменение числа производных краниологических признаков в постэмбриональном онтогенезе разных видов тихоокеанских лососей



отростка межчелюстной кости, то, как видно из рис. 3.10—3.15, он всегда более или менее хорошо выражен у молоди и взрослых серебрянок тихоокеанских лососей и может быть уверенно идентифицирован у их лохов. Таким образом, все названные остеологические признаки не могут рассматриваться в качестве родовых радикалов тихоокеанских лососей.

Критический анализ литературных данных и собственные исследования убеждают, что у всех, без исключения, представителей рода *Oncorhynchus* имеется большое число уникальных остеологических особенностей, которые отличают их от всех остальных родов лососевых рыб (см. рис. 3.8-3.15): сравнительно мощное развитие хрящевого черепа и уменьшенные в размерах дорсальные фонтанели; губчатые накладки на большинстве костей черепа, за счет которых значительно увеличивается толщина костей, но снижается их упругость, >величенная этмоидально-орбитальная область хрящевого черепа и утонченный рострум, дорсальная сторона которого не уплощена, *opisthoticum* контактирует с *prooticum*; между медиальными сторонами лобных костей спереди есть широкий просвет, который тянется до середины их длины, в соответствии с конструктивными особенностями лобных, киль посередине дорсальной стороны хондрокраниума укорочен, он тянется от *supraorbitale* только до точки Расхождения медиальных сторон лобных костей: роstralная часть межчелюстных костей укорочена, за счет чего у лошалых рыб несколько передних зубов висят свободно, а каудальная часть этой кости Удлинена, за счет чего восходящий отросток сильно скошен назад и сравнительно низок, задняя часть верхнечелюстной удлинена, а сочленовный отросток этой кости укорочен и истончен (функция сочленовного отростка частично переходит на роstralную часть отдела, несущего

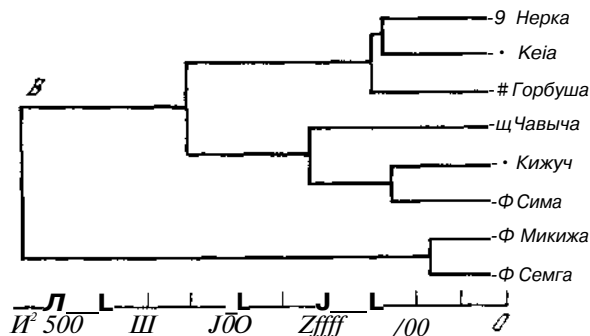
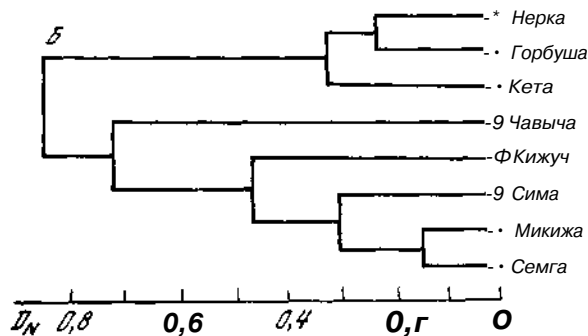
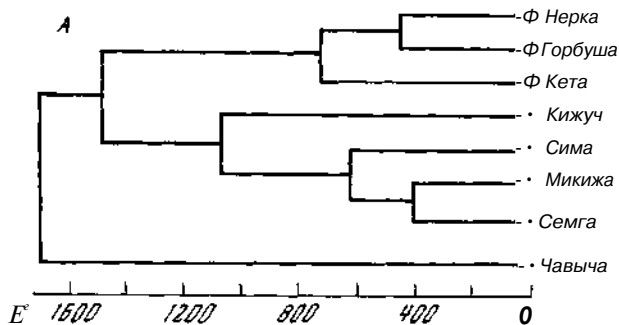


Рис. 3.19. Кластеры видов тихоокеанских лососей и форелей по комплексу краниологических признаков, измеренных в ранговой (Л), номинальной (Б), и непрерывной (В) шкалах

шего зубы); каудальный отдел верхнечелюстной укорочен; удлиненная нижнечелюстная кость с низкой лопастью восходящего отростка; удлиненный ростральный вырост сошника и, как правило, отсутствие поперечного ряда зубов на головке этой кости; укороченная каудальная лопасть и оперкулярный сочленовный отросток подвеска; заглазничные кости касаются рострального края предкрышки или, как у симы, весьма близко подходят к нему. Кроме того, для тихоокеанских лососей характерны весьма значительные изменения формы черепа и тела, а также

физиологических и экологических особенностей в связи с ростом, миграциями и подготовкой к нересту (Чернавин, 1918, 1921: Tchernavin, 1937a; Смирнов, 1975; Гликман, 1976; Романов, 1983). По особенностям раннего развития и продолжительности эмбриогенеза род *Oncorhynchus* также обособлен от других лососевых рыб (Павлов, 1989).

Перечисленные родовые особенности тихоокеанских лососей свидетельствуют об их высокой фенотипической компактности и обособленности от других групп лососевых, что, несомненно, связано с общностью происхождения видов рода *Oncorhynchus*. Поэтому мы не можем согласиться с выводом Г. Смита и Р. Стерли (Smith, Slearley, 1989) об отсутствии надежных морфологических критериев для разграничения родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo* и соответственно об объединении названных таксонов в рамках одного рода.

Вместе с тем подчеркнем, что многие морфологические признаки, рассматриваемые прежними авторами как родовые радикалы тихоокеанских лососей, нельзя считать характерными только для рода *Oncorhynchus*. Так, у стальноголового лосося *S gairdneri* Richardson число разветвленных лучей в анальном плавнике достигает 16 (Rounsefell, 1962), тогда как у симы их бывает всего 10 (Семенченко, 1981). Фонтанели на дорсальной стороне этмоидальной области хондрокраниума отсутствуют или имеют очень небольшие размеры у всех представителей родов *Brachymystax*, *Hucho*, *Cristivomer*, а также у многих видов *Salvelinus* и *Salmo* (Norden, 1961; Шапошникова, 1968; Гликман и др., 1973, Глубоковский, 1977в, 1980). Нераздвоенный рострум характерен для *Brachymystax*, *Hucho*, *Cristivomer* (Norden, 1961; Шапошникова, 1968). Супраэтноид имеет треугольную форму и вырезку на заднем крае у микижи (см. рис. 2.12), камчатской семги и у американских *Parasalmo* (Чернавин, 1921; Vladykov, 1963). Зубовидный отросток межчелюстной кости отсутствует у азиатских (см. рис. 2.12) и, судя по рис. 5 в работе В. Владыкова (Vladykov, 1963), у американских *Parasalmo*, а также у гольцов (Глубоковский, 1977в, 1980). Зубной ряд на рукоятке сошника, а также промежуток между зубами на головке сошника и на нёбных характерны для *Salmo* (Чернавин, 1921, 1923; Norden, 1961; Vladykov, 1963; Дорофеева, 1967а, б, 1975, 1978; Дорофеева, Серталич-Савич, 1972). Соединительнотканый крюк на конце нижней челюсти отсутствует в период нереста у американских *Parasalmo* (Vladykov, 1963). Ротовой полостью черного цвета во время нереста отличаются американская ручьевая паalia (Vladykov, 1954) и мальма (Черешнев, 1978б). Отметим, что, хотя перечисленные выше признаки встречаются и у других родов лососевых, тем не менее рассмотренные в комплексе друг с другом, они создают специфическую комбинацию черт, которая весьма надежно отличает виды рода *Oncorhynchus* от всех остальных групп лососевых.

Представления ихтиологов о видовом составе рода *Oncorhynchus* довольно единодушны - в него, как уже отмечалось, включают 6 видов: симу, кижуча, чавычу, кету, нерку и горбушу (Берг, 1948; McPhail, Lindsey, 1970; Scott, Crossman, 1973; Смирнов, 1975; Леванидов, 1976). Принимаемая ранее некоторыми авторами видовая самостоятельность

японских эндемичных форм *O. rhodurus*, *O. ishikawae*, *O. kawamurae* (Jordan, McGregor, 1925; Hikita, 1962; Vladykov, 1962) не подтвердилась более поздними исследованиями (Behnke et al., 1962; Tsuyuki, Roberts, 1966; Yamanaka et al., 1967; Muramoto et al., 1974; Леванидов, 1976).

Однако по вопросу о родственных взаимоотношениях видов тихоокеанских лососей высказываются весьма различные, часто противоположные мнения. Так, П.Ю. Шмидт (1947) на основе представлений о морском происхождении всех лососевых предполагал, что эволюция тихоокеанских лососей шла от генеративно морских форм (горбуши, кеты) к видам, имеющим более длительный пресноводный период жизни (нерка, чавыча, сима). Д. Милн (Milne, 1948) и Г. Раунсефел (Rounsefell, 1962) на основе изучения некоторых традиционных морфологических признаков, а также ряда экологических особенностей 5 видов тихоокеанских лососей (сима этими авторами не исследована) пришли к выводу, что кижуч - наиболее генерализованная среди них форма, тогда как нерка, чавыча, кета и горбуша - эволюционно более продвинутые виды. В. Владыков (Vladykov, 1962), сравнив некоторые кости скелета головы и хвоста тихоокеанских лососей, высказал мнение, что кижуч весьма сходен с симой, а нерка - с горбушей, в то время как кета и чавыча заметно отличаются друг от друга, а также от других видов рода. Этот исследователь отмечает, что по отдельным взятым признакам группировка видов может быть иной. Например, по степени изогнутости верхнечелюстной кости выявляются три группы 1) горбуша, кета, нерка; 2) кижуч; 3) сима, чавыча. Некоторые авторы, изучив особенности строения чешуи (Kobayashi, 1955), окраску и экстерьер молоди, а также таксономические признаки взрослых особей (Hikita, 1962), строение средней кишки (Коровина, Коновалов, 1972), форму хондрокраниума и некоторых костей черепа (Горшков, 1979; Горшков и др., 1979; Klyukanov, Dorofeeva, 1979) у представителей рода *Oncorhynchus*, пришли к выводу об их дифференциации на две группы видов: одна включает симу, кижуча и чавычу, другая - кету, нерку и горбушу.

С другой стороны. Л.С. Гликман с соавторами (1973), исследовав особенности строения хрящевого черепа (в первую очередь, массивность хрящевых элементов и величину теменных фонтанелей) тихоокеанских лососей, форелей и голецов, высказали мнение о более раннем возникновении горбуши и нерки в противоположность кете, кижучу и чавыче. Названные авторы считают последних 3 вида высшим этапом эволюции лососей и предлагают выделить их в отдельный новый род *Paraoncorhynchus* с типовым видом *P. ischawytscha*. Важнейшим родовым радикалом *Paraoncorhynchus*, по их мнению, служит отсутствие теменных дорсальных фонтанелей. Позже С.А. Горшков с соавторами (1979), основываясь на том факте, что у взрослых особей кижуча и кеты часто имеются теменные фонтанели, высказали сомнение в правильности выделения этого рода. Однако чавыча, по их же данным, представляет собой морфологически наиболее обособленный вид тихоокеанских лососей, причем у взрослых особей этого вида теменные фонтанели всегда отсутствуют. Таким образом, серьез-

нь их аргументов против выделения рода *Paiaoncorhynchus* цитированные авторы не привели; по их данным можно говорить лишь о том, что кета и кижуч не входят в состав этого рода.

Необходимо отметить, что во всех перечисленных выше работах количественная оценка сходства видов тихоокеанских лососей, к сожалению, не проводилась. Такие оценки были получены впервые по костям черепа М.К. Глубоковским и Е.В. Глубоковской (1981), а по признакам хондрокраниума - Н.С. Романовым (1981, 1983), М.К. Глубоковский и Е.В. Глубоковская (1981) показали, что виды тихоокеанских лососей на разных этапах жизненного цикла (молодь, взрослые серебрянки, лохи) формируют в многомерном пространстве 63 признаков костей черепа две устойчивые группы видов: 1) нерка, горбуша, кета; 2) кижуч, сима, чавыча. Сходство видов в первой группе выше, чем по второй. Дальнейший кладисткий анализ показал, что сима является наиболее архаичной формой, группа кижуч-чавыча менее, а группа нерка-горбуша-кета - более филогенетически продвинутой, детально результаты данной работы будут изложены ниже.

Н.С. Романов (1981, 1983) выполнил обстоятельное исследование особенностей строения хрящевого черепа всех видов тихоокеанских лососей на разных этапах их жизненного цикла. Оказалось, что на разных этапах онтогенеза дифференциация видов по 18 признакам хондрокраниума оказывается различной. Так, сеголетки разделяются на две группы: 1) чавыча, кижуч, сима, нерка; 2) кета, горбуша. Покатники тихоокеанских лососей также формируют две группы видов, но уже другого состава: 1) чавыча, кижуч, сима; 2) кета, нерка, горбуша. Взрослые серебрянки образуют три группы видов: 1) кета, кижуч, сима; 2) нерка, горбуша; 3) чавыча. Наконец, тихоокеанские лососи в брачном наряде (лохи) группируются несколько иначе, чем взрослые серебрянки: 1) кета, кижуч; 2) горбуша, сима; 3) чавыча; 4) нерка. Очевидно, эти изменения состава групп видов обусловлены неравномерным развитием хондрокраниума в постэмбриональном онтогенезе тихоокеанских лососей. Суммировав попарные обобщенные расстояния по признакам хондрокраниума за весь постэмбриональный онтогенез, Н.С. Романов (1983) получил следующие результаты: наиболее близки между собой кижуч и чавыча, в эту компактную группу входит также сима, которая ближе к кижучу, чем к чавыче; во второй, более рыхлой, группе наиболее сходны горбуша и кета, к которым примыкает нерка. Сопоставляя признаки черепа тихоокеанских лососей и микижи - представителя близкородственного рода тихоокеанских форелей, Н.С. Романов (1983) пришел к выводу, что наибольшее число предковых черт наблюдается у симы, чавычи, несколько меньше - у кижуча и горбуши, минимальное - у кеты и нерки. Таким образом, Н.С. Романов по независимой группе морфологических признаков подтвердил наше мнение (Глубоковский, Глубоковская, 1981) об архаичности симы, а также о филогенетической продвинутости кеты и нерки.

Недавно Г. Смит и Р. Стерли (Smith, Stearley, 1989), основываясь на восьми анатомических признаках, построили кладограмму видов тихоокеанских лососей. Согласно кладограмме, порядок возникновения

видов следующий: 1) сима, 2) кижуч и чавыча, 3) кета. 4) горбуша и нерка. Отметим, что, хотя наша работа (Глубоковский, Глубоковская, 1981) была неизвестна Г. Смиту и Р. Стерли, обе филогенетические схемы совпадают практически во всех деталях.

Весьма значительны и, на наш взгляд, характерны различия в предлагаемых схемах эволюции кариотипов тихоокеанских лососей. Р. Саймон (Simon, 1963) предполагает, что в процессе эволюции возникновение и специализация видов этого рода были связаны с уменьшением числа хромосом и происходили в следующем порядке: кета-чавыча-кижуч-нерка-горбуша. Р.М. Викторовский (1978), утверждая, что эволюция кариотипов лососевых может идти только в направлении уменьшения числа хромосом, предлагает такой же ряд кариологической продвинутой видов тихоокеанских лососей (оставляя для симы место между чавычей и кижучем). Однако этот исследователь оговаривает, что "у лососевых не была еще проведена работа по идентификации хромосом и хромосомных плеч разных видов...", что не позволяет сделать вывод о том, какие из видов внутри рода *Oncorhynchus* могли произойти от общих филетических линий, а какие могли дивергировать непосредственно от предка всего рода" (с. 52).

Е.В. Черненко (1969, 1978), признавая правильность приведенного Р. Саймоном ряда сходства кариотипов, в то же время приводит аргументы в пользу того, что эволюция кариотипов лососевых может идти в направлении как уменьшения, так и увеличения числа хромосом. Следуя данному предположению и рассматривая симу и кижуча как самые близкие к тихоокеанским *Salmo* и поэтому наиболее примитивные виды рода. Е.В. Черненко считает, что эволюция тихоокеанских лососей шла от середины этого ряда в двух направлениях: от симы к чавыче и далее к кете; от кижуча к нерке и далее к горбуше. С этой филогенетической схемой согласен и В.П. Васильев (1985).

Г.В. Горшкова полагает, что более важным показателем, отражающим эволюцию кариотипов тихоокеанских лососей, служит их различие в числе субтелоцентрических хромосом. В соответствии с этим критерием она считает, что виды рода эволюционировали двумя стволами: 1) сима, кижуч, чавыча; 2) кета, нерка, горбуша. Поскольку по числу субтелоцентрических хромосом первая группа оказалась сходной с *Parasalmo clarki*, а вторая - с *P. gairdneri*, этот исследователь даже высказал предположение о парафилетическом возникновении рода *Oncorhynchus*. Эта же точка зрения была приведена и в последующих публикациях (Горшков, Горшкова, 1980, 1981). Дифференциальная окраска хромосом показала, что по расположению ядрышкового организатора наблюдается сходство симы, чавычи и кижуча; другую группу формируют горбуша и нерка, третью - кета (Phillips et al., 1986). Таким образом, кариологи в большинстве случаев сближают нерку с горбушей, а симу - с кижучем и чавычей. Представления о родственных связях кеты составляют предмет дискуссий.

Представления биохимиков о филогении тихоокеанских лососей также не единодушны. Х. Цуюки и Е. Роберте (Tsuyuki, Roberts, 1966), сравнив электрофореграммы миогенов, высказали мнение, что виды

рода *Oncorhynchus* разбиваются на три группы, которые по степени сходства с их предком *S. gairdneri* составляют следующий филогенетический ряд: 1) сима; 2) кижуч, чавыча; 3) кета, нерка, горбуша. К сходным выводам пришла Г.Д. Рябова-Сачко (1977), которая сравнила электрофореграммы лактатдегидрогеназы видов этого рода. Х. Яманака с соавторами (Yamanaka et al., 1967), изучив электрофретические спектры гемоглобинов, также отмечали близость сима к *Parasalmo*. Однако, по их данным, горбуша заметно отличается от кеты и нерки. Несколько позже В.Т. Омельченко с соавторами (1971), исследуя электрофретические спектры гемоглобинов тихоокеанских лососей, подтвердили упомянутую выше филогенетическую схему Е.В. Черненко.

Ф. Атер с соавторами (Utter et al., 1973), сравнив генетическое сходство тихоокеанских лососей по 23 белковым локусам, заключили, что тихоокеанские лососи разделяются на три группы видов: 1) сима; 2) кижуч, чавыча, кета; 3) нерка, горбуша. По мнению этих исследователей, сима настолько отличается от всех других видов рода *Oncorhynchus* и близка к тихоокеанским форелям, что должна быть таксономически включена в *Parasalmo*. К сходным выводам относительно филогенеза этих видов позже пришли Р. Филипс с коллегами (Phillips, Pleyte, 1991; Phillips et al., 1992) при изучении структуры ядерной и рибосомальной ДНК.

Получены и другие оценки родственных связей видов тихоокеанских лососей на основе изучения особенностей строения их ДНК. Ю.И. Царев и соавт. (1984) оценили дивергенцию фракции повторяющихся последовательностей ядерной ДНК шести видов тихоокеанских лососей, а также микижи, тайменей рода *Hucho*, ленков и гольцов. Согласно авторам, среди тихоокеанских лососей наиболее близки друг другу горбуша, нерка и сима; чавыча и кета удалены от этой группы и друг от друга; наиболее обособленное положение занимает кижуч. Вместе с тем сима близка к микиже даже в большей степени, чем к чавыче и кете. К аналогичным выводам о родственных связях видов тихоокеанских лососей пришла Е.А. Шубина (1986), исследовавшая фракцию повторяющейся ДНК методом рестриктазного анализа. Легко заметить, что данная схема филогенетических связей резко отличается от всех рассмотренных выше филогенетических моделей, полученных на основе морфологических, кариологических и биохимических данных. В связи с этим М.В. Мина (1986, С. 68) высказал предположение, что различия филогенетических схем в данном случае обусловлены сравнением разных частей генома. Эту гипотезу можно было бы принять как удовлетворительную. Однако позже показали, что анализ тех же повторяющихся последовательностей ядерной ДНК не противоречит традиционным схемам филогенеза тихоокеанских лососей (Чернов, 1987; Борхсениус, Чернов, 1988). Согласно этим исследованиям, сима близка, с одной стороны, к чавыче и кижучу, а с другой, - к микиже; от этой группы обособлены горбуша, кета и нерка. Таким образом, резкие отличия филогенетической схемы Ю.И. Царева и соавт (1984), видимо, нельзя объяснить изучением другой части генома.

По нашему мнению, эти отличия могут быть обусловлены неадекватностью конкретной методики исследования ДНК, на что ранее уже обращалось внимание (Глубоковский, Черешнев, 1982). В пользу такого предположения свидетельствуют результаты работы В. Томаса и соавт. (Thomas et al., 1986), выполнивших рестриктазный анализ митохондриальной ДНК пяти видов тихоокеанских лососей (за исключением сима) и стальноголового лосося - представителя рода *Parasalmo*. Показано, что тихоокеанские лососи разбиваются на две группы видов: 1) кета, горбуша и заметно более удаленная от них нерка; 2) кижуч и чавыча, которые близки к *Parasalmo*. Несколько позже Л.К. Гинатулина и соавт. (1988) провели рестриктазный анализ митохондриальной ДНК всех шести видов тихоокеанских лососей. Согласно этим авторам, наиболее близки кета и горбуша; вторую группу видов составляют кижуч, нерка и удаленная от них чавыча; сима является наиболее обособленным и архаичным видом тихоокеанских лососей. Сопоставление двух филогенетических схем показывает, что они различаются лишь положением нерки: в первом случае она входит в одну группу с кетой и горбушей, во втором - близка к кижучу и чавыче. Возможно, указанные различия филограмм обусловлены разным набором рестриктаз, использованных для расщепления ДНК (13 и 5 соответственно). Надо полагать, что дальнейшее усовершенствование методов изучения структуры ДНК лососей позволит снять отмеченные противоречия филогенетических схем. Тем не менее, можно утверждать, что наиболее надежные, на наш взгляд, данные по структуре ДНК (Олейник, 1995) подтвердили высказанное нами ранее мнение (Глубоковский, Глубоковская, 1981), что эволюция тихоокеанских лососей шла от архаичной сима, через кижуча и чавычу к филогенетически более продвинутым кете и горбуше.

Сравнивая филогенетические построения разных исследователей, можно заключить, что предложенные ими схемы родства тихоокеанских лососей разнятся по двум причинам: у видов изучались, как правило, немногочисленные и разные (морфологические, кариологические, биохимические) параметры фенотипа; при исследовании одних и тех же видовых особенностей авторы расходятся в оценках направления эволюционного преобразования этих структур. Можно полагать, что перечисленные причины будут заметно меньше влиять на структуру вновь предлагаемых филогенетических схем при выполнении исследователями хотя бы трех условий: 1) четкой и детальной гомологизации всех сравниваемых признаков; 2) многомерного сравнения на основе возможно большего числа таксономически ценных признаков, что позволит уменьшить субъективность заключений при выявлении родства форм; 3) использование кладистских подходов при оценках направлений эволюции и последовательности возникновения таксонов. Кроме того, представляется важным провести специальное исследование, чтобы оценить устойчивость структуры сходства видов лососей в зависимости от выбора шкалы измерений признаков (ранговая, непрерывная, номинальная) и соответствующих многомерных показателей различий, а также в зависимости от изменения самого набора признаков.

Сравним особенности строения костей черепа тихоокеанских лососей по комплексу 63 признаков, измеренных в ранговой шкале (или шкале баллов). Значения краниологических признаков приведены в главе 1, а оценка их состояний у разных видов тихоокеанских лососей и представителей филогенетически близкого рода *Parasalmo* - в табл. 3.1. Степень выраженности каждого признака оценивали в баллах от 1 до 9. Аналогичный подход к количественной оценке признаков черепа был использован нами при изучении гольцов (Глубоковский, 1980а). Особенности строения черепа у каждого вида тихоокеанских лососей изучали на разных фазах жизненного цикла - молоди, взрослых серебрянок, лохов (производителей в брачном наряде). По авторитетному мнению В.В. Чернавина (1918. 1921), исследование всех перечисленных фаз жизненного цикла служит необходимым условием для правильного решения вопросов морфологической эволюции и филогении лососей. В качестве многомерного показателя различий в данном случае использовали квадрат евклидова расстояния. При построении фенограмм применяли метод средней связи.

Из табл. 3.1 и рис. 3.8-3.15 видно, что, хотя виды тихоокеанских лососей отличаются друг от друга многими особенностями строения костей черепа, на разных фазах жизненного цикла для них характерны несколько различные комплексы диагностических признаков. Это объясняется значительными изменениями краниальной анатомии в постэмбриональном онтогенезе, которые отмечались у тихоокеанских лососей разными исследователями (Чернавин, 1918; Tchernavin, 1937а; Гликман и др., 1973; Гликман, 1976; Романов, 1983). Только немногие из изученных нами признаков могут считаться характерными для представителей конкретного вида на всем протяжении их жизни от молоди до лошалых производителей. Понятно, что для объективной оценки взаимной фенетической обособленности видов такого числа признаков недостаточно. Поэтому фенетические дистанции между ними вычислены на основе всего комплекса признаков, но отдельно для молоди, взрослых серебрянок и лошалых производителей (табл. 3.2). На рис. 3.16 представлены фенограммы, отражающие степень сходства 6 видов тихоокеанских лососей в 63-мерном пространстве изученных краниологических признаков. Из фенограммы следует: 1) тихоокеанские лососи разделяются на две группы видов (сима-кижуч-чавыча и кета-нерка- горбуша); 2) группа кета-нерка-горбуша на всех стадиях жизненного цикла фенетически более компактна по сравнению с группой кижуч-сима-чавыча; 3) краниологическая обособленность видов названных групп и групп между собой заметно возрастает в период роста рыб от молоди до взрослых серебрянок и сравнительно мало изменяется в связи с формированием их брачного наряда и половым созреванием; 4) сима и кижуч сходны между собой, тогда как чавыча на всех изученных стадиях жизненного цикла заметно отличается от них обоих; 5) порядок фенетических связей кеты, нерки и горбуши изменяется при увеличении размера тела этих рыб.

Казалось бы, результаты фенетического анализа в общих чертах подтверждают филогенетическую схему, предложенную некоторыми

Таблица 3.1. Краниологические особенности видов тихоокеанских лососей на разных фазах жизненного цикла, измеренные в шкале рангов

Таксон	Фаза цикла	Признак															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Форель	М(17)	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	2	2	3	1	1
Сима	М(10)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	9	1	1	9	1	1
	С(18)	1	1	1	1	1	1	1	1	5	5	1	5	1	2	1	3
	Л(12)	1	1	1	2	1	1	1	1	5	5	1	1	1	2	2	7
Кижуч	М(10)	1	1	1	1	1	4	1	1	1	5	9	5	1	2	1	1
	С(17)	4	3	9	1	5	2	1	1	7	9	8	1	1	2	2	5
	Л(20)	1	4	6	1	1	5	3	1	7	7	7	1	1	3	8	8
Чавыча	М(8)	1	1	5	9	1	2	1	1	1	5	3	1	1	9	1	1
	С(18)	5	9	9	9	1	1	2	9	9	9	5	1	1	9	1	3
	Л(13)	5	9	9	7	1	5	2	9	9	9	4	4	1	9	2	5
Кета	М(7)	6	7	2	1	1	2	8	1	1	5	9	9	1	3	1	5
	С(21)	9	8	5	1	9	1	9	1	1	5	9	9	9	9	9	8
	Л(25)	6	9	3	1	9	1	9	1	1	5	9	9	5	9	9	9
Нерка	М(10)	8	7	5	1	5	9	1	1	1	5	9	3	1	4	1	4
	С(27)	9	9	5	1	7	9	8	1	1	5	9	4	1	5	9	2
	Л(30)	9	9	5	1	5	9	9	1	1	5	9	1	1	7	9	3
Горбуша	М(6)	9	1	4	1	1	3	2	1	1	5	5	5	1	5	5	4
	С(28)	9	5	4	1	1	1	5	1	1	5	8	7	1	7	9	5
	Л(26)	9	5	2	1	1	1	6	1	1	5	8	3	1	7	9	5

Продолжение табл. 3.1

Таксон	Фаза цикла	Признак															
		17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Форель	М(17)	1	1	1	3	1	3	1	1	3	1	3	1	2	2	1	1
Сима	М(10)	4	1	1	5	1	7	1	1	2	8	1	3	3	3	1	1
	С(18)	1	1	1	9	1	8	1	1	1	5	1	5	5	1	1	2
	Л(12)	1	5	1	9	1	9	1	2	1	5	1	6	5	1	1	4
Кижуч	М(10)	9	1	2	5	7	1	1	1	1	5	1	1	1	8	2	5
	С(17)	8	3	2	8	8	1	1	1	1	9	1	5	1	2	9	9
	Л(20)	3	9	1	7	6	1	1	1	5	9	2	6	1	1	9	9
Чавыча	М(8)	9	1	1	9	9	9	1	1	9	1	1	3	3	1	2	1
	С(18)	9	1	1	9	9	1	1	1	1	1	1	5	5	1	1	1
	Л(13)	5	1	1	9	9	5	1	7	1	2	1	7	5	1	5	1
Кета	М(7)	1	1	9	6	1	5	1	1	5	1	9	3	1	9	2	3
	С(21)	2	1	9	9	7	1	9	4	9	1	9	5	1	8	5	9
	Л(25)	1	4	9	9	9	1	5	9	8	2	9	9	1	4	9	9
Нерка	М(10)	5	1	9	1	1	1	1	1	5	1	9	1	1	9	5	8
	С(27)	9	1	8	1	1	1	7	5	6	1	6	5	1	9	7	8
	Л(30)	5	8	8	2	1	2	9	<	6	5	5	9	1	3	9	9
Горбуша	М(6)	5	1	9	3	1	1	1	1	5	1	5	4	1	9	1	5
	С(28)	2	1	9	7	1	1	4	2	1	1	5	5	1	8	4	7
	Л(26)	5	6	9	8	8	1	8	7	4	2	5	9	1	2	9	6

Продолжение табл. 3.1

Таксон	Фаза цикла	Признак															
		33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Форель	М(17)	3	1	1	2	4	1	1	1	3	1	3	3	1	1	1	1
Сима	М(10)	1	1	4	2	1	1	1	1	1	1	9	1	1	5	5	5
	С(18)	6	4	3	3	2	9	1	1	9	1	3	1	1	6	6	1
	Л(12)	9	3	2	2	1	9	1	1	8	1	3	1	1	5	6	1
Кижуч	М(10)	1	1	8	5	9	1	4	5	1	1	1	1	1	4	8	1
	С(17)	9	1	8	1	9	1	1	5	8	4	9	1	9	7	8	1
	Л(20)	6	1	9	2	9	7	1	4	5	4	9	1	9	9	5	1
Чавыча	М(8)	1	1	1	9	9	4	5	5	5	2	1	1	1	1	9	4
	С(18)	5	9	1	9	8	9	9	5	9	1	1	9	1	1	9	4
	Л(13)	5	9	1	9	8	9	6	5	9	4	5	9	1	4	9	4
Кета	М(7)	1	1	5	1	9	1	1	8	1	1	1	1	1	5	9	8
	С(21)	4	1	9	1	5	1	4	5	1	1	1	1	1	5	9	5
	Л(25)	9	1	9	1	5	1	9	6	1	1	1	2	1	5	9	5
Пerca	М(10)	1	1	9	9	1	1	1	9	1	5	9	1	1	9	1	9
	С(27)	1	2	5	3	5	1	1	9	1	5	9	1	2	9	1	5
	Л(30)	5	3	8	1	5	1	1	9	1	9	9	1	9	9	1	5
Горбуша	М(6)	1	1	9	1	9	1	2	7	1	1	1	1	1	9	1	9
	С(28)	1	1	9	1	6	5	2	9	1	1	8	1	1	9	1	9
	Л(26)	1	1	9	1	8	1	1	9	1	1	5	1	3	9	3	9

Окончание табл. 3.1

Таксон	Фаза цикла	Признак														
		49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Форель	М(17)	1	4	1	2	4	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1
Сима	М(10)	1	8	1	1	1	2	1	1	6	1	1	1	1	1	3
	С (18)	6	8	1	1	1	3	1	2	9	1	9	1	1	1	6
	Л (12)	2	9	1	1	1	3	1	5	7	1	9	1	1	1	6
Кижуч	М(10)	1	1	5	1	7	8	2	3	2	1	1	1	1	1	9
	С(17)	9	1	1	2	9	8	4	3	3	1	4	1	1	1	8
	Л (20)	9	1	1	1	9	8	6	2	1	1	5	1	1	1	7
Чавыча	М(8)	1	5	1	6	1	1	1	8	1	1	1	1	9	2	9
	С(18)	1	5	1	9	2	1	1	9	1	1	5	9	9	9	5
	Л (13)	1	5	1	9	1	1	1	9	2	1	5	9	9	9	5
Кета	М(7)	1	1	1	6	2	9	9	1	1	9	1	9	1	5	6
	С (21)	2	1	1	9	1	9	9	1	3	9	1	9	1	9	1
	Л (25)	1	1	1	9	1	9	9	1	1	9	1	9	5	1	1
Нерка	М(10)	1	1	1	2	7	8	9	2	1	9	1	7	1	9	9
	С (27)	1	1	1	1	9	9	9	4	6	8	1	7	2	9	9
	Л (30)	1	1	1	5	8	9	9	3	5	9	1	3	3	9	8
Горбуша	М(6)	1	1	1	1	1	9	9	4	1	9	1	8	1	5	5
	С (28)	1	1	1	1	4	9	9	3	1	9	1	9	5	7	5
	Л (26)	1	1	1	1	9	9	9	5	9	2	5	5	6	1	3

Примечание. Номера признаков соответствуют таковым на стр. 21-22 раздела 1.2 "Материал и метод", М - молодь, Г - серебрянки, Л - лохи, цифры в скобках - число изученных рыб.

исследователями (Kobayashi, 1955; Hikita, 1962; Коровина, Коновалов, 1972; Горшкова, 1978; Горшков, 1979; Горшков и др., 1979). Однако с эволюционных позиций фенетическое сходство форм зависит как от времени их дивергенции, так и от темпов их последующей эволюции. Очевидно, для построения филограммы необходимо определить вклад каждого из этих эволюционных факторов в величину фенетической обособленности таксонов. Между тем достоверные ископаемые остатки тихоокеанских лососей весьма малочисленны и фрагментарны, что не позволяет их использовать в целях установления филогении (Norden, 1961; Световидов и др., 1975). Топология фенограммы показывает также лишь уровни фенетических различий, которые не всегда соответствуют последовательности дивергенции форм. Только кладистские приемы позволяют в данном случае определить последовательность дивергенции таксонов. Согласно кладистским принципам, при построении таксономической иерархии гораздо больший фенетический вес должно иметь сходство форм по производным (апomorphicным) признакам, нежели по плезиоморфным особенностям, которые были унаследованы от общего предка всей группы и существенно не изменились.

Поэтому представляется необходимым подсчитать число общих производных признаков, которые характерны для разных групп видов тихоокеанских лососей, и на этой основе реконструировать возможные пути становления современного распределения этих особенностей. Предковым (плезиоморфным) считают состояние признака, которое существенно не изменилось по сравнению с состоянием гомологичного признака у предка или ближайшей родственной группы. Как уже отмечалось в главе 2, ближайшими родственниками тихоокеанских лососей являются тихоокеанские форели рода *Parasalmo*. Заметим, что, по мнению В. Хеннига (Hennig, 1966), ювенильные особи отличаются от взрослых того же таксона большим числом плезиоморфных черт. Известно также, что в строении черепа молоди тихоокеанских лососей онтогенетические изменения и половой диморфизм выражены в значительно меньшей степени, чем у взрослых особей (Гликман и др., 1973; Романов, 1973). Поэтому можно полагать, что сопоставление краниологических особенностей молоди тихоокеанских форелей и тихоокеанских лососей достаточно надежно укажет на предковые состояния признаков. На этой основе была проведена кодировка признаков в табл. 3.1: состояния признаков тихоокеанских лососей, наиболее сходные с таковыми у молоди тихоокеанских форелей, кодировали минимальным баллом 1, а максимально отличные - баллом 9. Таким способом были выявлены крайние предковые и производные состояния всех 63 краниологических признаков. При кладистском анализе, для уменьшения вероятности ошибок при оценках признаков, во внимание принимали не только эти крайние состояния признаков, но и ближайшие к ним: состояния признаков, кодируемые баллами от 1 до 3, учитывали как плезиоморфные, а от 7 до 9 - как апomorphicные.

Число синапоморфий у видов тихоокеанских лососей несколько различается на разных фазах жизненного цикла (см. табл. 3.2). Однако во всех случаях группа нерка—кета—горбуша характеризуется макси-

Таб. тцла 3.2. Оценки многомерных парных различий (ниже диагонали) и числа синапоморфий (выше диагонали) по комплексу из 63 краниологических признаков у видов тихоокеанских лососей на разных фазах жизненного цикла (А - молодь. Б - серебряники, В - лохи)

		Матрица А					
1. Сима		1	1	1	2	0	
2. Кижуч	621		5	5	6	4	
3. Чавыча	872	759		3	3	2	
4. Кета	1111	886	1217		12	8	
5. Нерка	1234	944	1591	638		11	
6. Горбуша	975	680	1209	354	485		
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	
		Матрица Б					
1. Сима		2	3	1	0	1	
2. Кижуч	997		9	7	8	6	
3. Чавыча	1426	1643		9	5	4	
4. Кета	1871	1583	1848		16	15	
5. Нерка	1819	1305	2039	827		14	
6. Горбуша	1393	1250	1738	655	464		
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	
		Матрица В					
1. Сима		3	3	3	1	1	
2. Кижуч	953		5	8	10	9	
3. Чавыча	1198	1540		11	6	6	
4. Кета	1920	1492	1578		16	13	
5. Нерка	1876	991	1828	947		16	
6. Горбуша	1535	915	1577	628	487		
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	

мальным числом синапоморфий, тогда как сима - минимальным. Поэтому представляется правильным построить интегральную кладограмму, учитывающую характер распределения синапоморфий на всех фазах жизненного цикла тихоокеанских лососей. При таком подходе 20 признаков (см. табл. 3.1: признаки 3, 5, 10, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 24, 25, 28, 29, 31, 37, 38, 41, 42, 43, 63), формирующих различные группировки видов на разных фазах жизненного цикла лососей, пришлось

удалить из кладистского анализа. Судя по оставшимся 43 краниологическим признакам, наибольшее число (8) аутапоморфных (уникальных производных) признаков имеет чавыча (см. табл. 3.1: признаки 4, 8, 34, 36, 39, 44, 56, 61). по 4 аутапоморфных признака имеют кижуч (26, 33, 45, 49) и сима (22, 50, 57, 59). три аутапоморфии характерны для кеты (12, 13, 27), одна - для нерки (6), у горбуши аутапоморфные признаки отсутствуют. Указанные признаки могут служить для диагностики видов лососей. Все остальные производные признаки оказались общими для групп разного видового состава. Самое большое число синапоморфий (7) характерно для группы кета-нерка-горбуша, несколько меньше (5) - для группы чавыча-кета-нерка-горбуша, еще меньше (4) - для группы кижуч-кета-нерка-горбуша. Кижуч с чавычей имеют одну синапоморфию, сима с другими видами — ни одной.

Предполагая, что в большинстве случаев производные состояния гомологичных признаков не возникали независимо у разных видов тихоокеанских лососей, но допуская в ряде случаев обратную трансформацию признака из производного состояния в предковое, можно предложить следующую кладистскую гипотезу морфологической эволюции тихоокеанских лососей (см. рис. 3.17). Вначале от общего предка группы отделилась сима, которая в процессе эволюции приобрела 4 аутапоморфии. Остальные 5 видов рода какое-то время эволюционировали общим филумом и приобрели за этот период 12 апоморфных признаков. Далее филум разделился на 3 ствола: 1) предок кижуча, который в процессе дальнейшей эволюции приобрел 4 аутапоморфии и претерпел обратную трансформацию пяти признаков; 2) предок чавычи (8 аутапоморфий, пять обратных трансформаций); 3) предок группы кета—нерка—горбуша, который до следующего цикла дивергенции приобрел 10 апоморфных признаков. Возможно, предки кижуча и чавычи некоторое время эволюционировали единым филумом. На это указывает сходство данных видов по орбитальному краю лобных костей (признак 9). Однако нельзя исключить и гомопластичную эволюцию данного признака. Дифференциация кеты, горбуши и нерки произошла, судя по кладограмме (см. рис. 3.17), одновременно. Каждый из этих видов в процессе эволюции претерпевал обратные трансформации признаков, а кета и нерка приобрели соответственно 3 и 1 аутопоморфию. Согласно схеме, кета и чавыча имеют один гомопластичный признак - сравнительно мелкий желоб на вентральной стороне язычной кости (пр. 52).

Из приведенной кладистской схемы (см. рис. 3.17) следует, что на некоторых этапах филогенеза и при формировании отдельных видов тихоокеанских лососей происходила потеря ранее приобретенных производных черт, что привело к возрастанию генерализованное™ таких форм. Вслед за А.Н. Северцовым (1939) можно полагать, что эти филогенетические преобразования сопровождались соответствующими изменениями в онтогенезе предковых форм, которые должны быть отражены и в ходе онтогенеза современных видов.

Одним из важных параметров, который отражает интересующие нас особенности постэмбрионального онтогенеза, служит возрастание

доли производных признаков в принятом комплексе (см. табл.3.1) на последовательных фазах жизненного цикла тихоокеанских лососей. Как видно из рис. 3.18. сима отличается самыми незначительными в роде преобразованиями особенностей строения черепа при росте и созревании. Эти преобразования сопоставимы по масштабу с изменениями в «остэмбриогенезе краниальной анатомии *Parasalmo*. Напротив, для кижуча, чавычи и кеты характерно значительное возрастание числа новообразований в связи с ростом, что вероятно, указывает на эволюцию их онтогенеза путем анаболии. У нерки и горбуши возрастание числа производных признаков в связи с ростом и созреванием происходит в заметно большей степени, чем у сима, но менее значительно по сравнению с кижучем, чавычей и кетой. Учитывая близкое родство нерки и горбуши с кетой, этот факт, скорее всего, можно объяснить фетализацией, имевшей место в филогенезе горбуши и нерки. Судя по тому, что число производных признаков у молоди горбуши заметно меньше, чем у нерки, кеты и даже чавычи, можно также предполагать, что фетализация затронула у горбуши более ранние, по сравнению с неркой, стадии жизненного цикла. Скорее всего, при возникновении горбуши и нерки преобразование морфологических особенностей происходило на основе специализации и деспециализации (фетализации) и. такрш образом, было по масштабу более значительным, нежели при формировании кеты

Сравнивая кладограмму с фенограммами сходства, легко заметить их существенное отличие -максимальная фенетическая дифференциация наблюдается между двумя группами видов: а) сима-кижуч-чавыча и б) кета-нерка-горбуша (см. рис. 3.16), в то время как согласно кладограмме (см. рис. 3.17), эти группы видов возникли не одновременно, а последовательно, одна за другой. Из этого сопоставления следует важный, на наш взгляд, методический вывод - фенетические связи тихоокеанских лососей по комплексу невзвешенных признаков не отражают порядка их дивергенции и последовательности возникновения во времени.

Если с учетом этого положения вновь рассмотреть схемы филогении тихоокеанских лососей, которые были предложены разными авторами, то различия между ними уже не кажутся столь разительными. Так, Д. Милн (1948) и Г. Раунсефел (1962) считали кижуча более генерализованным и близким к *Parasalmo* видом, нежели чавычу, кету, нерку и горбушу. Х. Цуюки и Е. Роберте (1966), а также В.Т. Омельченко с соавторами (1971) предполагали, что чавыча, кижуч и особенно сима - более древние виды, чем кета, нерка и горбуша. Наши данные по морфологической эволюции тихоокеанских лососей полностью подтверждают эти выводы. Исследователи, которые разделяют тихоокеанских лососей на две группы: а) сима-кижуч-чавыча и б) кета-нерка-горбуша - принимают без доказательств, что сами группы и различия между ними возникали параллельно во времени. Поскольку гомологизация хромосом лососевых еще не проведена (Викторовский, 1978; Gold, 1979; Phillips et al., 1986) и поэтому нет возможности Детально сопоставить кариотипы разных видов *Parasalmo* и *Oncorhynchus*

chus, мы с большим основанием можем считать отсутствие значительного числа субтелоцентрических хромосом у *S. gairdneri* и кеты, нерки, горбуши конвергентной особенностью, а не выводить эти виды от общего предка, как предлагает Г.В. Горшкова (1978). Тем более, что парафилетическое возникновение тихоокеанских лососей (Горшкова, 1978) - самого монолитного и обособленного рода среди всех лососевых - представляется весьма маловероятным.

Схема Ф. Агера с соавт. (1973) также довольно просто трактуется с предложенной позиции: сима фенетически близка к тихоокеанским форелям из-за большого числа общих предковых черт, сохраненных у этих видов, тогда как все остальные виды тихоокеанских лососей некоторое время эволюционировали одним стволом и поэтому уклонились от сими и тихоокеанских форелей. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что, согласно выводам Ф. Агера с соавторами, нерка обособлена от горбуши по электрофоретическим особенностям белков заметно больше, чем чавыча от кижуча. В то же время, по морфологическим признакам (см. рис. 3.16) она обособлена от горбуши меньше, нежели чавыча от кижуча. Это, вероятно, может быть объяснено тем, что при возникновении нерки и горбуши имела место фетализация, которая в известной степени замаскировала значительный масштаб преобразований данных видов именно по морфологическим признакам и не затронула их биохимических особенностей. Заметим, что для нерки и горбуши характерны также максимальные, по сравнению с другими видами рода, преобразования кариотипа (Simon, 1963; Викторский, 1978).

Взгляды П.Ю. Шмидта (1947) на эволюцию тихоокеанских лососей сейчас имеют скорее исторический интерес, так как все факты свидетельствуют в пользу происхождения специализированных тихоокеанских лососей от неспециализированных тихоокеанских форелей и опровергают противоположное направление эволюции. Что касается филогенетической схемы Л.С. Гликмана с соавторами (1973), то можно вполне определенно утверждать, что фетализация привела к вторичному проявлению у нерки и горбуши некоторых предковых признаков черепа, в том числе хорошо выраженных дорсальных теменных фонтанелей. Эти фонтанели свойственны генерализованной в морфологическом отношении молодежи тихоокеанских лососей, а также тихоокеанским форелям. Многие другие морфологические особенности нерки и горбуши, а также их кариологические и биохимические признаки однозначно свидетельствуют о том, что эти виды, в противоположность симе, наиболее продвинутые в роде. Как видно из кладограммы (рис. 3.17), чавыча и кижуч, вопреки мнению Л.С. Гликмана с соавт. (1973), не могут считаться наиболее молодыми видами тихоокеанских лососей. Поскольку чавыча - типовой вид предполагаемого рода *Paracoelichthys* - по морфологическим, кариологическим (Викторский, 1978), биохимическим (Utter et al., 1973) и экологическим (Смирнов, 1975) особенностям занимает промежуточное положение среди других тихоокеанских лососей, нет оснований рассматривать этот вид, а также кижуча и кету в рамках другого рода.

Таблица 3.3. Частоты морф (А, Б, В) краниологических признаков тихоокеанских форелей и лососей на фазе серебрянки

N	Вид	J	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	Микнжа	А	1,0	0,7	0,0	0,0	0,8	0,8	1,0	1,0	0,5
		Б	0,0	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2	0,0	0,0	0,5
		В	0,0	0,0	0,8	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2	Семга	А	1,0	0,8	0,8	1,0	0,8	0,2	0,8	0,8	0,0
		Б	0,0	0,2	0,2	0,0	0,2	0,8	0,2	0,2	0,8
		В	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2
3	Сима	А	1,0	1,0	1,0	1,0	0,85	1,0	0,7	1,0	0,2
		Б	0,0	0,0	0,0	0,0	0,15	0,0	0,0	0,0	0,6
		В	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2
4	Кижуч	А	0,35	0,5	0,0	1,0	0,4	0,7	0,7	1,0	0,15
		Б	0,65	0,4	0,0	0,0	0,25	0,2	0,3	0,0	0,25
		В	0,0	0,1	0,1	0,0	0,35	0,1	0,0	0,0	0,6
5	Чавыча	А	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,85	0,8	0,0	0,0
		Б	1,0	0,0	0,2	0,15	0,0	0,05	0,05	0,0	0,0
		В	0,0	1,0	0,8	0,85	0,0	1,0	0,15	1,0	1,0
6	Кета	А	0,0	0,1	0,45	0,9	0,0	1,0	0,0	1,0	0,85
		Б	0,1	0,2	0,25	0,1	0,25	0,0	0,1	0,0	0,15
		В	0,9	0,7	0,3	0,0	0,75	0,0	0,9	0,0	0,0
7	Нерка	А	0,0	0,0	0,1	1,0	0,1	0,05	0,1	1,0	0,85
		Б	0,0	0,2	0,8	0,0	0,4	0,15	0,3	0,0	0,15
		В	1,0	0,8	0,1	0,0	0,5	0,8	0,6	0,0	0,0
8	Горбуша	А	0,0	0,2	0,4	1,0	0,8	1,0	0,2	0,0	1,0
		Б	0,0	0,65	0,55	0,0	0,2	0,0	0,8	0,0	0,0
		В	1,0	0,15	0,05	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Теперь перейдем к проблеме устойчивости структуры таксономических схем в отношении характера описания объектов сравнения, в нашем случае - видов тихоокеанских лососей и форелей. Известно, что в зависимости от выбора шкалы измерений признаков и соответственно коэффициентов парных отношений, могут быть получены различающиеся в большей или меньшей степени структурные схемы (кластеры) объектов (Sneath, Sokal, 1973). Представляется важным оценить, насколько такие, зависящие от способа описания, перестройки кластеров свойственны лососевым рыбам, в частности тихоокеанским лососям. Для экспериментов подобного рода тихоокеанские лососи выбраны по двум причинам: 1) видовой состав данной группы твердо установлен; 2) тихоокеанские лососи достаточно детально и всесторонне изучены, что облегчает интерпретацию результатов экспериментов.

Выше были приведены описания 63 краниологических признаков тихоокеанских лососей и форелей в шкале рангов (табл. 3.1) и оценки Многомерных парных различий видов при помощи квадрата евклидова расстояния (табл. 3.2). Мы оценили у серебрянок тихоокеанских ло-

Продолжение таблицы 3.3

N		10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	A	1,0	1,0	0,0	0,8	0,7	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
	Б	0,0	0,0	0,3	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	B	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2	A	0,8	1,0	0,0	0,0	0,8	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
	Б	0,2	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	B	0,0	0,0	0,8	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3	A	0,25	0,9	0,5	0,9	0,65	1,0	0,4	0,9	0,7	1,0
	Б	0,65	0,1	0,4	0,1	0,25	0,0	0,4	0,05	0,3	0,0
	B	0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,2	0,05	0,0	0,0
4	A	0,1	0,0	0,9	1,0	0,65	0,6	0,2	0,2	0,5	0,75
	Б	0,2	0,4	0,1	0,0	0,25	0,15	0,5	0,05	0,2	0,15
	B	0,7	0,6	0,0	0,0	0,1	0,25	0,3	0,75	0,3	0,1
5	A	0,0	0,1	0,7	1,0	0,0	0,9	0,4	0,0	1,0	1,0
	Б	0,0	0,8	0,2	0,0	0,0	0,1	0,5	0,0	0,0	0,0
	B	1,0	0,1	0,1	0,0	1,0	0,0	0,1	1,0	0,0	0,0
6	A	0,2	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,55	0,9	0,0
	Б	0,6	0,0	0,1	0,2	0,35	0,1	0,4	0,25	0,1	0,0
	B	0,2	1,0	0,9	0,7	0,65	0,9	0,6	0,2	0,0	1,0
7	A	0,15	0,0	0,5	0,8	0,15	0,0	0,4	0,0	1,0	0,0
	Б	0,65	0,1	0,2	0,2	0,85	0,0	0,6	0,0	0,0	0,35
	B	0,2	0,9	0,3	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,65
8	A	0,15	0,0	0,2	0,9	0,05	0,0	0,3	0,65	0,7	0,0
	Б	0,65	0,4	0,4	0,1	0,35	0,15	0,3	0,35	0,3	0,0
	B	0,2	0,6	0,4	0,0	0,6	0,85	0,4	0,0	0,0	1,0

сосей и форелей те же 63 краниологических признака в номинальной шкале (табл. 3.3). Кроме того, исследовали 49 краниологических индексов (см. рис. 1.2), которые оценивали в непрерывной шкале, близких по значению признакам из табл. 3.1 и 3.3. Средние значения этих количественных краниологических индексов у серебрянок тихоокеанских лососей и форелей приведены в табл. 3.4. В качестве коэффициентов многомерных парных отношений видов использовали квадрат евклидова расстояния для ранговых признаков (табл. 3.5Б), показатель различий Нея (Пасеков, 1983) для признаков, измеренных в номинальной шкале (табл. 3.5Б) и расстояние Махаланобиса (Sneath, Sokal, 1973) для количественных индексов (табл. 3.5А). Кластеры строили методом средней связи.

Сопоставление кластеров (рис. 3.19) показывает, что во всех трех случаях нерка, горбуша и кета формируют одну устойчивую группу, в то время как состав другой группы видов изменяется. По ранговым признакам (см. рис. 3.19. Л) вместе объединяются кижуч, сима и виды тихоокеанских форелей, тогда как чавыча занимает обособленное

Продолжение таблицы 3.3

N		20	21	22	23	24	25	26	27	28
1	A	0.8	1,0	0,0	1,0	1,0	1,0	0,1	1,0	0,8
	Б	0.2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0.6	0,0	0,2
	B	0.0	0.0	0,8	0,0	0,0	0.0	0.3	0,0	0,0
2	A	1.0	1.0	1,0	1,0	1,0	1.0	0.0	1,0	1,0
	Б	0,0	0.0	0,0	0,0	0,0	0.0	0.2	0,0	0,0
	B	0,0	0.0	0,0	0,0	0,0	0.0	0.8	0,0	0,0
3	A	0,0	0.9	0,05	1,0	1,0	0.7	0.2	0,9	0,55
	Б	0,05	0.1	0,35	0,0	0,0	0.3	0.7	0,1	0,35
	B	0,95	0,0	0,6	0,0	0,0	0.0	0.1	0,0	0,1
4	A	0,1	0,15	0,9	1,0	1,0	0.8	0.0	0,7	0,15
	Б	0.3	0,05	0,05	0,0	0,0	0.2	0.0	0,3	0,7
	B	0,6	0,08	0,05	0,0	0,0	0.0	1.0	0,0	0,15
5	A	0,0	0,0	0,85	1,0	0,0	1.0	0.8	0,0	0,05
	Б	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0.2	0,0	0,35
	B	1,0	0,9	0,05	0,0	1,0	0,0	0.0	0,0	0,1
6	A	0,0	0,2	1,0	0,0	0,4	0,0	1.0	0,0	0,05
	Б	0,3	0,2	0,0	0,1	0,6	0,0	0.0	0,0	0,35
	B	0,7	0,6	0,0	0,9	0,0	1,0	0.0	1,0	0,6
7	A	0,9	0,8	1,0	0,1	0,2	0,0	0.7	0,0	0,55
	Б	0,1	0,2	0,0	0,3	0,8	0,6	0.3	0,7	0,25
	B	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,4	0,0	0,3	0,2
8	A	0,2	0,8	0,9	0,4	0,6	0.8	0,8	0,0	0,05
	Б	0,4	0,2	0,1	0,6	0,4	0.2	0,2	1,0	0,45
	B	0,4	0,0	0,0	0,0	0.0	0.0	0,0	0,0	0,5

положение. Заметим, что в отсутствие тихоокеанских форелей чавыча объединялась с кижучем и симой (см. рис. 3.19, Б). По номинальным признакам в одну группу объединяются тихоокеанские форели, сима, кижуч и чавыча (см. рис. 3.19, Б). По количественным признакам чавыча, кижуч и сима формируют одну группу, а тихоокеанские форели - Другую (см. рис. 3.19, В). Таким образом, крупные перестройки топологии кластера происходят только в области архаичных видов тихоокеанских лососей (сима, кижуч, чавыча) и их взаимоотношений с видами тихоокеанских форелей, но практически не затрагивают области неотического разнообразия видов тихоокеанских лососей (кета, нерка, горбуша). Количественные оценки этих перестроек можно получить на основе коэффициента парной корреляции матриц, представленных в табл. 3.5. Корреляция между матрицами парных отношений по номинальным и ранговым признакам высокая (0,957), тогда как между каждой из них и матрицей по количественным индексам - заметно ниже (0,480 и 0,594 соответственно). Следовательно, структура сходства видов тихоокеанских лососей и форелей по номинальным и ранговым

Продолжение таблицы 3.3

N		29	30	31	32	33	34	35	36	37
1	A	1.0	1.0	1.0	0,8	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
	Б	0.0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	B	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2	A	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0,8	0,8
	Б	0.0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2
	B	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
3	A	0.05	1.0	0.8	0.6	0.3	0.3	0.6	0.4	0.6
	Б	0.45	0.0	0.2	0.3	0.05	0.7	0.0	0.5	0.4
	B	0.5	0.0	0.0	0.1	0.65	0.0	0.4	0.1	0.0
4	A	0.1	0.0	0.8	0.0	0.15	0.8	0.0	0.7	0.0
	Б	0.15	0.4	0.2	0.1	0.05	0.2	0.25	0.3	0.1
	B	0.1	0.0	0.8	0.9	0.8	0.0	0.75	0.0	0.9
5	A	0.8	0.0	0.2	1.0	0.5	0.0	0.95	0.0	0.4
	Б	0.45	0.1	0.2	0.0	0.05	0.0	0.05	0.1	0.6
	B	0.5	0.0	0.1	0.0	0.45	1.0	0.0	0.9	0.0
6	A	0.8	0.0	0.2	0.0	0.7	1.0	0.0	1.0	0.0
	Б	0.15	0.5	0.8	0.1	0.05	0.0	0.15	0.0	1.0
	B	0.05	0.5	0.0	0.9	0.25	0.0	0.85	0.0	0.0
7	A	1.0	0.0	0,05	0.0	0.9	0.5	0.15	0,5	0,2
	Б	0,0	0,0	0,45	0,5	0,05	0,5	0,65	0,2	0,8
	B	0,0	1.0	0,5	0,5	0,05	0,0	0,2	0,3	0,0
8	A	1.0	0.0	0,3	0,15	1.0	0,85	0.0	1.0	0.6
	Б	0.0	0,4	0.6	0,45	0.0	0,15	0,25	0.0	0,4
	B	0.0	0.6	0.1	0,4	0.0	0.0	0,75	0.0	0.0

признакам достаточно близка, хотя и имеются некоторые топологические различия кластеров, обусловленные положением в них чавычи. Структура сходства по количественным индексам отличается в большей степени, что может быть обусловлено не только другой шкалой измерений, но и менее полным, чем в предыдущем случае, совпадением составов комплексов краниологических признаков.

Определенный интерес представляет изучение зависимости структуры связей таксонов от качественного состава набора признаков. С этой целью мы разбили набор количественных индексов на 5 групп.

1. Лучшие для дифференциации видов 32 индекса из исходного набора 49 индексов (см. табл. 3.4: SE1, SE 2, SE 4, SE5, SE 6, FR 1, FR 2, FR 3, FR 4, FR 5, FR 6, PMX 1, PMX 2, PMX 3, MX 1, MX 2, MX 4, DN 2, DN 3, VO 1, VO 3, VO 5, PS 1, PS 2, PS 3, PS 6, PS 6. GH 1, GH 2, GH 3, GH 4, PO 5), определенные методом пошагового дискриминантного анализа (Афифи, Эйзен, 1982).

2. Одиннадцать индексов, описывающих особенности строения супраэтноида (индексы SE) и лобных костей (индексы FR).

Продолжение таблицы 3.3

N		38	39	40	41	42	43	44	45	46
1	A	1,0	1,0	1,0	0,0	0,2	0,8	0,6	1,0	0,8
	Б	0,0	0,0	0,0	0,2	0,6	0,2	0,4	0,0	0,1
	В	0,0	0,0	0,0	0,8	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1
2	A	1,0	1,0	0,3	0,8	0,2	0,6	0,2	1,0	1,0
	Б	0,0	0,0	0,7	0,2	0,8	0,4	0,6	0,0	0,0
	В	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
3	A	0,0	0,7	0,8	0,1	0,95	0,8	0,1	0,8	0,0
	Б	0,0	0,3	0,2	0,1	0,05	0,2	0,0	0,2	0,7
	В	1,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3
4	A	0,6	0,9	0,1	0,2	0,3	0,05	0,9	0,1	0,2
	Б	0,3	0,1	0,9	0,2	0,7	0,25	0,1	0,1	0,3
	В	0,1	0,0	0,0	0,6	0,0	0,7	0,0	0,8	0,5
5	A	0,0	0,0	0,0	0,05	0,75	1,0	0,0	1,0	1,0
	Б	0,1	0,1	1,0	0,05	0,25	0,0	0,3	0,0	0,0
	В	0,9	0,0	0,9	0,9	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0
6	A	0,7	0,3	0,0	0,4	0,75	0,8	0,8	0,9	0,0
	Б	0,25	0,7	0,8	0,4	0,25	0,2	0,2	0,1	1,0
	В	0,05	0,0	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7	A	0,8	0,8	0,0	1,0	0,2	0,05	1,0	0,7	0,1
	Б	0,2	0,2	0,0	0,0	0,6	0,15	0,0	0,2	0,9
	В	0,0	0,0	1,0	0,0	0,2	0,8	0,0	0,1	0,0
8	A	0,4	0,5	0,0	0,9	0,9	0,05	1,0	1,0	0,0
	Б	0,3	0,5	0,1	0,1	0,1	0,35	0,0	0,0	0,0
	В	0,3	0,0	0,9	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	1,0

3. Тринадцать индексов, описывающих особенности строения межчелюстной (индексы PMX), верхнечелюстной (индексы MX) и нижнечелюстной (индексы DN) костей.

4. Двенадцать индексов, описывающих особенности строения сошника (индексы VO) и парасфеноида (индексы PS).

5. Тринадцать индексов, описывающих особенности строения язычной кости (индексы GH), подвеска (индексы HM) и предкрышки (индексы PO).

По каждой группе индексов вычисляли расстояние Махаланобиса между всеми видами тихоокеанских лососей и форелей (табл. 3.5A, 3.6) и строили кластеры методом средней связи (рис. 3.20, 3.21). Кроме того, методом дискриминантного анализа оценивали точность дифференциации видов (табл. 3.7). Анализируя матрицы парных отношений, можно отметить, что первая группа из 32 лучших индексов, а также третья группа индексов, описывающих строение межчелюстных, верхнечелюстных и нижнечелюстных костей, практически полностью сохраняют структуру связей видов (рис. 3.20A, B), характерную для мат-

Продолжение таблицы 3 3

N		47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
1	A	1,0	1,0	0,7	0,6	1,0	1,0	1,0	0,6	1,0	1,0
	Б	0,0	0,0	0,3	0,4	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0
	B	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2	A	1,0	1,0	0,2	0,4	1,0	1,0	1,0	0,9	1,0	0,3
	Б	0,0	0,0	0,2	0,6	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,7
	B	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3	A	0,0	1,0	0,35	0,2	1,0	0,8	0,8	0,5	0,8	0,6 ³
	Б	0,6	0,0	0,05	0,1	0,0	0,1	0,2	0,5	0,05	0,25
	B	0,4	0,0	0,6	0,7	0,0	0,1	0,0	0,0	0,15	0,1
4	A	0,0	0,9	0,15	0,9	1,0	0,6	0,0	0,1	0,6	0,5<
	Б	0,4	0,1	0,05	0,1	0,0	0,2	0,1	0,2	0,05	0,35
	B	0,6	0,0	0,8	0,0	0,0	0,2	0,9	0,7	0,35	0,1
5	A	0,0	0,3	1,0	0,05	0,0	0,0	0,5	1,0	0,8	0,0
	Б	0,1	0,7	0,0	0,9	0,1	0,2	0,5	0,0	0,05	0,05
	B	0,9	0,0	0,0	0,05	0,9	0,8	0,0	0,0	0,15	1,05
6	A	0,15	0,0	0,6	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,8^
	Б	0,05	0,9	0,15	0,0	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,15
	B	OK	0,1	0,75	0,0	0,8	0,7	0,0	1,0	1,0	0,0
7	A	0,6	0,0	0,9	0,9	0,0	0,7	0,0	0,0	0,05	0,35
	Б	0,4	0,9	0,0	0,1	0,15	0,1	0,2	0,0	0,05	0,55
	B	0,0	0,1	0,1	0,0	0,85	0,2	0,8	1,0	0,9	0,1
8	A	0,7	0,0	1,0	0,9	0,45	1,0	0,4	0,0	0,0	0,65
	Б	0,3	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,3	0,0	0,0	0,35
	B	0,0	1,0	0,0	0,0	0,35	0,0	0,3	1,0	1,0	0,1

рицы, построенной по полному выбору из 49 краниологических индексов (табл. 3.5А)- коэффициенты корреляции между ними очень высоки (соответственно 0,990 и 0,971). Несколько хуже (коэффициент корреляции 0,863) воспроизводит исходную структуру связей матрица, построенная по индексам сошника и парасфеноида (табл. 3.6Б). Однако топология кластера сохраняется и в этом случае (рис. 3.21, А) Матрица, построенная по индексам супраэтноида и лобных костей (табл. 3.6, А), дает отличия в топологии кластера (рис. 3.20, Б): чавыча в данном случае присоединяется к группе кета-нерка-горбуша. Коэффициент корреляции между этси и исходной матрицей составляет 0,719. Наконец, наихудшее воспроизведение исходной структуры связей дает матрица, построенная по индексам язычной кости, подвеска и предкрышки: для этой матрицы коэффициент корреляции с исходной равен 0,246. Топология кластера, сформированного по этой матрице, отличается обособленным положением горбуши и группы кижуч-чавыча-сима, а также значительной близостью нерки и кеты к группе микижа—семга (рис. 3.21, Б). Таким образом, редукция набора коли-

Окончание таблицы 3 3

N	57	58	59	60	61	62	63	
1	A	0.0	0.7	0.7	1.0	1.0	0,4	1.0
	Б	0.4	0,3	0,3	0.0	0,0	0,6	0.0
	В	0.6	0.0	0,0	0.0	0,0	0.0	0.0
2	A	0.6	0.8	0,9	0.7	1.0	0,4	0.2
	Б	0.4	0.2	0,1	0,3	0,0	0,6	0,6
	В	0,0	0,0	0.0	0.0	0.0	0.0	0,2
3	A	0.0	1.0	0.0	0,9	1.0	0.8	0.0
	Б	0.2	0.0	0.2	0,05	0.0	0,05	0.7
	В	0.8	0.0	0.8	0,05	0,0	0,15	0,3
4	Л	0.6	1.0	0.4	OX	1.0	0.8	0,0
	Б	0,2	0.0	0.5	0,15	0.0	0.2	0,5
	В	0,2	0,0	0.1	0,05	0.0	0.0	0.5
5	A	0,8	0,8	0.0	0,0	0,0	0.0	0.0
	Б	0,05	0.2	1.0	0,0	0,0	0,0	0,8
	В	0,15	0.0	0.0	1,0	1,0	1,0	0.1
6	A	0,6	0.0	1.0	0.0	0,8	0,0	0,9
	Б	0,2	0.0	0.0	0,3	0,15	0,1	0,1
	В	0,2	1.0	0,0	0,7	0,05	0,9	0,0
7	A	0,0	0,1	1,0	0,1	0,6	0,0	0,0
	Б	0,3	0,2	0,0	0,6	0,35	0,0	0,0
	В	0,7	0,7	0,0	0,3	0,05	1,0	1,0
8	A	0,85	0.0	1.0	0,0	0,2	0,1	0,2
	Б	0,15	0,2	0.0	0,3	0,3	0,45	0,5
	В	0,0	0,8	0,0	0,7	0,5	0,45	0,2

ественных краниологических индексов в одних случаях не приводит к изменению исходной структуры связей видов, но в других случаях может значительно ее нарушать.

Более существенно редукция набора краниологических индексов влияет на точность дифференциации видов, иными словами, на точность разграничения видового состава исследуемой группы. Как следует из табл. 3.7. уже по набору из 32 лучших индексов падает точность дифференциации камчатской семги, а использование всех других редуцированных наборов индексов ухудшает качество дискриминации большинства исследуемых видов. Причем, разные наборы индексов максимально точно дифференцируют различные виды (см. табл. 3.7): вторая группа индексов- нерку, третья- чавычу, четвертая- кету. Худшие результаты, как и в случае с топологией кластера, дают индексы, описывающие язычную кость, подвесок и предкрышку.

Резюмируя изложенное, можно заключить, что только полный набор краниологических индексов позволяет надежно оценить состав и структуру связей видов тихоокеанских лососей. Редукция набора при-

Таблица 3.4. Средние шачепия краниологических индексов у видов тихоокеанских лососей и форелей

Индекс	Нерка	Сима	Горбуша	Кижуч	Кета	Чавыча	Семга	Микма
SE 1	0,17	0,55	0,14	0,45	0,29	0,25	0,65	0,80
SE 2	1,31	0,72	0,95	0,91	0,91	1,33	0,79	0,60
SE 3	0,11	0,12	0,16	0,17	0,32	0,40	0,15	0,12
SE 4	0,42	0,85	1,02	1,08	1,23	1,73	0,95	0,72
SE 5	0,31	0,44	0,43	0,37	0,30	0,52	0,32	0,33
SE 6	0,60	1,03	1,61	0,96	0,67	0,55	0,75	0,75
ER 1	0,83	0,79	0,74	0,81	0,75	1,02	0,88	0,71
FR 2	0,66	0,57	0,64	0,48	0,58	0,56	0,51	0,54
FR 3	0,10	0,04	0,08	0,07	0,08	0,06	0,03	0,02
FR 4	0,02	0,03	0,06	0,04	0,01	0,10	-0,01	-0,03
FR 5	0,02	0,05	0,06	0,06	0,01	0,19	-0,01	-0,04
FR 6	1,24	1,43	1,25	1,61	1,37	1,07	1,31	1,40
PMX 1	0,27	0,54	0,36	0,38	0,31	0,37	0,52	0,52
PMX 2	0,23	0,28	0,32	0,25	0,25	0,23	0,30	0,71
PMX 3	0,70	0,97	0,53	1,37	0,75	0,83	0,67	0,62
MX 1	0,06	0,18	0,04	0,16	0,05	0,17	0,18	0,23
MX 2	0,29	0,17	0,23	0,18	0,23	0,11	0,19	0,17
MX 3	0,20	0,18	0,20	0,16	0,15	0,16	0,23	0,25
MX 4	0,53	0,44	0,50	0,48	0,53	0,48	0,42	0,40
MX 5	1,74	2,12	1,63	2,14	1,69	1,81	2,10	2,09
UN 1	0,23	0,37	0,19	0,44	0,29	0,33	0,31	0,31
DN 2	0,82	0,55	0,64	1,12	0,97	0,44	0,64	0,57
DN 3	0,25	0,16	0,22	0,26	0,24	0,13	0,20	0,19
DN 4	1,28	1,18	1,26	1,16	1,22	1,16	1,21	1,22
DN 5	2,21	2,52	1,89	2,94	2,29	2,37	2,16	2,05
VO 1	0,23	0,21	0,21	0,22	0,20	0,30	0,19	0,24
VO 2	0,65	0,86	0,50	1,07	0,86	0,63	0,82	0,54
VO 3	0,15	0,18	0,10	0,23	0,17	0,18	0,15	0,13
VO 4	0,42	0,52	0,34	0,49	0,41	0,53	0,52	0,55
VO 5	1,14	1,44	1,11	1,56	1,22	1,20	1,47	1,25
PS 1	1,06	0,60	0,87	0,80	0,89	0,89	1,11	1,24
PS 2	2,06	1,24	1,91	1,46	1,82	1,46	1,19	1,03
PS 3	0,88	0,73	0,87	0,79	0,96	0,82	1,03	1,01
PS 4	0,97	1,04	0,98	1,06	0,93	1,00	0,93	0,97
PS 5	1,24	1,78	1,45	1,39	1,57	2,14	1,25	1,40
PS 6	0,56	0,51	0,62	0,42	0,56	0,54	0,51	0,58
PS 7	0,80	1,06	0,82	1,46	1,39	1,44	0,97	1,13
GH 1	0,46	0,45	0,51	0,40	0,47	0,44	0,39	0,41
GH 2	0,37	0,44	0,25	0,43	0,34	0,45	0,39	0,36
GH 3	0,68	0,78	0,59	0,67	0,68	0,59	0,81	0,77
GH 4	0,87	0,83	0,89	0,90	0,92	0,77	0,94	0,89
HM 1	0,78	0,78	0,74	0,80	0,79	0,74	0,80	0,82
HM 2	0,52	0,60	0,60	0,53	0,54	0,63	0,59	0,55
HM 3	0,41	0,47	0,45	0,42	0,47	0,47	0,47	0,45

Окончание таблицы 3.4

Индекс	Нерка	Сима	Горбу-ша	Кижуч	Кета	Чавыча	Семга	Микижа
НМ4	1,40	1,48	130	1,63	134	1,42	1,48	1,40
PO1	1,41	1,41	1,40	1,45	1,41	1,47	1,41	1,38
PO2	0,17	0,33	0,34	0,32	0,32	0,34	0,29	0,29
PO3	1,89	2,1	2,05	2,13	2,21	1,97	2,38	2,48
PO4	0,84	0,85	0,81	0,85	0,81	0,86	0,99	0,90
PO5	1,99	2,11	1,85	2,42	1,98	2,01	2,15	2,07

знаков приводит сначала к ошибкам в оценке границ видового состава группы, а далее - к нарушению структуры связей видов. Поэтому любая редукция набора признаков должна сопровождаться соответствующими оценками устойчивости классификации как по структуре связей объектов, так и по разграничению их состава.

Серьезную проблему в классификации создают различия филогенетических схем, обусловленные использованием для оценки взаимосвязей объектов качественно различных признаков (молекулярных, кариологических, морфологических, экологических и др.). Это особенно актуально для таких всесторонне изученных групп, как тихоокеанские лососи. Различия классификационных схем, на наш взгляд, могут быть вызваны, по крайней мере, тремя причинами. Во-первых, оценки родства форм не всегда адекватны друг другу из-за различий в подходах к классификации (фонетический, кладисткий, филогенетический). Так. представления о взаимосвязях видов тихоокеанских лососей, с позиций фенетики и кладизма. как уже отмечалось, существенно различаются. Во-вторых, вследствие недостаточной полноты описания объектов, т.е. использования в сравнениях редуцированного набора признаков, как показано выше, классификация может оказаться недостаточно надежной. В-третьих, эволюционная динамика разных систем маркеров определяется, как известно, различными факторами и механизмами (Оно, 1973; Кимура, 1985; Тетушкин, 1989). Это, в свою очередь, обуславливает контрасты темпов их эволюции в конкретные моменты истории группы: одни системы маркеров дивергируют быстро, другие медленно; в следующий момент истории группы они могут поменяться ролями. Разные таксоны одной группы в неодинаковой степени испытывают такие контрасты благодаря различиям эволюционных ландшафтов и предшествующей истории их развития. Поэтому итоговые эволюционные дистанции по различным системам маркеров между одними и теми же таксонами могут быть разными, что и отражается в структуре кластеров. Таким образом, первые два источника различий структурных (классификационных) схем имеют субъективный, а третий - объективный характеры.

Нивелируя первые два из указанных источника различий структурных схем, можно попытаться оценить эволюционные диспропорции видов тихоокеанских лососей и форелей по разным системам маркеров.

Таблица 3.5. Оценки многомерных парных различий серебрянок тихоокеанских лососей и форелей' А - по комплексам из 49 (ниже диагонали) и 32 лучших (выше диагонали) количественных крапноточечных индексов; Б - по комплексу из 63 краниологических признаков, измеренных в расовой (ниже диагонали) и номинальной (выше диагонали x 10*) шкалах

Матрица А								
1. Горбуша		73,5	66,7	192,0	202,1	169,2	367,4	309,8
2. Кета	138,6		68,8	119,0	179,7	167,1	375,8	302,6
3. Нерка	146,4	137,4		175,0	194,4	204,3	423,6	344,4
4. Кижуч	402,1	281,0	382,1		121,9	69,6	281,5	212,5
5. Чавыча	362,1	346,3	378,8	220,5		137,3	296,9	249,5
6. Сима	310,7	327,9	389,9	135,8	219,6		193,2	158,8
7. Млкмжа	704,6	714,0	813,0	510,9	512,1	324,0		45,6
8. Семга	576,5	573,2	654,6	374,8	412,8	263,0	85,5	
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Матрица Б								
1. Горбуша		315	256	555	1005	703	724	711
2. Кета	655		335	681	976	904	929	909
3. Нерка	464	827		627	1184	978	911	977
4. Кижуч	1250	1583	1305		685	402	534	501
5. Чавыча	1738	1848	2039	1643		673	779	812
6. Сима	1393	1871	1819	997	1426		284	342
7. Микижа	1315	1740	1571	1213	1560	548		155
8. Семга	1224	1729	1384	1072	1647	697	427	
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.

Таблица 3-6' Оценки многомерных парных различий серебрянок тихоокеанских лососей и форели: А - по комплексам 11 индексов супраэтноида и лобных (ниже диагонали) и 13 индексов межчелюстных, верхнечелюстных и нижнечелюстных (выше диагонали); Б - по комплексам 12 индексов сошника и парасфеноида (ниже диагонали) и 13 индексов, подвеска и предкрышки (выше диагонали)

Матрица А

1. Горбуша	15,2		12,1	64,4	42,9	54,5	131,6	99,1
2. Кета	14,3		12,5	57,0	52,8	63,7	169,5	131,1
3. Нерка	16,2	17,5		77,2	74,1	78,0	180,8	141,9
4. Кижуч	44,8	25,3	46,5		38,9	25,6	95,9	74,3
5. Чавыча	55,4	48,2	48,3	52,7		18,1	93,2	75,9
6. Сима	52,5	73,7	70,5	14,6	73,7		75,6	57,9
7. Микижа	75,9	52,2	96,1	47,2	106,3	34,5		3,8
8. Семга	68,2	45,2	77,5	32,2	78,1	32,1	16,3	
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.

Матрица Б

1. Горбуша	15,2		22,9	65,8	44,6	45,7	36,2	44,5
2. Кета	20,9		12,4	37,2	34,3	25,6	9,8	18,2
3. Нерка	9,0	20,0		29,3	23,2	17,5	21,1	22,3
4. Кижуч	57,3	29,3	41,6		17,5	13,3	25,3	22,8
5. Чавыча	38,5	29,2	28,4	25,8		10,9	32,8	27,3
6. Сима	34,5	39,1	35,4	22,8	30,3		14,8	10,4
7. Микижа	61,0	64,5	50,1	48,7	34,1	34,6		6,4
8. Семга	58,2	57,9	45,9	33,5	47,1	20,6	11,7	
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.

Для этих целей мы использовали 3 системы маркеров: 1) комплекс из 63 морфологических признаков, измеренных в номинальной шкале (табл. 3.3); 2) комплекс из 23 молекулярных (белковых) систем, заимствованных из работы Ф. Атера и соавт. (Utter et al., 1973); 3) комплекс из 27 экологических признаков (табл. 3.8), установленных по ряду работ (Hoage, 1958; Rounsefell, 1958, 1962; Neave, 1964; Савваитова и др., 1973, 1975; Смирнов, 1975; Леванидов, 1976; Коновалов, 1980). Взаимосвязи видов оценивали многомерным показателем различий Роджерса (Пасеков, 1983). Кластеры строили методом средней связи. Анализ матриц различий (табл. 3.9) показывает, что структуры связей видов, выявленные по системам маркеров разного качества, имеют невысокое сходство: коэффициент корреляции между матрицами колеблется от 0,267 до 0,439. Кластер, построенный по морфологическим признакам, формирует три группы (рис. 3.22, А): 1) горбуша-нерка-кета; 2) кижуч-сима-форель; 3) чавыча, которая в этой системе сравнения оказывается наиболее обособленной. Кластер по белковым мар-

Таблица 3.7. Точность дифференциации (в %) видов тихоокеанских лососей и форелей по различным наборам количественных краниологических индексов

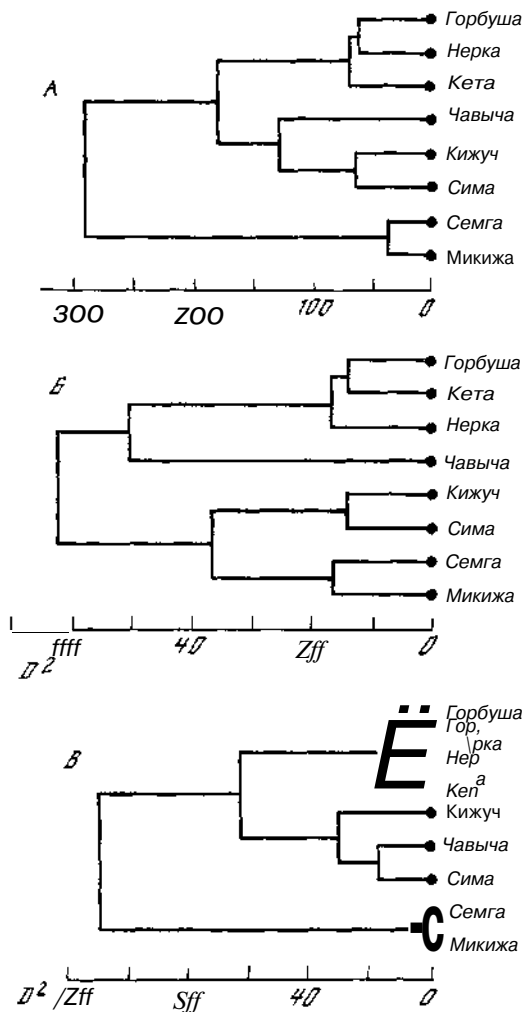
Вид	49 индексов (полный набор)	32 лучших индекса	11 индексов супраэмоида, лобных
Горбуша	100,0	100,0	94,6
Кета	100,0	100,0	89,2
Нерка	100,0	100,0	100,0
Кижуч	100,0	100,0	94,4
Чавыча	100,0	100,0	97,8
Сима	100,0	100,0	89,8
Микижа	100,0	100,0	100,0
Семга	100,0	95,6	97,6

Вид	13 индексов межчелюстных, верхнечелюстных, нижнечелюстных	12 индексов сошника, парасфеноида	13 индексов язычной, подвеска, предкрышки
Горбуша	89,2	94,6	97,3
Кета	92,1	100,0	92,1
Нерка	94,7	97,4	97,4
Кижуч	94,4	94,4	88,9
Чавыча	100,0	95,6	91,1
Сима	95,9	91,8	59,2
Микижа	92,9	100,0	64,3
Семга	83,3	90,5	88,1

керам (рис. 3.22, *Б*) также выявляет группу горбуша-нерка-кета, к которой близка группа кижуч-чавыча; наиболее обособленное положение в данном случае занимает группа сима-форель. Кластер по экологическим признакам (рис. 3.22, *В*) подчеркивает обособленное положение горбуши и кеты, тогда как остальные виды формируют другую группу.

Если исходить из вполне правдоподобной, на наш взгляд, гипотезы о существовании контрастов в дифференциации таксонов по системам маркеров разного качества (Глубоковский. 1984), то следует признать, что по морфологическим признакам наиболее высокие темпы эволюции имела чавыча, по экологическим особенностям - горбуша и, в несколько меньшей степени, - кета. Сима, видимо, имела наиболее низкие темпы эволюции по молекулярным маркерам. Либо, если принять гипотезу нейтральности молекулярной эволюции (Кимура. 1985), следует заключить, что кижуч отличался низкими темпами дифференциации

рис. 3.23 - Кластеры видов тихоокеанских лососей и форель по 32 лучшим краниоморфологическим индексам (Л) и индексам сурфактантами (Б), индексам межчелюстной (осгной, верхнечелюстной и нижнечелюстной костей (В))



по морфологическим и экологическим признакам, а чавыча - только по экологическим особенностям. Несомненно, данные выводы следует рассматривать лишь как предварительные, поскольку у нас не было возможности оценить устойчивость классификаций по экологическим и молекулярным маркерам. Тем не менее, сам подход к разграничению субъективных и объективных источников различий классификационных схем представляется нам достаточно плодотворным.

Рассматривая всю совокупность данных по морфологической, молекулярной и экологической дифференциации видов тихоокеанских Лососей, можно сделать вывод, что их филогенез проходил в три этапа (рис. 3.23). На первом этапе от ствола общего предка отделилась сима, сохранившая в последующей эволюции наиболее архаичные черты.

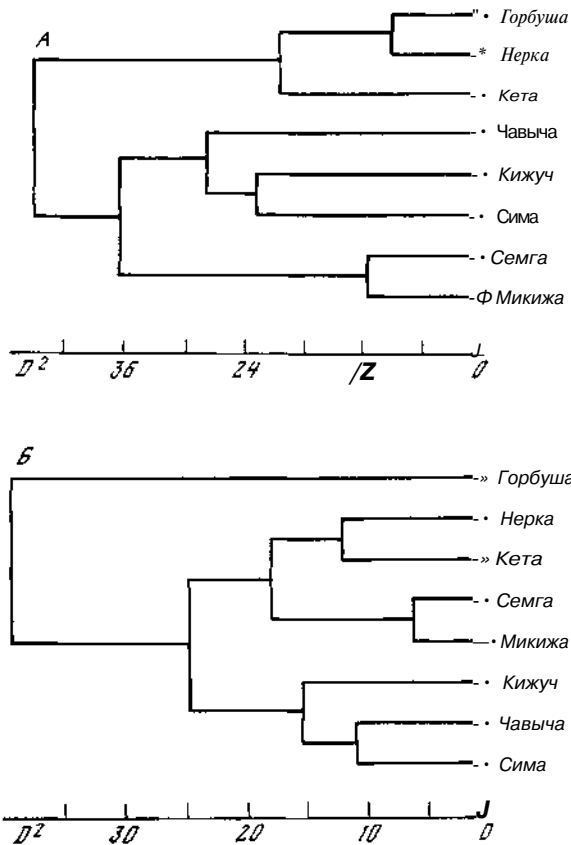


Рис. 3.21. Кластеры видов тихоокеанских лососей и форелей по индексам сошника и парасфеноида (А), индексам язычной кости, подвеска и предкрышки (В)

Тем не менее, судя по морфологическим и экологическим особенностям, сима однозначно принадлежит к роду *Oncorhynchus*. Поэтому предложения некоторых исследователей (Utter et al., 1973; Smith, Stearle, 1989) о включении симы в один род с тихоокеанскими форелями представляется нам недостаточно обоснованными. На втором этапе филогенеза дифференцировались кижуч и чавыча, обладающие достаточным числом примитивных экологических особенностей. В дальнейшем чавыча, в отличие от кижуча, претерпела значительную морфологическую эволюцию. На третьем этапе филогенеза сформировались нерка, кета и горбуша. Последние два вида оказались наиболее специализированными в экологическом отношении. Филогенетические связи тихоокеанских лососей, на наш взгляд, не дают оснований для выделения внутри рода каких-либо таксономических группировок надвидового ранга.

Таблица 3.8. Экологические особенности тихоокеанских лососей и форелей

N	Признак	Форель	Сима	Кижуч	Чавыча	Кета	Нерка	Горбуша
1a	Максим» пьши длительность пресноводно1 о периода жизни более 3 лет	1	0,5	0,5	0,5	0	1	0
16 менее 1 года	0	0,5	0,5	0,5	1	0	1
2a	Пресноводные популяции имеются	1	1	1	0	0	1	0
26 отсутствуют	0	0	0	1	1	0	1
3a	1еотеннческис производители имеются	1	1	1	1	0	1	0
36 отсутствуют	0	0	0	0	1	0	1
4a	Молодь преимущественно бентофаги	1	1	1	0,5	0	0,5	0
46 планктофаги	0	0	0	0,5	1	0,5	1
5a	Территориальное поведение у молоди имеется	1	1	1	1	0	0,5	0
56 отсутствует	0	0	0	0	1	0,5	1
6a	Стайное поведение у молоди в пресной воде отсутствует	1	1	1	0,5	0	0	0
66 имеется	0	0	0	0,5	1	1	1
7a	Маскировка молоди под камнями имеется	1	1	1	1	0	1	0
76 отсутствует	0	0	0	0	1	0	1
8a	Ночная активность у молоди отсутствует	1	1	1	1	0	0	0
86 имеется	0	0	0	0	1	1	1
9a	Подъем молоди ночью к поверхности воды отсутствует	1	1	1	1	1	1	0
96 имеется	0	0	0	0	0	0	1
10a	Моподь предпочитает жить в реках	0,5	0,5	0,5	1	1	0	1
106 в озерах	0,5	0,5	0,5	0	0	1	0

Продолжение таблицы 3.8

N	Признак	Форель	Сима	Кижуч	Чавыча	Кета	Нерка	Горбуша
11a	Диапазон температурной толерантности широкий	1	0	1	1	1	0,5	1
116. узкий	0	1	0	0	0	0,5	0
12a	Устойчивость молоди к низким температурам слабая	1	1	1	1	0	1	0
126. сильная	0	0	0	0	1	0	1
13a	Устойчивость молоди к высоким температурам сильная	1	1	1	1	0,5	0	0,5
136. слабая	0	0	0	0	0,5	1	0,5
14a	Максимальная длительность морского периода жични более 3 лет	1	0,5	0,5	1	1	1	0
146. менее 3 лет	0	0,5	0,5	0	0	0	1
15a	В море преимущественно хищники	1	1	1	1	0,5	0	0
156. планктофаги	0	0	0	0	0,5	1	1
16a	Протяженность морских миграций мала	1	1	0,5	0,3	0	0	0
166. велика	0	0	0,5	0,7	1	1	1
17a	Весенний (до июня) ход в реки имеется	1	0,1	1	1	0	0,1	0
176. отсутствует	0	0,9	0	0	1	0,9	1
18a	Осенним (с сентября) ход в реки имеется	1	0,1	1	1	1	0,2	0,1
186. отсутствует	0	0,9	0	0	0	0,8	0,9
191	Весенний (до июля) нерест имеется	1	0	1	1	0	0	0
196. отсутствует	0	1	0	0	1	1	1
20a	Летний (с июля по сентябрь) нерест отсутствует	1	0	0,9	0	0	0	0
206. имеется	0	1	0,1	1	1	1	1

Окончание таблицы 3.8

№	Признак	Форель	Сима	Кижуч	Чавыча	Кета	Иерка	Горбуша
21a	Осенний (с октября) нерест отсутствует	0,9	0,9	0	0	0	0	0,9
21б	имеется	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1
22a	Величина нерестового ареала сравнительно мала	1	1	0,5	0,5	0	0,5	0
22б	велика	0	0	0,5	0,5	1	0,5	1
23a	Нерест в озерах отсутствует	1	1	1	1	0,9	0	1
23б	имеется	0	0	0	0	0,1	1	0
24a	Икра закладывается на выходе грунтовых вод	0,5	0,5	1	0,5	0,5	1	0
24б	на подрусовом потоке	0,5	0,5	0	0,5	0,5	0	1
25a	Длительность инкубационного периода обычно менее 500 градусо-дней	1	1	1	0,7	0,5	0	0
25б	более 600 градусо-дней	0	0	0	0,3	0,5	1	1
26a	Число возрастных групп производителей не более 3	0,5	0,5	0,5	0	0,5	0	1
26б	более 12	0,5	0,05	0,5	1	0,5	1	0
27a	Существование с пресноводной третицной ихтиофауной отсутствует	1	0	1	0,5	0	1	0
27б	имеется	0	1	0	0,5	1	0	1

Примечание. Промежуточные состояния признаков характеризовали дробными значениями частот.

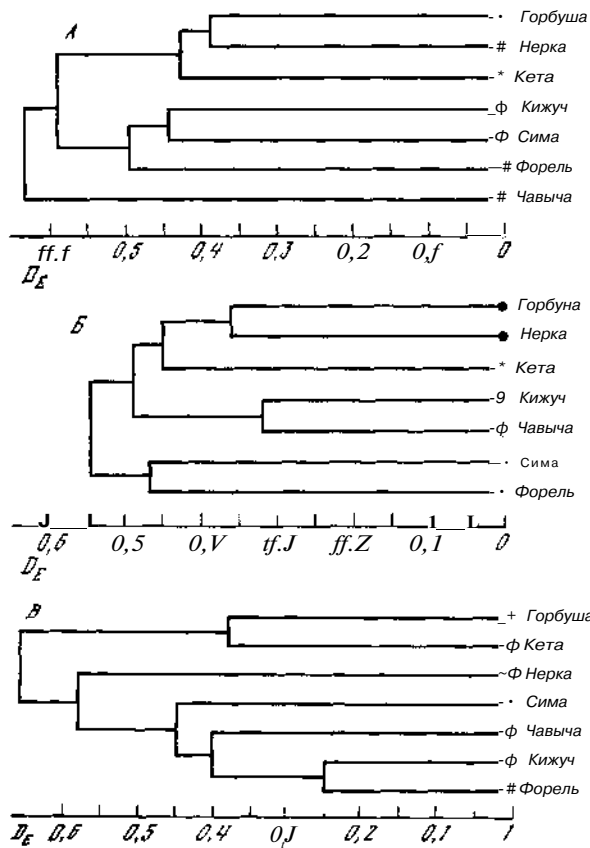


Рис. 3.2Д. Фнлограмма ввдо^в тихоокеанских чососей

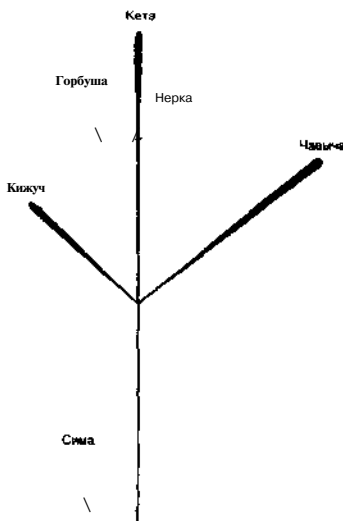


Рис. 3.22. Кластеры видов тихоокеанских лососей и форелей по морфологическим (А), молекулярным (Б) и экологическим (В) системам маркеров

Таблица 3.9. Оценки многомерных парных различий ($\times 10^{-1}$) тихоокеанских лососей и форелей по комплексам морфологических (А), биохимических (Б) и экологических (В) признаков

Матрица А

1. Горбуша	0						
2. Кета	424	0					
3. Нерка	391	431	0				
4. Кижуч	508	556	530	0			
5. Чавыча	659	656	685	<i>lib</i>	0		
6. Сима	560	619	617	442	572	0	
7. Форель	604	659	646	536	642	452	0
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.

Матрица Б

1. Горбуша	0						
2. Кета	462	0					
3. Нерка	378	438	0				
4. Киж\ч	508	484	506	0			
5. Чавыча	541	450	495	321	0		
6. Сима	554	588	568	558	552	0	
7. Форель	573	568	534	<i>ill</i>	475	471	0
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.

Матрица В

1. Горбуша	0						
2. Кета	376	0					
3. Нерка	648	562	0				
4. Кижуч	744	652	579	0			
Л. Чавыча	682	535	562	378	0		
6. Сима	680	642	573	443	487	0	
7. Форель	777	705	620	253	429	420	0
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.

ФИЛОГЕНЕЗ И ОСНОВЫ КЛАССИФИКАЦИИ ВИДОВ ГОЛЬЦОВ

Гольцы рода *Salvelinus* (или подрода *Salvelinus*, если принять систему "больших родов") входит в состав подсем. *Salmoninae*. В отличие от тихоокеанских лососей, гольцы гораздо более тесно связаны с пресной водой: проходные экотипы нагуливаются в прибрежье морей, а многие виды представлены исключительно или преимущественно пресноводными формами (Balon, 1980; Kawanabe et al., 1989). На юге граница нерестового ареала гольцов проходит по водоемам Британских островов, Аппалачских гор. Калифорнии, о-ва Хонсю, п-ова Корея, Баргузинского хребта, Анабарского плоскогорья, плато Путорана, Сибирских увалов. Полярного Урала. Большеземельской тундры, Кольского полуострова, Карелии, Скандинавии, северная граница - по рекам и озерам Исландии. Гренландии, островов канадской Арктики, Аляски. Чукотки, Новосибирских островов, Таймыра. Новой Земли, Шпицбергена. У одних видов гольцов нерестовые популяции состоят из нескольких экотипов. Так, американская паляя *S. tontmahs* может объединять в рамках единой популяции проходные формы, мигрирующие на нагул из реки в море, эстуарий или озеро, а также жилые (туводные) формы, представленные как карликовыми, так и нормального размера производителями (Power, 1980). Другие виды гольцов, например, озерная паляя *S. namaycush*. могут быть представлены лишь одним озерным экотипом (Maitin. Oliver. 1980).

Гольцы отличаются от других лососевых рыб циркумполярным и значительно широтным (от 82 до 31° с.ш.) распространением, значительным фенотипическим разнообразием, обилием видов и внутривидовых форм, лабильной адаптивной стратегией, которая позволила им освоить большинство пресноводных (от высокогорных озер до эстуариев) и морских бассейнов Голарктики. Перечисленные уникальные особенности выдвигают гольцов на одно из первых мест среди модельных объектов для исследования закономерностей возникновения и эволюции арктической фауны, факторов и механизмов формо- и видообразования, критериев вида, становления адаптации к экстремальным условиям среды, а также для апробации различных методов филогенетики и систематики

Достаточно велико, хотя и не оценено по достоинству в России, хозяйственное значение гольцов, которые являются доминирующими *и* проходных лососевых рыб на протяжении 20 000 миль побережья арктических морей. В арктических пресноводных системах гольцы вместе с сиговыми составляют до 95% всех рыб по биомассе (Johnson. 1976) В Восточной Сибири и на Чукотке известны озера, где гольцы

формируют всю структуру ихтиоценоза (Сиделев, 1976; Викторовский и др., 1981). В водоемах Северо-Востока Азии взрослые гольцы достигают весьма значительных размеров (масса тела до 20 кг, в среднем 1,5-2 кг) и превосходят по гастрономическим качествам большинство других видов рыб. Во многих реках севера этого региона гольцы по численности преобладают над тихоокеанскими лососями. Однако ежегодный промысловый вылов гольцов в нашей стране не превышает в настоящее время 2 тыс. т, хотя известно, что в середине 50-х годов только на Западной Камчатке ежегодно добывали до 9 тыс. т мальмы. По экспертным оценкам, ежегодный вылов гольцов на Дальнем Востоке может составить 25-30 тыс. т, что является существенным резервом нашего лососевого хозяйства. Весьма велики возможности гольцов как объектов акклиматизации и аквакультуры (Scolt, Crossman, 1973; Шевцова, 1987), а также спортивного и местного рыболовства как основы существования национальных меньшинств Севера (MacCrimon, Gots, 1980). Кроме того, гольцы могут быть использованы как универсальные организмы-мониторы состояния и динамики арктических водных биогеоценозов. Действительно, популяции большинства видов гольцов представляют собой многокомпонентные системы, включающие проходные - морские и пресноводные формы. Эти особенности позволяют гольцам в рамках одной популяции осваивать биотопы и трофические ниши, которые недоступны для других, более специализированных групп лососевых, а также быстро реагировать на обычные периодические и резкие катастрофические изменения среды.

Несомненно, необходимым условием успешной разработки проблем как эволюционной биологии, так и рационального хозяйственного использования гольцов является создание их естественной системы. Между тем, до сих пор нет единого, или хотя бы сходного, мнения в ключевых вопросах систематики и филогенеза гольцов (Глубоковский, 1983а. 1988, Савваитова, 1985, 1988, 1989; Черешнев и др., 1989).

4.1. Проблемы систематики и филогении гольцов Голарктики

Гольцы издавна считаются сложной в таксономическом отношении группой рыб, что связано с рядом объективных обстоятельств. Во-первых, огромный ареал рода *Salvelinus*, который находится главным образом в северных малообжитых районах, затрудняет сбор достаточно полного материала. Во-вторых, сложная, многокомпонентная структура нерестовой популяции очень редко позволяет провести полноценные наблюдения за репродуктивным поведением гольцов, что заставляет использовать в большинстве случаев косвенные приемы оценки степени репродуктивной обособленности форм. Во-третьих, для оценок репродуктивной обособленности и, следовательно, суждений о видовой самостоятельности форм у гольцов оказалось сравнительно мало стабильных на уровне локального стада или вида, т.е. пригодных для Диагностики, фенотипических признаков. По мнению Раунсефела (Rounsefell, 1962), сравнительно большое внутривидовое морфологи-

ческое разнообразие гольцов вызвано несколькими причинами: 1) значительной растянутостью морфогенеза, которая сопровождается разновременным половым созреванием (наличие карликовых и крупных производителей), 2) присутствием в рамках генетически единого локального стада нескольких морфологически различных экотипов (озерных, речных, морских), 3) наличием в границах одного вида гольцов множества генетически обособленных локальных стад, фенотипический облик которых бывает весьма различным.

Перечисленные объективные трудности в изучении систематики гольцов уже с середины прошлого века разделили ихтиологов на две группы. Одни исследователи считали, что род *Salvelinus* включает большое число видов, объем которых часто весьма невелик (Gunther, 1866; Regan, 1914; Kendall, 1914; Jordan et al., 1930; Берг, 1948). В результате, к середине нашего века было описано более 60 видов гольцов. Другие, напротив, полагали, что род *Salvelinus* состоит из немногих видов сравнительно большого объема (Yarrell, 1836; Seeley, 1886; Vaikov, 1927; Суворов, 1929; Dymond, 1932: и др.).

Взгляды современных ихтиологов на видовой состав рода *Salvelinus* также весьма различаются. В последней ревизии фауны пресноводных рыб, проведенной Л.С. Бергом (1948, 1949) для водоемов СССР, было указано 12 видов гольцов: арктический голец *S. alpinus* (L.), паляя *S. lepechini* (Gmelin), есеейская паляя *S. tolmachoffi* Berg, голец Черского *S. czerskii* Drjagin, боганидская паляя *S. boganidae* Berg, голец Дрягина *S. driagini* Logashev, якутский голец *S. jaculticus* Borisov, мальма *S. malma* (Walbaum), нейва *S. neiva* Taranetz, кунджа *S. leucomaenis* (Pallas), чукотский голец *S. andriashevi* Berg, таймырский голец *S. taimyricus* Michin. Большинство перечисленных видов (за исключением арктического гольца, мальмы и кунджи) представлены туводными экотипами. Для диагностики видов Л.С. Берг использовал меристические и экстерьерные признаки, отмечая при этом, что систематика пресноводных гольцов "еще более трудна и запутана, чем у сигов, и нижеследующий обзор является лишь предварительным наброском" (Берг, 1948, с. 273). Позднее, при анализе экстерьерных и краниологических признаков гольцов, из водоемов Дальнего Востока было описано еще 5 видов: голец Таранца *S. taranetzi* Kaganovsky, белый голец *S. albus* Glubokovsky, длинноголовый голец *S. kronocius* Victorovsky, малоротая паляя *S. elgiticus* Victorovsky et Glubokovsky, голец Леванидова *S. levanidovi* Chereshev, Scopetz, Gudkov (Кагановский, 1955; Глубоковский, 1977; Викторовский, 1978; Викторовский и др., 1981; Черешнев и др., 1989). Среди этих видов голец Таранца, белый голец и голец Леванидова имеют проходные-морские экотипы. По нашему мнению (Глубоковский, 1983), основанному на анализе краниологических особенностей и ареалов гольцов Палеарктики, в ранг самостоятельных видов должны быть возведены также две внутривидовые формы мальмы - *S. malma schmidtii* Victorovsky и *S. malma morpha curilus* (Pallas). Кроме того, в качестве самостоятельного вида следует рассматривать пока не описанного эндемичного гольца из оз. Дальнее на Камчатке (Глубоковский и др., 1979). Последний вид мы

предполагаем при описании назвать *S. krogiusae* — в честь известного советского ихтиолога и исследователя Камчатки Ф.В. Крогиус. Вместе с тем мы согласны с выводами ряда исследователей (Колюшев. 1971; Васильева. 1981; Зелинский и др., 1983), что палия *S. lepechini* из водоемов Северо-Запада России конспецифична арктическому гольцу. Заметим также, что вследствие слабой изученности видовой статус есеейской палии, гольца Дрягина, якутского и чукотского гольцов можно принять лишь провизорно.

В водоемах Европы, кроме арктического гольца, в качестве самостоятельных видов рассматривают *S. salvelinus* (L.) и *S. stagnalis* (Fabricius) (Andersson, 1942; Brenner, 1980; Nyman et al., 1981). На Японских островах, кроме мальмы и кунджи, еще недавно выделяли три эндемичных вида гольцов: *S. imbrius* Jordan et McGregor. *S. japonicus* Oshima. *S. pluvius* (Hildendorfer) (Inamura, Nakamura, 1962; Nakamura, 1963). Однако позже Кавендер (Cavender, 1980), детально изучив экстерьерные, меристические и краниологические признаки гольцов, признал самостоятельность лишь *S. pluvius*. В последней ревизии рыб Японии все три названных вида рассматривают уже в качестве внутривидовых форм кунджи (Masuda et al., 1984). Современные ихтиологи отмечают для Японского архипелага лишь два вида гольцов — кунджу и мальму (Kawanabe, 1989). В Северной Америке, кроме общих с Евразией мальмы и арктического гольца, самостоятельными видами считают трех региональных эндемиков: американскую палию *S. fontinalis* (Mitchill), *S. confluentus* (Suckley) и озерную палию *S. namaycush* (Walbaum) (Cavender, 1978; 1980; Behnke, 1980). Среди американских эндемиков только *S. fontinalis* имеет проходной-морской экотип.

Таким образом, в настоящее время в Голарктике насчитывают 24 самостоятельных вида гольцов, из которых 8 имеют в составе своих популяций проходной-морской экотип, а остальные представлены лишь пресноводными формами. Р. Бенке (Behnke, 1968, 1972, 1980) предлагает разделить гольцов на три подрода: *Salvelinus*, *Baione*, *Cristivomer*, из которых два последних — монотипические (их типовые виды — американская и озерная палии соответственно).

Существенно отличной точки зрения на видовой состав рода *Salvelinus* придерживаются К.А. Савваитова и ее коллеги, которые считают, что можно уверенно говорить о самостоятельности лишь четырех видов: американской палии, озерной палии, кунджи и арктического гольца. Последний вид, по мнению этих исследователей, объединяет все другие описанные ранее виды гольцов и представляет собой в целом популяционную систему самого высокого иерархического Уровня *S. alpinus* complex — надвид и сингамеон одновременно (Савваитова, 1961В, 1969, 1976, 1979, 1981, 1982, 1989; Савваитова и др., 1977; Савваитова, Волобуев, 1978; Васильева, 1980б,в; Васильев, 1985). В рамках *S. alpinus sensu lato* К.А. Савваитова (1982) предлагает с позиций популяционно-биологической концепции вида разделить все локальные популяции гольцов на 3 морфотипа, которые сопоставимы, по мнению этого исследователя, со "стволами" или "большими расами"

гоминид: *infrasp. alpinoides*, *infrasp. aictoides*, *infrasp. malmoides*. Указанные морфотипы предлагают выделять по средним значениям наиболее часто используемых диагностических признаков - числу жаберных* тычинок и пилорических придатков (Савваитова, Волобуев. 1978) Гольцы каждого морфотипа встречаются повсеместно, но доминируют в определенных участках ареала - альпиноидный преобладает в Европе, мальмоидный - в бассейне Тихого океана, высокоарктический - на арктическом побережье Сибири и Северной Америки, а также в некоторых водоемах Камчатки и охотоморского побережья материка. Подчеркивают, что "популяции гольцов одного морфотипа могут иметь разное происхождение и возраст, их предки могут быть гольцы того же или другого морфотипов, причем независимо от происхождения их окончательный фенотип бывает сходен" (Савваитова, 1982, с. 18) Внутри каждого морфотипа может быть выделено 4 экотипа' *morpha lacustris*, *moirpha fluviatilis*, *morpha profundus*, *moirpha migratorius*, которые также возникают независимо друг от друга по всему ареалу

По мнению К.А. Савваитовой (1989), если оставаться на позициях таксономической концепции вида, то некоторые пресноводные формы гольцов, рассматриваемые в рамках *S. alpinus complex* - нейва, малоротая палия, гольцы из озер Дальнее и Начикинское на Камчатке, хищная и бентосоядная формы гольцов оз. Азабачьево, каменный голец из р. Камчатки, глубоководный голец и черная палия из озер Таймыра, гольцы Забайкалья, а также ряд форм гольцов Северной Америки - значительно отличаются друг от друга по комплексу разнообразных признаков, достигли репродуктивной изоляции и потому могли бы быть формально выделены как самостоятельные виды. Однако масштабы дифференциации перечисленных форм гольцов, согласно К.А. Савваитовой, значительно ниже, чем масштабы дивергенции кунджи, американской и озерной палий. Кроме того, нет доказательств необратимости фенотипической дифференциации этих форм гольцов. Поэтому, как считает К.А. Савваитова, названные локальные группировки гольцов предпочтительнее оставить в составе полиморфного вида *S. alpinus sensu lato*.

Основные разногласия ихтиологов в последние десятилетия заключались в признании или непризнании видовой самостоятельности тихоокеанской мальмы *S. malma* относительно арктического гольца *S. alpinus*. Важными диагностическими признаками, которые разграничивают названные виды гольцов, Л.С. Берг (1948) считал размеры верхней челюсти, число жаберных тычинок и пилорических придатков, величину и количество пятен на боках тела. Граница ареалов мальмы и арктического гольца, согласно Л.С. Бергу, проходит по Берингову проливу. В.В. Барсуков (1960) и К.А. Савваитова (1961а,в) изучили изменчивость перечисленных признаков у берингоморских и камчатских гольцов, которых, вслед за Л.С. Бергом, считали мальмой. а также гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря, отнесенных ими к *S. alpinus*, и пришли к выводу, что эти признаки не пригодны для диагностики данных видов, а также к заключению о конспцифичности

мальмы и арктического гольца. Однако ранее было показано, что мальма и арктический голец географически не замещают друг друга: их популяции симпатричны на Аляске (DeLacy, Morton, 1943). Это свидетельствует о несостоятельности географического критерия для идентификации популяций мальмы и арктического гольца, с чем согласился Л.С. Берг (1948. С. 465). Позже было установлено, что ареалы этих видов значительно перекрываются в восточном секторе Арктики и Северной Пацифике (Mc Phail. 1961; Черешнев, 1978, 1982; Глубоковский и др., 1979)

Проведенные исследования показали, что В.В. Барсуков и К.А. Савваитова на Чукотке и Камчатке принимали за один вид смесь из нескольких самостоятельных видов гольцов, принадлежащих разным филетическим линиям - *S. alpinus*, *S. taranetzi*, *S. malma*, *S. albus* (Глубоковский, Буторина. 1978; Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Черешнев, 1981) Кариологические и генетическо-биохимические исследования также свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности азиатской мальмы (Викторовский, 1975, 1978; Омельченко, 1975; Картавцев и др., 1983) Поэтому вывод о конспецифичности мальмы и арктического гольца в Евразии представляется нам сомнительным. Заметим, что современные американские и канадские ихтиологи единодушно признают видовую самостоятельность мальмы в Северной Америке (McPhail, Lindsey, 1970; Behnke, 1972, 1980, 1989. Scott. Crossman. 1973; Hart, 1973, Cavendei, 1980; Me Cart, 1980; Morrow, 1980. Hartley, 1987; Cavender. Kimura, 1989, Phillips et al., 1989)

Взгляды исследователей на филогенез гольцов также весьма разнятся. Многие ихтиологи придерживались мнения о ранней дивергенции озерной палии *S. nanauscush* и предка всех остальных видов гольцов, указывая на их значительные морфологические отличия и предлагая на этом основании выделить озерную палию в самостоятельный род *Cristivomer* (Gill, 1894; Berg, 1908; Kendall, 1919; Vladykov, 1954; Jordan, 1963, Rounsefell, 1966). К. Линдси (Lindsey, 1964) высказал гипотезу о близком родстве озерной палии и сибирского тайменя *Nucho taimen*, опираясь на их сходство в окраске и числе пилорических придатков, а также анализируя особенности их распространения. Идею К. Линдси о "промежуточном" между тайменями и гольцами филогенетическом положении озерной палии поддержал О.Ф. Гриценко (1975). С другой стороны, В. Мортон и Р. Миллер (Morton, Miller, 1954), изучив изменчивость диагностических признаков гольцов, в частности, особенности строения сошника, не согласились с представлениями об обособленном положении и раннем филогенетическом отделении от других гольцов озерной палии. Еще ранее К. Риген (Regan. 1914), рассматривая краниологические и экстерьерные признаки гольцов, усомнился в родовой самостоятельности как *Cristivomer*, так и *Ваюпе*, предлагая рассматривать этих гольцов в рамках рода *Salvelinus* и указывая, что американская палия имеет переходные черты между арктическим гольцом и озерной палией.

Ряд исследователей на основе изучения традиционных диагностических признаков предполагают, что гольцы имеют три рано

дивергировавшие филетические линии, которым можно придать статус подродов - *Salvelinus*, *Baione*. *Cristivomer* (Wilimovsky, 1958; Behnke, 1968, 1972, 1980, 1989; Nyman, 1989). Р. Бенке уточняет, что ствол подрода *Salvelinus* позже дивергировал на два филума, один из которых дал кунджу, *S. confluentus* и белого гольца, а другой - мальму и арктического гольца (Behnke, 1989). К. А. Савваитова и ее коллеги признают раннее (в плиоцене) обособление четырех стволов: американской палии, арктического гольца, озерной палии и кунджи, предполагая, что дифференциация форм внутри *S. alpinus complex* произошла много позже - в голоцене (Савваитова, 1969, 1982, 1989; Савваитова, Волобуев, 1978). Т. Кавендер (Cavender, 1980; Cavender, Kimura, 1979), исследовав некоторые экстрактерные, краниологические и кариологические особенности гольцов Северной Пацифики, также пришел к выводам о наиболее раннем возникновении американской и озерной палий, более позднем формировании ствола общего предка кунджи и американского эндемика *S. confluentus* и еще более поздней дивергенции мальмы и американского арктического гольца (последнему виду в Азии соответствует голец Таранца).

Р.М. Викторовский (1975, 1976, 1978), изучив хромосомные наборы гольцов Дальнего Востока, Скандинавии и Северной Америки, обнаружил пару субметацентрических хромосом, маркирующих общность происхождения кунджи. различных форм мальмы и эндемиков оз. Кроноцкого на Камчатке, т.е. гольцов из бассейна Тихого океана. На этом основании Р.М. Викторовский предложил гипотезу, согласно которой гольцы эволюционировали двумя рано разделившимися филетическими линиями - тихоокеанской и аркто-атлантической. Последовательность возникновения форм гольцов внутри тихоокеанской группы, согласно Р.М. Викторовскому, была следующей: кунджа, южная мальма *S. malma curilus*, длинноголовый голец, голец Шмидта, белый голец, мальма. В аркто-атлантической группе видов наиболее рано обособились озерная и американская палии, позже арктический голец Скандинавии. Впоследствии эту точку зрения оспаривал В.П. Васильев (1985), который отметил, что маркерные хромосомы, сходные с таковыми тихоокеанской группы гольцов, можно также наблюдать у американской палии и кумжи *Salmo trutta*, что указывает на единство происхождения всех гольцов. Если же маркерные хромосомы отсутствуют у каких-либо форм гольцов, то это следует рассматривать как вторичное явление. Однако более поздние исследования подтвердили существование маркерной группы субметацентрических хромосом у всех гольцов Тихого океана, включая *S. confluentus* (Cavender, Kimura, 1989). С другой стороны, изучение особенностей локализации в хромосомах ядрышкового организатора выявили несколько другую картину филогенеза гольцов: наиболее архаичными по этим признакам являются кунджа и *S. confluentus*, американская и озерная палии представляют собой специализированную ветвь, а мальма и североамериканский арктический голец - наиболее продвинутые формы (Phillips et al., 1989).

Наши исследования краниологической дифференциации гольцов Голарктики подтвердили ключевые положения филогенетической гипотезы

тезы Р.М. Викторовского и позволили существенно уточнить представления о родственных связях гольцов (Глубоковский, 1976, 1977в, 1978, 1983; Вчкторовский, Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979; Глубоковский. Черешнев, 1981, 1982). В частности, было сделано заключение об архаичности озерной и малоротой палии, арктического гольца и филогенетической продвинутости ряда представителей тихоокеанской группы видов - длинноголового гольца, мальмы, гольца Шмидта и белого гольца.

4.2. Гольцы в районах симпатрии

Одним из районов симпатрии гольцов является бассейн р. Камчатки - наиболее крупный водоток п-ова Камчатка.

Для более полного понимания проблемы кратко рассмотрим историю изучения гольцов р. Камчатки. Еще в начале века Н.В. Слюнин (1900) писал, что местные жители различают на Камчатке 5 форм гольцов: белых, каменных, озерных, гольчиков и лошетинцев (осетинцев). Заметим, что в настоящее время рыбаки насчитывают в р. Камчатке две формы проходного гольца (раннюю, с пиком хода в мае-начале июня, и позднюю, рунный ход которой приходится на июль), а также 4-5 форм жилых гольцов (каменный, озерно-речной, озерный, речной, лагунный). Как следует из названий, главными критериями народной классификации гольцов служат приметные черты экстерьера, либо характерные биотопы рыб.

Согласно Л.С. Бергу (1932, 1948), в бассейне р. Камчатки обитают два вида гольцов - мальма *Salvelinus malma* (Walbaum) и кунджа *S. leucomaenis* (Pallas). В 1933 г. А.Я. Таранец описал ушковского гольца *Salvelinus malma* *infrasp. kuznetzovi* - жилую форму мальмы р. Камчатки, отличающейся от типичной тупым рылом, удлинненными парными плавниками, а также слабо выраженными в брачном наряде крюком и вырезкой на челюстях (Таранец, 1933, 1936). Типовая локальность данного гольца - оз. Ушки, в 200 км выше устья р. Камчатки. По данным Ф.В. Крогиус и соавт. (1935), для ушковского гольца, кроме перечисленных признаков, характерны более темная окраска в брачном наряде, длина тела (АС) 20-49 см (наичаще 32-34 см), питание личинками комаров и других водных насекомых, моллюсками.

Существенный вклад в изучение камчатских гольцов внесла К.А. Савваитова и ее коллеги. Были исследованы миграции, особенности питания и паразитофауна внутривидовых биологических форм мальмы (Савваитова, 1961б; Савваитова, Решетников, 1961; Коновалов, Савваитова, 1963; Кохменко, 1970; Савваитова, Кохменко, 1971) возрастная изменчивость некоторых диагностических признаков и характер роста рыб (Савваитова, 1962, 1963), экстерьерные и анатомические особенности (Савваитова, 1961в, 1970, 1973; Решетников, Савваитова, 1962; Веригина, Савваитова, 1974), описаны карликовая ручьевая форма и каменный голец из бассейна р. Камчатки (Савваитова, Романов, 1969; Савваитова, Максимов, 1970). Были изучены иммунохимия, кариология и проведена гибридизация ДНК камчатских

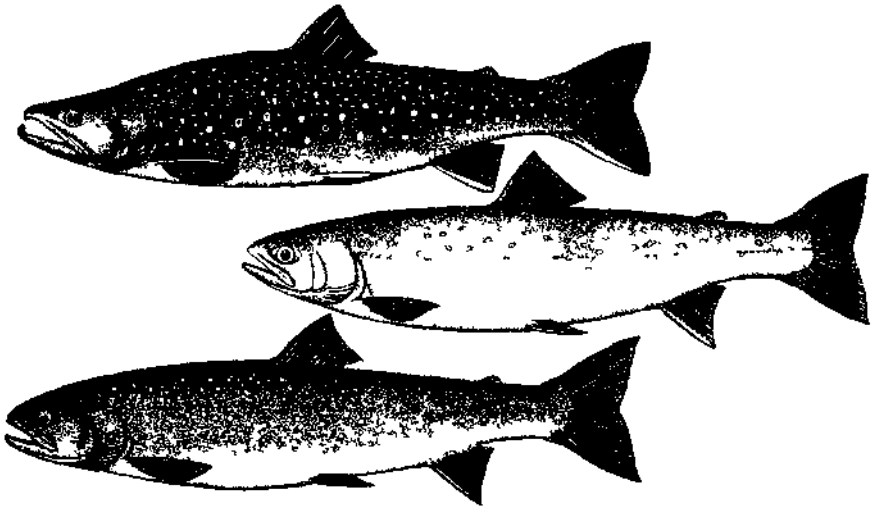
гольцов (Захарова и др., 1971; Васильев, Савваитова, 1972; Васильев, 1975; Савваитова и др., 1977). В результате этих работ были сделаны следующие основные выводы по гольцам бассейна р. Камчатки:

1. В бассейне обитают два вида гольцов - кунджа и мальма, последняя конспецифична арктическому гольцу *Salvelinus alpinus* (L.)
2. Мальма, точнее по новым взглядам, арктический голец *S. alpinus sensu lato* (Савваитова, 1961в), дифференцируется в бассейне реки на 8 экологически хорошо различимых форм - проходную, озерно-речную, речную, хищную, речную бентосоядную, озерную, хищную, озерную бентосоядную, ручьевую и каменную.
3. Морфологически однородная проходная форма является исходной, давшей начало всем остальным формам жилых гольцов, которые находятся на разных стадиях эволюционного обособления от проходной формы и морфологически плохо различимы.
4. Наиболее обособленные формы - озерный хищник и озерный бентофаг из бассейна оз. Азабачьего, а также каменный голец, возможно достигли статуса видов-двоиников, но поскольку надежных морфологических отличий названных форм не обнаружено, их следует рассматривать как группы не таксономического ранга и называть *S. alpinus complex*, имея в виду сложность отношений между формами в рамках полиморфного вида.

Позже для уточнения систематического положения камчатских гольцов был использован сравнительный краниологический анализ, который привел нас к существенно другим выводам (Глубоковский, 1977а-в). Во-первых, было показано, что тихоокеанская, в частности камчатская, мальма не является конспецифичной арктическому гольцу, как предполагала К.А. Савваитова. Во-вторых, взрослая (АС более 25-10 см) проходная мальма р. Камчатки оказалась морфологически гетерогенной, распадающейся на две хорошо дифференцируемые формы. Жилые экологические формы гольцов этого бассейна по краниологическим признакам также разделились на два обособленных фенона. В-третьих, было установлено, что в целом взрослая мальма бассейна р. Камчатки распадается на две хорошо различимые морфологические группы, каждая из которых включает как проходные, так и жилые экологические формы гольцов. Идентификация молодежи гольцов машого размера (АС менее 25-10 см) на основе краниологических признаков оказалась невозможной, что обусловлено значительной генерализованностью структур черепа у молодежи и карликовых производителей. В-четвертых, представители одной морфологической группы жилых гольцов питались в основном бентосом, тогда как взрослые гольцы другой группы занимали трофическую нишу неспециализированного хищника. Разделение трофических ниш этих группировок гольцов оказалось более рельефным осенью, чем весной, в период массового ската молодежи тихоокеанских лососей. Иными словами, соответствие морфологической и трофической дифференциации жилых гольцов р. Камчатки является неполным, что подтвердило также и изучение паразитов - экологических индикаторов (Буторина и др., 1980).



Рис 4.1 Кунджа из бассейна р Камчатки



Рж. 4 2 Мальма из бассейна р Камчатки

Сверх) ВНП проходной самец в брачном наряде проходная самка-серебрянка туводная самка

Поскольку масштабы краниологических различий двух фенонов камчатской мальмы оказались сопоставимыми с их отличиями от кунджи, было сделано заключение, что в бассейне р Камчатки, кроме кунджи, обитают два самостоятельных вида гольцов один идентифицирован с мальмой *S. malma*, другой описан как новый вид - белый голец *Salvelinus dlbus* (Глубоковский, 19776) Кроме краниальной морфологии, перечисленные виды гольцов различаются, хотя и не столь рельефно как некоторыми экстерьерными (рис 4 1-4 3), так и экологическими особенностями В частности, проходная мальма в массе заходит в реку в июле жилая мальма питается в пресной воде преимущественно бентосом Проходной белый голец мигрирует из моря в реку в основном в мае, трофическая ниша в пресной воде - неспециализированный хищник Кунджа представлена главным образом проходной формой, нагуливающейся в эстуарии, хотя в верхнем и

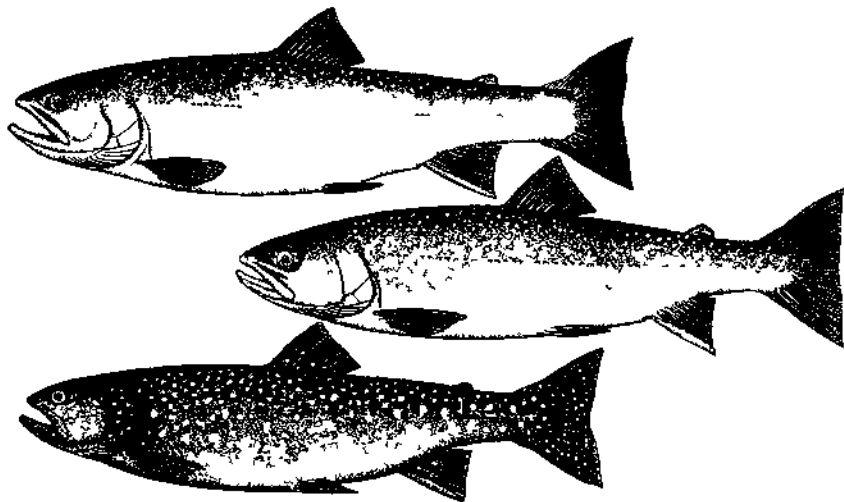


Рис. 4.3. Белый голец из бассейна р Камчатки

Сверху вниз проходная самка серебрянка туводная самка каменный голец

среднем течении р Камчатки известны жилые группировки этого вида (Коновалов, 1971 с 82). по характеру питания кунджа - речной хищник. Внутривидовые экологические формы белого гольца (озерная, озерно-речная и речная хищная, каменная), а также мальмы (озерная, озерно-речная и речная бентосоядные, ручьевая), видимо, в большинстве случаев не представляют собой генетически обособленные и самостоятельно эволюционирующие популяции, но объединены потоками генов в рамках популяционных систем соответствующих видов (Глубоковский, 1980)

В конце 70-х годов Е Д Медведева-Васильева предприняла попытку ревизии наших выводов о родственных связях и систематике гольцов бассейна р Камчатки. Автор по оригинальной методике изучила краниологические особенности проходных и жилых гольцов данной локальности и пришла к следующим выводам (Медведева-Васильева, 1978а, 1979, 1980б, в, Медведева, 1980)

- 1) проходная мальма р Камчатки морфологически не может быть дифференцирована на обособленные таксономические группы,
- 2) различные экологические формы (бентофаги и хищники) жилых гольцов этого бассейна морфологически сходны друг с другом и близки к местному проходному гольцу,
- 3) краниологические отличия кунджи более стабильны, чем разных форм мальмы, но также не абсолютны - по остеологическим признакам может быть идентифицировано лишь около 95% особей данного вида,

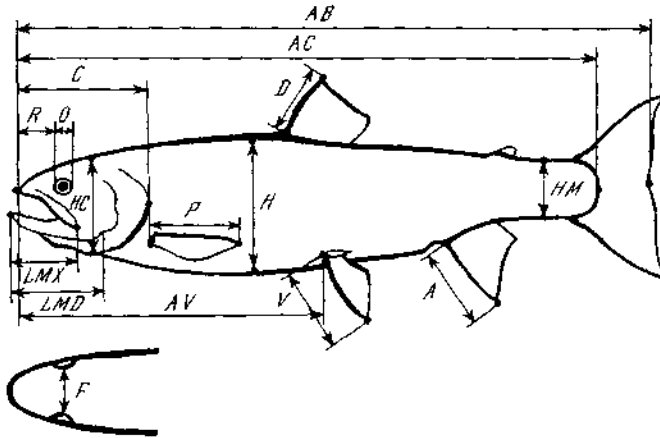


Рис. 4.4. Схема промеров экстерьерных признаков у гольцов р Камчатки

AB - общая длина тела *AC* - длина тела по Смитту *AV* - антевентральное расстояние *A* - высота анального плавника *C* - длина головы *D* - высота спинного плавника *G* - ширина жаба *H* - максимальная высота тела *HC* - высота головы у затылка *HM* - высота хвостового стебля *LMD* - длина нижней челюсти *LMX* - длина верхней челюсти *O* - диаметр глаза *F* - длина брюшного плавника *Я* - длина рыла *V* - длина грудного плавника

4) дивергенция гольцов по особенностям строения черепа незначительна и сопровождается большой внутригрупповой изменчивостью, обусловленной экологическими факторами, пропорции черепа не имеют значения при диагностике видов подрода *Salvelinus*

Опираясь на эти результаты Е.Д. Медведева-Васильева высказала мнение, что выделение белого гольца в самостоятельный вид неправомерно, и присоединилась к точке зрения К.А. Савваитовой, что в бассейне р Камчатки обитают только два вида гольцов - кунджа и арктический голец *Salvelinus alpinus sensu lato* (Васильева, 1980). К аналогичным выводам пришла С.Ш. Багирян (1981), изучавшая изменчивость и дифференциацию двух форм жилых гольцов (бентофагов и хищников) по экстерьерным признакам

В статье М.К. Глубоковского и И.А. Чершнева (1982), а также в разделе 4.1, уже критиковались цитированные работы Е.Д. Медведевой-Васильевой за методические ошибки. Тем не менее, с некоторыми критическими замечаниями Е.Д. Медведевой-Васильевой следует согласиться. В наших ранних публикациях недостаточное внимание было уделено анализу морфологической изменчивости различных форм гольцов из бассейна р Камчатки, а также количественным оценкам точности идентификации видов и форм гольцов. Поэтому через 10 лет, после описания белого гольца и выхода наших публикаций было проведено повторное изучение морфологии гольцов р Камчатки. Материал собирали в июне-сентябре 1986-1988 гг. в бассейне оз. Азабачье, р. Радуге и в нижнем течении р Камчатки. Виды *Salvelinus* идентифицировали по экстерьерным особенностям с последующим контролем по краниологическим признакам экологические формы - по

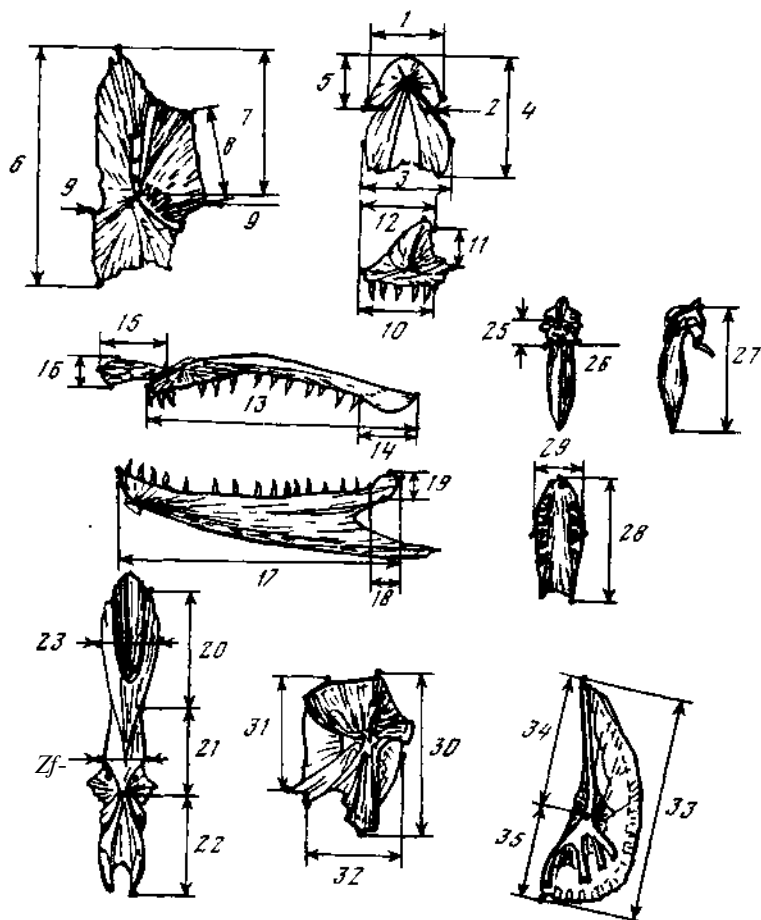


Рис. 4.5. Схема промеров костей черепа у гольцов р. Камчатки

окраске, характеру питания и паразитам - экологическим индикаторам Экстерьерные (морфометрические) признаки измеряли по модифицированной схеме И.Ф. Правдина (рис. 4.4) у 335 экз. крупных (АС более 40 см) гольцов без брачных изменений, из них: мальмы - 121 экз. (проходной - 69, туводной - 52), белого гольца - 166 экз. (проходного - 116, туводного - 50), кунджи (проходной) - 48 экз. Далее, у части этих гольцов измеряли 35 краниологических признаков по оригинальной схеме (рис. 4.5), позволяющей наиболее четко, на наш взгляд, дифференцировать виды. Краниологические особенности изучены у 186 экз. гольцов, среди которых 66 особей мальмы, 72 - белого гольца, 48 - кунджи.

Для нивелирования размерной изменчивости исходные промеры преобразовывали в индексы. Для экстерьерных признаков исполь-

зовали два делителя (см. рис. 4.4): длина тела по Смитту без длины головы ($S = AC - C$) и длину головы C . Эти делители были выбраны для того, чтобы добиться эмпирического распределения морфометрических индексов, которое аппроксимируется нормальной моделью. Анализировали 14 экстерьерных индексов, которые вычисляли по следующим формулам и переводили в проценты (рис 4.4): $AB = AB/S$, $AV = AV/S$, $D = D/S$, $P = P/S$, $V = V/S$, $A = A/S$, $H = H/S$, $HC = HC/C$, $HM = HM/S$, $R = R/C$, $LMX = LMX/C$, $LMD = LMD/C$, $F = F/C$, $O = O/C$.

Краниологические индексы¹ общим числом 40 вычисляли по следующим формулам (см. рис 2): а) индексы супраэтноида: $SE1 = 3/2$, $SE2 = 2/1$, $SE3 = 2/3$, $SE4 = 1/5$, $SE5 = 5/4$, $SE6 = 3/4$, $SE7 = 4/S$,

б) индексы лобных: $FR1 = 7/6$, $FR2 = 9/7$, $FR3 = 8/9$, $FR4 = 8/7$, $FR5 = 6/S$;

б) индексы межчелюстных. $PMX1 = 11/10$, $PMX2 = 12/10$, $PMX3 = 10/S$;

в) индексы верхнечелюстных. $MX1 = 15/13$, $MX2 = 14/13$, $MX3 = 16/15$, $MX4 = 13/S$;

д) индексы нижнечелюстных: $DN1 = 18/17$, $DN2 = 19/18$, $DN3 = 17/S$,

е) индексы парасфеноида: $PS1 = 20/21$, $PS2 = 23/24$, $PS3 = 23/S$, $PS4 = 24/S$, $PS5 = 20/S$, $PS6 = 21/S$;

ж) индексы сошника: $VO1 = 25/26$, $VO2 = 26/27$, $VO3 = 27/S$;

з) индексы язычной кости: $GH1 = 29/28$, $GH2 = 28/S$;

и) индексы подвеса: $HM1 = 31/30$, $HM2 = 32/31$, $HM3 = 32/30$, $HM4 = 30/S$;

к) индексы предкрышки: $PO1 = 34/33$, $PO2 = 35/33$, $PO3 = 33/S$.

Количественную оценку изменчивости и обособленности гольцов по комплексам экстерьерных и краниологических индексов проводили на ЭВМ ЕС 1060 с использованием пакета прикладных программ СОМИ (Пакет ..., 1983). В анализе данных использовали стандартные методы одномерного и многомерного статистических анализов, в том числе следующие: факторный анализ индексов с варимаксным вращением, шаговый дискриминантный анализ, метод канонических переменных (Афифи, Эйзен, 1982).

Статистические оценки экстерьерных индексов видов камчатских гольцов приведены в табл. 4.1, а краниологических индексов - в табл. 4.2. Рассмотрим сначала экстерьерные особенности, поскольку именно они послужили основой для ревизии систематики гольцов р. Камчатки, предпринятой К.А. Савваитовой в начале 60-х годов. Экстерьерные признаки трех видов гольцов подвержены определенной размерной изменчивости. Судя по коэффициентам аллометрии (А), следующие признаки опережают увеличение размеров тела: длина рыла (коэффициент А колеблется от 1,47 у белого гольца до 1,06 у кунджи), высота тела (А от 1,48 у кунджи до 1,10 у мальмы), антевентральное расстояние (А от 1,11 у мальмы до 1,02 у белого

¹ Промер 22 (см. рис. 4.5) использовали как стандартный делитель (S) при вычислении индексов для всех костей череп гольцов.

Таблица 4.1 Средние значения и их стандартные отклонения экстерьерных индексов гольцов р. Камчатки

Индекс	Кунджа		Мальма		Белый	
	М	а	М	а	М	а
AB	128,3	1,6	128,3	3,3	129,0	5,1
AV	60,2	2,5	57,3	3,3	60,0	4,8
D	14,8	1,3	16,2	1,6	16,1	1,4
P	15,5	1,0	17,6	2,1	18,0	1,7
V	13,1	0,9	14,9	1,7	15,1	1,6
A	14,3	1,6	16,0	1,6	16,1	1,3
H	24,8	2,8	23,9	3,0	25,7	3,4
ИМ	9,6	0,7	9,5	0,6	9,7	0,7
HC	65,0	3,6	64,4	5,6	64,9	6,4
R	31,4	1,6	29,9	4,5	30,0	4,4
LMX	54,3	2,0	53,1	3,7	53,7	4,6
LMD	66,4	2,6	63,3	4,1	64,6	4,8
F	34,7	1,4	34,6	2,3	34,6	3,3
O	11,3	1,7	12,5	1,4	11,6	2,0

гольца). Напротив, высота непарных плавников отстает от увеличения размеров тела: анальный плавник (А от 0,55 у кунджи до 0,99 у белого гольца), спинной плавник (А от 0,69 у мальмы до 0,90 у белого гольца). По ряду морфометрических признаков наблюдаются контрасты их роста при сравнении различных видов гольцов. Так, длина грудных и брюшных плавников, высота и длина головы, ширина лба, размеры верхней и нижней челюстей у белого гольца опережают рост длины тела (коэффициенты А равны соответственно: 1,05; 1,09; 1,14; 1,02; 1,11; 1,16; 1,18), тогда как у мальмы - отстают (0,73; 0,79; 0,98; 0,82; 0,86; 0,93; 0,92).

Характер изменчивости экстерьерных индексов также различается у разных видов. Из графика потоков изменчивости (Яблоков, 1987) видно, что коэффициенты вариации морфометрических индексов гольцов колеблются от 1,6 до 17,4% (рис. 4.6). Повышенной изменчивостью, выходящей за пределы "потока", отличаются длина рыла у мальмы и белого гольца, а также диаметр глаза у белого и кунджи: пониженной изменчивостью - признаки ИМ и Н у мальмы и белого гольца. В целом изменчивость морфометрических индексов у кунджи ниже, чем у мальмы и белого гольца.

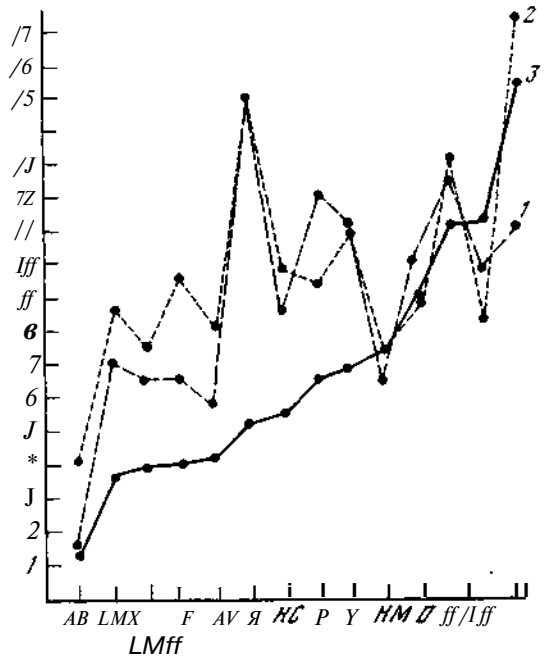
Судя по результатам факторного анализа, морфометрические индексы группируются в несколько независимых факторов (корреляционных плеяд), состав которых специфичен для каждого вида гольцов. Так, у кунджи индексы распадаются на 7 плеяд, аккумулирующих 90% общей дисперсии: (P+D+V), (LMX+LMD+R), (A+ИМ), (AV+AB), (HC+O), (H), (F)¹.

¹ Здесь и далее факторы записаны в порядке уменьшения их собственных значений, последовательность индексов внутри фактора соответствует уменьшению величины факторной нагрузки.

4.6. Потoki изменчи-
ости экстерьерных индексов
у гольцов р. Камчатки

По оси абсцисс - индексы, по оси
ординат - коэффициент вариации
(%)

1 - Мальма
2 - Белый гольц
3 - Кунджа



У мальмы формируются шесть факторов, объясняющих 85% общей дисперсии: (P+D+A+V+AB+HM), (R+LMD+LMX), (O+AV), (H), (HC), (F). У белого гольца извлекаются 7 факторов, накапливающих 86% общей дисперсии: (LMD+LMX+R), (D+AB+P+V), (HM+H), (F+HC), (A), (AV), (O). Можно отметить, что первые два фактора, имеющие наибольшие собственные значения, у всех трех видов гольцов включают индексы плавников, верхней и нижней челюстей, длины рыла. Однако число индексов в первых двух факторах, а также состав других факторов, различны у разных видов.

Сравнение экстерьерных индексов по критерию Стьюдента показало, что между кунджей и мальмой наблюдаются статистически существенные различия по десяти индексам из четырнадцати: AV, D, P, V, A, O, LMD, LMX, H, R, причем первые 7 индексов демонстрируют значимость различий на уровне P более 99,9%. Между кунджей и белым гольцом различия существенны по семи индексам: D, P, V, A, LMD, H, R, причем по первым четырем достоверность различий более 99,9%. Между мальмой и белым гольцом различия существенны по шести признакам: AV, H, O, HM, LMD, P (по первым трем P более 99,9%). Таким образом, центры выборок всех трех видов гольцов высокозначимо различаются по ряду морфометрических индексов.

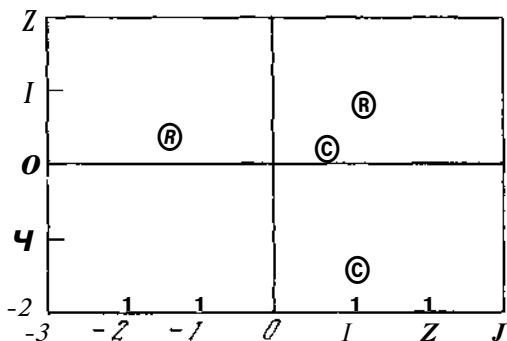
Пошаговый дискриминантный анализ показал, что наилучшими экстерьерными индексами для разделения видов камчатских гольцов служат длина грудных плавников, длина нижней челюсти и антевент-

Таблица 4.2. Средние значения и их стандартные отклонения краниологических индексов гольцов р. Камчатки

Индекс	Кунджа		Мальма		Белый	
	М	σ	М	σ	М	σ
SE 1	1,29	0,10	1,36	0,16	1,21	0,15
SE 2	0,88	0,06	0,93	0,06	0,89	0,08
SE 1	0,68	0,04	0,69	0,07	0,74	0,08
SE4	1,23	0,09	1,13	0,18	1,18	0,18
SE 5	0,44	0,03	0,48	0,09	0,49	0,05
SE 6	0,69	0,04	0,73	0,14	0,67	0,08
SE7	1,09	0,10	0,95	0,14	0,98	0,11
FR 1	0,67	0,01	0,63	0,03	0,65	0,06
FR2	0,72	0,04	0,79	0,07	0,78	0,09
FR 3	0,78	0,07	0,78	0,08	0,78	0,19
FR4	0,56	0,05	0,61	0,08	0,61	0,13
FR5	2,07	0,18	2,00	0,18	1,85	0,19
PMX 1	0,79	0,06	0,71	0,14	0,69	0,12
PMX 2	0,81	0,07	0,79	0,07	0,77	0,10
PMX 3	0,73	0,11	0,65	0,16	0,66	0,12
MX 1	0,25	0,02	0,24	0,02	0,23	0,03
MX 2	0,18	0,03	0,25	0,05	0,24	0,05
MX3	0,29	0,03	0,33	0,05	0,34	0,04
MX 4	2,34	0,33	2,14	0,44	2,14	0,27
DN1	0,16	0,07	0,24	0,04	0,24	0,05
DN2	0,82	0,22	0,45	0,07	0,48	0,07
DN3	2,29	0,29	2,01	0,40	2,36	0,25
PS 1	1,03	0,23	0,95	0,12	0,87	0,16
PS 2	1,19	0,10	1,13	0,14	1,08	0,12
PS 3	0,49	0,04	0,48	0,06	0,48	0,06
PS 4	0,41	0,02	0,43	0,04	0,45	0,04
PS 5	0,85	0,18	0,76	0,11	0,72	0,11
PS 6	0,83	0,07	0,80	0,06	0,84	0,08
VO1	1,17	0,33	1,08	0,27	1,05	0,16
VO2	0,23	0,05	0,23	0,04	0,25	0,05
VO3	1,01	0,16	0,90	0,15	0,84	0,12
GH1	0,46	0,03	0,43	0,08	0,44	0,06
GH2	0,90	0,07	0,85	0,10	0,81	0,06
HM t	0,82	0,06	0,84	0,04	0,83	0,04
HM2	0,67	0,07	0,65	0,03	0,63	0,04
HM 3	0,55	0,03	0,55	0,03	0,52	0,03
HM4	1,41	0,10	1,33	0,10	1,36	0,11
PO 1	0,71	0,06	0,73	0,05	0,68	0,08
PO2	0,36	0,03	0,43	0,03	0,39	0,07
PO3	1,93	0,16	1,61	0,16	1,67	0,15

рис. 4.7. График первых двух канонических переменных гольцов р Камчатки в пространстве экстерьерных индексов

I_ — приходная мальма
 J_ — туводная мальма
 J_ — проходной белый голец
 J_ — туводный белый голец
 J_ — кунджа



ральное расстояние. Заметим, что эти индексы входят в разные корреляционные плеяды и фигурируют среди прочих в списке признаков, по которым три вида гольцов статистически значимо различаются. Однако, несмотря на статистически существенные различия между центрами выборок видов гольцов, их границы в той или иной степени размыты: судя по дискриминантному анализу, точность идентификации кунджи по морфометрическим индексам составляет 91,7%, мальмы - 60,0%, белого гольца - 63,1%. Если мальму и белого гольца подразделить на две формы - проходную и туводную, то точность идентификации этих группировок будет еще ниже: проходная мальма - 65,4%, проходной белый голец - 53,4%, туводный белый голец - 50,0%.

Таким образом, результаты нашего исследования подтверждают вывод С.Ш. Багирян (1981), что экстерьерные индексы не дают надежных критериев для разграничения видов гольцов р. Камчатки. Примечательно, что расположение центров выборок перечисленных форм мальмы и белого гольца, а также кунджи, в плоскости первых двух канонических переменных (рис. 4.7) демонстрирует большую близость проходной мальмы к проходной форме белого гольца, чем к туводной мальме. Последняя форма, а также кунджа занимают в графике обособленное положение. Это заключение подтверждает и сопоставление коэффициентов обобщенного расстояния Махаланобиса между разными формами гольцов р. Камчатки по комплексу экстерьерных индексов (табл. 4.3). Анализ коэффициентов Махаланобиса также показывает, что по морфометрическим индексам таксономические и экологические различия форм мальмы и белого гольца вполне сопоставимы по своим масштабам.

В результате исследования экстерьерных особенностей гольцов р. Камчатки можно выдвинуть две гипотезы о взаимоотношениях их форм:

- 1) белый голец, мальма, а также кунджа представляют собой в большей или меньшей степени взаимосвязанные внутривидовые группировки, но не самостоятельные виды;
- 2) белый голец, мальма и кунджа являются самостоятельными видами, обособленность которых маскируется экологической изменчивостью экстерьерных признаков.

Таблица 4.3. Оценки многомерных парных различий по обобщенному расстоянию Махаланобиса форм гольцов р. Камчатки (выше диагонали- по комплексу экстерьерных индексов, ниже диагонали - по комплексу лучших краниологических индексов)

1 Мальма (прох.)	0	2,650	1,361	2,015	7.634
2 Мальма (тув.)	3.465	0	3,1 '4	1.420	9,849
3. Белый (прох.)	32,916	40,416	0	1.322	8,020
4. Белый (тув.)	40,326	50.755	4.595	0	7.181
5. Кунджа	65.608	66,520	178,162	218,675	0
	1	2.	3.	4.	5.

Первая гипотеза основана на фактах довольно значительного перекрытия границ видов и форм гольцов в многомерном пространстве экстерьерных индексов. В пользу второй гипотезы свидетельствуют, на наш взгляд, два факта: во-первых, в плоскости независимых канонических переменных (см. рис. 4.7) таксономическая дифференциация наблюдается вдоль первой (горизонтальной) оси, а экологическая - вдоль второй (вертикальной) оси. Причем, проходные формы как мальмы, так и белого гольца имеют положительные значения второй канонической переменной, тогда как туводные формы - отрицательные значения. Во-вторых, по результатам дискриминантного анализа точность идентификации проходного и туводного экотипов (каждый из которых объединял как соответствующую форму мальмы, так и белого гольца) составила соответственно 66,9 и 71,8%, т.е. была заметно выше, чем точность идентификации двух видов - мальмы и белого гольца по тому же комплексу экстерьерных индексов (60,0 и 63,1% соответственно). Однако данные аргументы, безусловно, носят косвенный характер. Поэтому для выбора альтернативы из двух гипотез уместно исследовать другой комплекс признаков, который был бы в меньшей мере, чем экстерьерные индексы, подвержен влиянию паратипической изменчивости. Таким набором признаков может служить, по нашему мнению, комплекс из сорока краниологических индексов (см. табл. 4.2).

Характер изменчивости краниологических индексов различен у разных видов гольцов (рис. 4.8). Как видно из графика, коэффициент вариации колеблется от 3,9 до 45,3% т.е. изменчивость краниологических индексов несколько шире по амплитуде, чем экстерьерных. Пределы "потока" изменчивости у мальмы превышают 8 краниологических индексов (SE5, SE6, PMX1, PMX3, MX4, DN3, VO1, GH1). у кунджи - 5 индексов (DN1, DN2, PS1, PS5, VO1). у белого гольца - 4 индекса (SE3, FR3, FR4, PS1). Близкие у всех трех видов значения коэффициента вариации наблюдаются по семи индексам: FR5, PS6, VO2, VO3, NM1, NM3, NM4.

Факторный анализ краниологических индексов показал, что большинство из них группируется в 7 корреляционных плеяд (факторов), которые объясняют 61,4-71,3% общей дисперсии.

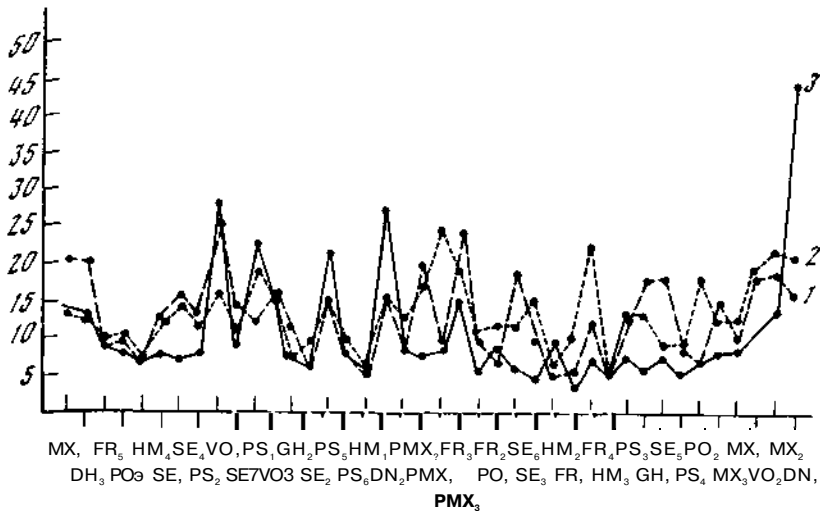


Рис. 4.8. Потоки изменчивости краниологических индексов у гольцов р Камчатки

По оси абсцисс - индексы, по оси ординат - коэффициент вариации (V_c).

1 - малма; 2 - белый гольц, 3 - кунджа

У кунджи это следующие факторы: $(SE7 + PO3 + HM4 + GH2 + MX4 + DN3 + MX2 + PMX3 + PS6 + FR5 + VO1)$, $(DN1 + DN2 + SE3 + PO1 + PO2 + HM2 + HM1)$, $(PS2 + PS1 + PS3 + PS5 + MX1)$, $(MX3 + VO2 + VO3 + FR1)$, $(FR4 + FR3)$, $(SE4 + SE2 + SE1 + SE6)$, $(HM3 + FR2)$.

У малмы: $(GH2 + PS3 + PS5 + SE7 + PS2 + VO3 + DN3 + PS6 + HM4 + PMX3 + MX4 + PMX2 + VO2 + PS1 + DN2 + FR5)$, $(MX1 + MX2 + PS4)$, $(SE6 + VO1 + SE5)$, $(PO1 + PO2 + DN1 + PO3)$, $(FR4 + FR2 + FR1 + HM3)$, $(SE1 + SE3 + SE2 + FR3)$, $(HM2 + MX3 + GH1 + HM1 + PMX1)$.

У белого гольца: $(DN3 + PMX3 + PO3 + MX4 + HM4 + VO3 + GH2 + PS4 + PMX2 + SE7 + PS3 + PS6)$, $(FR4 + SE2 + SE4 + FR3 + SE1)$, $(PS2 + FR1 + SE6)$, $(MX1 + PS5 + PS1 + SE3)$, $(DN1 + DN2 + MX3)$, $(PO2 + PO1)$, $(HM + SE5 + HM2)$.

Краниологические индексы, не вошедшие в приведенные выше списки факторов, формируют одиночные плеяды, которые слабо связаны с данными факторами. Необходимо отметить, что первый фактор, имеющий максимальное собственное значение, у всех трех видов гольцов включает в основном индексы, которые характеризуют относительные размеры костей черепа $(SE7, FR5, PMX3, MX4, DN3, VO3, GH2, HM4, PO3)$. У кунджи третий фактор описывает форму парасфеноида, пятый - лобных костей, шестой - супраэтноида. У малмы Четвертая плеяда индексов описывает пропорции предкрышки, пятая - лобных костей, шестая - супраэтноида. У белого гольца второй фактор включает индексы супраэтноида и лобных костей, пятый - челюстных

костей, шестой - предкрышки. Таким образом, по корреляционной структуре ряда краниологических индексов мальма занимает в определенном смысле промежуточное положение между кунджей и белым гольцом. Что касается остальных краниологических индексов, то их факторная структура уникальна для каждого вида гольцов

Сравнение краниологических индексов по критерию Стьюдента показало, что между кунджей и белым гольцом статистически значимые различия наблюдаются по 33 индексам из сорока, причем по 21-му из них на уровне P более 99,9% (SE3, SE5, SE7, FR2, FR5, PMX1, MX1, MX2, MX3, MX4, DN1, DN2, PS1, PS2, PS4, PS5, VO3, GH2, HM2, HM3, PO3). Между кунджей и мальмой достоверные различия выявлены по 29 индексам, из которых 16 на уровне P более 99,9% (SE4, SE7, FR1, FR2, FR4, PMX1, MX2, MX3, DN1, DN2, DN3, PS5, VO3, HM4, PO2, PO3). Между мальмой и белым гольцом значимые различия установлены по 23 индексам, из них 9 на уровне P более 99,9% (SE1, SE3, FR5, DN3, PS1, PS6, HM3, PO1, PO2). Таким образом, центры выборок всех трех видов гольцов р. Камчатки высокозначимо различаются многими краниологическими индексами. Аналогичный вывод был сделан и в отношении экстерьерных индексов. Однако дискриминантный анализ показал, что экстерьерные особенности не позволяют надежно разграничить виды гольцов.

Результаты дискриминантного анализа трех видов гольцов по комплексу из 40 краниологических индексов свидетельствуют, что выборки в многомерном пространстве признаков формируют непересекающиеся подмножества, т.е. точность идентификации каждого вида составляет 100%. Лучшими индексами для разграничения видов являются: DN2, PS5, PS4, PO3, PO1, GH2, FR2, SE7, MX1, MX2, т.е. индексы, входящие в различные корреляционные плеяды. Заметим, что большинство этих индексов имеют средние и низкие значения коэффициента вариации, а три индекса (DN2, PS5, MX2) - высокие, причем два первых индекса выходят за границы "потока" изменчивости (см. рис. 4.8). Следовательно, для эффективного разграничения видов гольцов необходимы индексы как с низкой, так и с высокой изменчивостью, входящие в различные корреляционные ансамбли признаков. Эти условия являются необходимыми, но, видимо, недостаточными, поскольку они выполнялись и для экстерьерных индексов гольцов. Необходимо подчеркнуть, что надежность разграничения видов гольцов обеспечивает лишь использование всего комплекса из сорока краниологических индексов.

Для иллюстрации этого положения мы разбили комплекс краниологических индексов на 4 подмножества: 1) 12 индексов, описывающих строение супраэтноида и лобных костей; 2) 10 индексов межчелюстных, верхне- и нижнечелюстных костей; 3) 9 индексов парасфеноида и сошника; 4) 9 индексов язычной кости, подвеска и предкрышки. Далее при помощи дискриминантного анализа оценивали точность дифференциации трех видов гольцов отдельно по каждому из перечисленных подмножеств индексов. Результаты анализа (табл. 4.4) показывают, что ни одно из подмножеств индексов не позволяет надежно разгра-

Таблиц* 4.4. Точность дифференциации (%) видов гольцов по различным наборам краниологических индексов

Вид	Набор индексов				
	40 (полный набор)	12(ел)	Ю(м.в.н)	9(со,п)	9 (я, по, lip)
Кунджа	100	80,0	93,3	80,0	73,3
Мальма	100	85,7	53,2	69,4	83,1
Белый голец	100	76,5	41,2	70,6	47,1

Примечание в - верхнечелюстная, л - лобная, м - межчелюстная, н - нижнечелюстная, п - парасфеноид, по - подвесок, пр - предкрышка, с - супраэтомид, со - сошник, я — язычная кость: цифрами обозначено общее число индексов в каждом наборе.

ничить виды гольцов. Наилучшие результаты для кунджи дает подмножество индексов, описывающих строение челюстных костей, а для мальмы и белого гольца - подмножество индексов супраэтомоида и лобных костей. Таким образом, проблема идентификации видов гольцов - это во многом проблема качества описания особенностей их строения, не подверженных паратипической изменчивости. Тем не менее, заметим, что топология кластеров во всех случаях использования подмножеств краниологических индексов остается стабильной: мальма и белый голец оказываются ближе друг к другу, чем каждый из них к кундже.

Этот вывод подтверждается и при составлении коэффициентов обобщенного расстояния Махаланобиса между разными формами гольцов р. Камчатки по комплексу краниологических индексов (см. табл. 4.3), а также на графике первых двух канонических переменных (рис. 4.9). Примечательно, что в данном случае масштабы экологической дифференциации видов гольцов на проходную и туводную формы заметно меньше, чем масштабы таксономических различий. Судя по результатам дискриминантного анализа, точность идентификации проходной и туводной форм гольцов следующая: проходная мальма - 78,3%, туводная мальма - 76,2%. проходной белый голец - 83,3%, туводный белый голец - 57,1%. Однако границы экологических форм в данном случае пересекаются лишь в рамках соответствующих видов, что косвенно указывает на генетические взаимодействия внутривидовых группировок.

Разделение видов гольцов наблюдается как по первой (горизонтальной), так и по второй (вертикальной) осям канонических переменных (см. рис. 4.9). Однако нельзя исключить, что дифференциация вдоль второй канонической переменной обусловлена, как и в первом случае с экстерьерными индексами, экологическими причинами: кунджа и белый голец, занимающие в пресной воде трофическую нишу хищников, имеют отрицательные значения этой переменной, тогда как мальма, потребляющая в пресноводный период жизни бентос, имеет положительные значения второй канонической переменной.

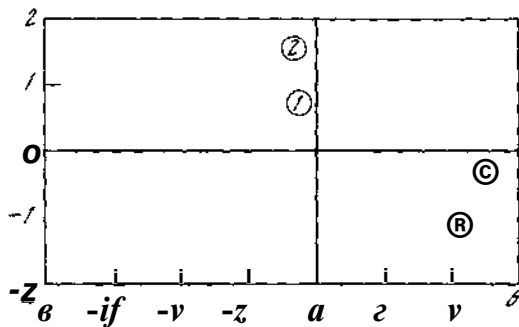


Рис. 4.9. График первых двух канонических переменных гольцов р. Камчатки в пространстве краниологических индексов
 1 - проходная мальма,
 2 - туводная мальма,
 3 - проходной белый голец,
 4 - туводный белый голец,
 5 - кунджа

Полученные нами результаты опровергают точку зрения Е.Д. Васильевой (1980в), что дифференциация гольцов по краниологическим признакам во многом обусловлена их миграционной активностью, иными словами, разделением гольцов на проходные и туводные формы. Видимо, таковой вывод указанного автора можно объяснить артефактом, связанным с использованием неадекватного таксономической задаче набора краниологических признаков. Что касается экстерьерных индексов, то они, как было показано выше, действительно подвержены значительной паратипической изменчивости, обусловленной в том числе и миграционной активностью гольцов. Очевидно, экстерьерные признаки малопригодны для систематики гольцов р. Камчатки. Заметим, что сравнительно недавно Т. Кавендер (Cavender, 1978) описал новый вид гольцов *S. confluentus*, который не отличается от близких видов рода по традиционным морфометрическим признакам. Таким образом, вывод о неадекватности экстерьерных признаков задачам таксономии гольцов справедлив, видимо, и для некоторых других районов ареала этой группы. Если все же имеется причинная зависимость между экологической и краниологической дифференциацией гольцов, что пока строго не доказано, то, скорее, она будет наблюдаться в связи с особенностями питания гольцов в пресной воде. Именно по этому параметру многомерной экологической ниши отмечено расхождение видов гольцов, особенно в районах их симпатрии. В то же время часто не наблюдается разграничения видов гольцов в зонах симпатрии по степени их миграционной активности. Например, на Камчатке, Чукотке и во многих других районах Северной Пацифики известны симпатричные с мальмой виды гольцов (кунджа, белый голец, голец Таранца), имеющие наравне с мальмой проходной и (или) туводный экотипы.

Мы также не можем согласиться с выводами Е.Д. Медведевой-Васильевой о таксономических взаимоотношениях гольцов р. Камчатки. Изучение изменчивости и дифференциации различных форм гольцов по адекватному таксономической задаче комплексу краниологических индексов показало, что в бассейне р. Камчатки сосуществуют 3 вида гольцов - кунджа, мальма и белый голец. Эти гольцы формируют в многомерном пространстве краниологических индексов непрерывающиеся подмножества, что в случае симпатрии однозначно ука-

шаает на видовой статус форм. Известно, что антропологи разделяют современных гоминид по степени различимости форм на четыре группы, дандиакритические - 100% различимых индивидуумов, макродиакритические - не менее 80%, мезодиакритические - не менее 50%, микродиакритические - различимы менее 50% индивидуумов (Бунак, 1980). По экспертным оценкам, виды и стволы гоминид принадлежат к разряду пандиакритических, тогда как видовые диагнозы некоторых млекопитающих редко выходят за пределы мезодиакритичности (Бунак, 1980 С. 218). По результатам дискриминантного анализа гольцов по комплексу краниологических индексов можно заключить, что виды гольцов р. Камчатки принадлежат к разряду пандиакритических, а внутривидовые экологические группировки - к разряду макро- и мезодиакритических форм.

Остается до сих пор неясным систематическое положение ушковского гольца из р. Камчатки. Ранее (Глубоковский, 19776) мы идентифицировали каменного гольца с ушковским *S. malma mfrasp. kuznetzovi* и на этом основании предположительно включили последнюю форму в состав вида *S. albus*. Однако, судя по существенным различиям в питании (ушковский голец - бентофаг. каменный - специализированный хищник), идентификация этих форм является преждевременной. Видимо, данный вопрос нуждается в дальнейшем исследовании. Можно полагать, что изучение ушковского и каменного гольцов по комплексу краниологических признаков с параллельным привлечением данных краниологии и биохимической генетики позволит решить и эту задачу систематики гольцов р. Камчатки.

Принадлежность мальмы и кунджи р. Камчатки к соответствующим видам гольцов подтверждается соответствием их краниологических признаков диагнозам синтипов, паралектотипов и лектотипов этих таксонов, приведенных в монографии А.Н. Световидова. Для мальмы такими диагностическими признаками служат: скошенный назад восходящий отросток межчелюстной кости, прямая верхнечелюстная кость с лопатовидным задним концом, низкая и длинная лопасть восходящего отростка нижнечелюстной кости (Световидов, 1978, с. 19, рис. 11). Для кунджи характерны следующие диагностические признаки: более высокий и менее скошенный назад, чем у мальмы, восходящий отросток межчелюстной кости, изогнутая верхнечелюстная кость с долотовидным задним концом, более высокая и короткая, чем у мальмы, лопасть восходящего отростка нижнечелюстной кости, а также крупные (размером с глаз) светлые пятна на боках тела (Световидов. 1978, с. 20, рис. 12).

Другим районом симпатрии видов гольцов является бассейн р. Охота, где совместно обитают мальма *S. malma* (Walbaum), кунджа *S. leucomaenis* (Pallas) и нейва *S. neiva* Taranetz (Таранец. 1933, 1936: Берг. 1948). Для сопоставления результатов косвенных и Непосредственных оценок репродуктивной обособленности форм Популяции этого района выбраны в качестве модельных. Заметим, что виды гольцов в бассейне р. Охота, в отличие от гольцов р. Камчатки, принадлежат к двум различным филогенетическим группировкам:

Продолжение таблицы 4 4

ОТГ	44	44	45	46	47	48	49	50	51	42	44	44	45	56	57	58	59	60
1 - нейва	1	0	2	2	0	0	1	2	2	2	0	4	4	0	1	4	2	2
2 - нейва	J	0	2	2	0	1	1	2	1	2	1	4	4	1	1	2	2	2
Ч - нейва	1	1	0	2	0	0	1	2	2	1	1	4	4	0	0	з	2	2
4 - нейва	0	0	1	2	0	0	2	2	1	2	1	4	4	1	0	2	2	2
5 - нспва	0	0	0	2	0	0	1	2	2	0	2	4	1	0	0	1	2	2
6 - нейвл	0	0	0	2	0	1	1	2	2	1	1	4	1	0	0	;	2	2
7 - нейва	1	0	Ч	2	0	0	0	1	1	1	2	4	1	1	0	2	2	2
8 - мальма	2	2	Ч	2	2	1	4	2	2	2	2	4	4	2	2	2	2	2
9 - мальма	2	2	4	2	0	2	2	2	2	2	0	2	2	4	1	2	2	2
10 - мальма	2	2	4	0	2	0	4	2	1	1	2	2	2	4	1	2	2	2
11 - мальма	2	2	з	2	2	2	0	4	2	2	2	2	з	4	1	2	2	2
12 - мапья	2	4	з	2	2	0	4	2	2	2	2	4	4	0	2	2	2	2
11 - мальма	з	4	4	1	2	0	4	2	2	2	1	4	4	2	2	2	2	2
14 - ма тьма	4	4	4	2	1	0	4	2	2	2	1	1	2	4	1	2	2	2
1">-мальма	2	4	4	2	2	0	4	2	2	2	2	2	4	2	2	2	2	2
16 - мальма	2	2	4	2	2	0	з	2	2	2	2	2	з	4	1	2	1	2
17 - мапья	0	4	2	4	0	0	4	1	2	2	2	0	0	4	0	2	2	2
18 - кунджа	4	2	4	0	2	2	0	0	0	4	0	0	1	2	0	1	1	0
19 - кунджа	4	2	4	0	2	2	0	0	1	з	1	0	2	з	1	1	1	1

[IpiMt-T inML Обошачише форм 1 - том! UIMMI (V) oi Ytil 2 ЮМ! uiNim l (\) oi ^ti i Я - точи самки ijl) oj 'ej<i 4 - лохи t-амцы til) 01 'eila i MOIO(I (II) IM Корра iK 6 - картки (V) os Корраii 7 io\п (VJ oi кирратъ S - прох юхи (V) p O\oti 9-г\в юхм (V) p Охота 10 прох смды (IV) p Kvxivii 11 про\ CUMKII (IV) p Kwiwi 12 прпч моюдь (II) p Kухтун И - прох юхи (V) p Кроноцкля 14-TVS ЛПХИ(\) p Кроноцкая П - прох \ыть\м (II IV) p KI\I Уна Ь - l)и чим i (II l\) p KИi iика 18 - прох серебрянки (II) p Кроноцкая 19 прох п туводные (II) p Кигчагк i ((n\p\rti в скоок i\ uouivuuotoi чталию ip^nucin юнад ОСюшам^ний притоков LM paldel 1 2

таблица 4.6. Оценки многомерных гырных различий по квадрату евклидова расстояния видов и форм юльцов из
 олесегзов рек Охои́а Ку́х\и п Кропцкая

1 Пейва Оi Veia лохи самки (V)	0														
2 Пейва en Уега лохи самцы (V)	25	0													
1 Невл OJ > егл, лохи счмки (II)	1	55	0												
4 Пенва LH Уега тохн омцы (II)	22	16	41	0											
1 Невл OI Корраль молодь (II)	90	108	99	96	0										
6 I Ieйпа оч Корраль карлики (V)	51	101	96	95	17	0									
7 Псивл о: Корраль ш\и (V)	41	19	19	51	91	98	0								
8 МагibMi p Охога прох ю\п (V)	200	197	248	211	211	220	224	0							
9 Млмьмл p Охои́а т\в похп (V)	212	218	241	218	216	211	221	21	0						
10 Млпьмл p K\чi\п про\ самцы (IV)	214	218	109	262	285	277	281	15	48	0					
11 Мл п,ма p K\м\11 прох самки (IV)	247	217	100	241	261	218	282	24	27	59	0				
12 Мл Ым I p Клхтуи прох могоць (II)	111	214	267	240	214	211	211	27	28	14	27	0			
15 Кмгдла p Кроноцкая прох (II)	268	247	102	219	147	15	264	228	211	214	217	221	0		
14 Мальма p Кроноцкая I)в юхи (V)	111	206	268	221	211	248	247	26	27	11	11	11	214	0	
16 Мапьмл p Кропцкая проч юхи (V)	210	212	319	269	292	281	289	21	28	14	28	18	211	11	0
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15

ПРИМЧПННС Цифр! I Ъ Скобках Обо ЛыЧаЮГ СтУМIGI jpt•jiociii гонад

Таблица 4.7. Оценки многомерных парных различий по квадрату евклидова расстояния видов и форм гольцов из бассейнов рек Камчатка. Кроноцкая и Кухтуй

1. Мальма, р. Кроноцкая, прох. лохи (V)	0										
2. Мальма, р. Камчатка, прох. (II-IV)	25	0									
3. Мальма, р. Камчатка, тув. (II-IV)	32	15	0								
4. Мачьма, р. Камчатка, карлики (V)	151	126	131	0							
5. Мальма, р. Кухтуй, прох. (IV)	27	28	35	140	0						
6. Кунджа, р. Кроноцкая, прох (II)	231	234	225	280	233	0					
7. Кунджа, р. Камчатка, серебр. (II)	194	193	190	227	201	50	0				
8. Белый, р. Камчатка, тув. (II)	164	149	144	164	187	191	162	0			
9. Белый, р. Камчатка, прох. (II)	156	141	132	161	176	198	178	16	0		
10. Белый, р. Камчатка, каменный (II)	188	162	159	178	206	206	191	25	17	0	
11. Белый, оз. Кроноцкое, тув. (II)	140	133	135	153	152	183	172	42	34	36	0
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.

Примечание Цифры в скобках обозначают стадию зрелости гонад

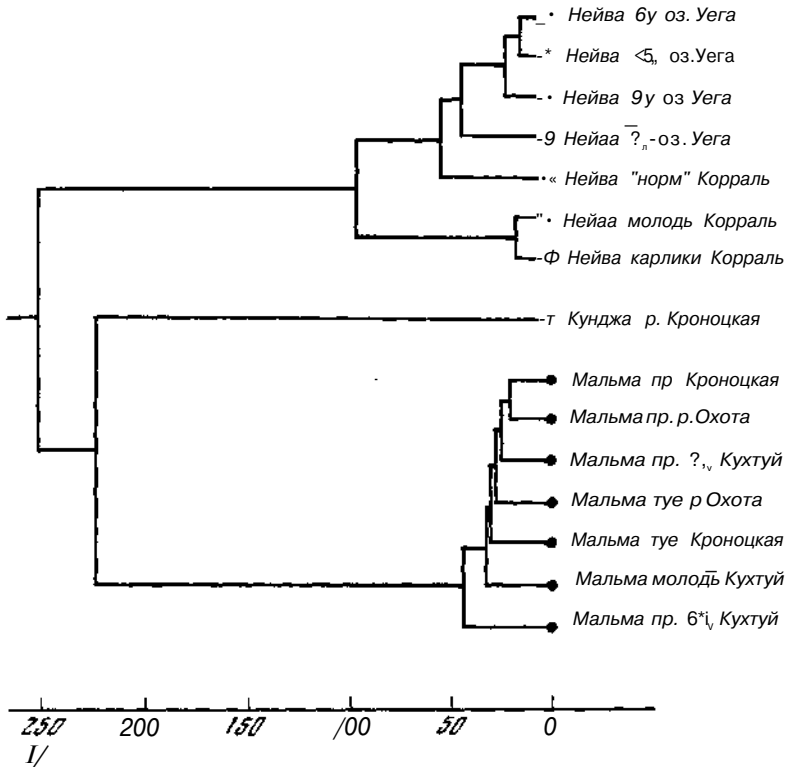


Рис. 4.10. Древоподобный граф различных форм нейвы, мальмы и кунджи из бассейнов рек Охота, Кухтуй, Кроноцкая (в пространстве 60 краниологических признаков)
По оси - квадрат евклидова расстояния

мальма и кунджа - к "тихоокеанской" группе гольцов, а нейва - к "арктической" группе (Глубоковский, 1977в; Глубоковский и др., 1979). Это обстоятельство повышает ценность исследований межвидовых взаимодействий гольцов в данном районе, поскольку здесь мы имеем дело не с криптическими, как в бассейне р. Камчатки, видами, таксономический статус которых обосновывается, но с "хорошими" биологическими видами гольцов.

Для определения величины географической изменчивости мальмы и кунджи и уточнения масштаба межвидовых отличий гольцов различных группировок из бассейна р. Охота сравнивали с гольцами из бассейнов Рек Камчатка и Кроноцкая. Для этого отобрали 60 таксономически значимых признаков (см. раздел 1.2), которые достаточно хорошо, на наш взгляд, дифференцируют различные виды и формы гольцов Голарктики и описывают особенности строения chondrocranium и конструктивно входящих в него замещающих костей, а также supraethmoideum, frontale, vomer, parasphenoideum, praemaxillare, maxillare, dentale, hyomandibulare, allospharyale, praeperculum. Все изученные группировки гольцов

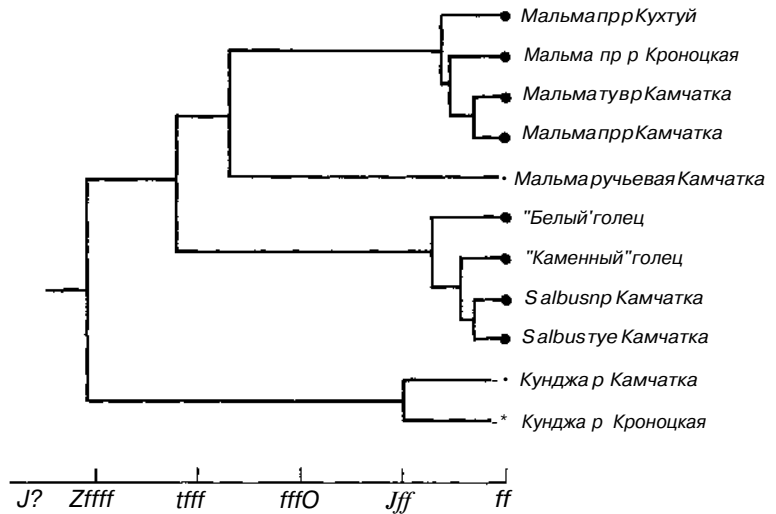


Рис. 4.11. Древоидным граф различных форм мальмы, кунджи и белого гольца из бассейнов рек Кухтуй, Кроноцкая, Камчатка (в пространстве 60 краниологических Признаков)

По оси - квадрат евклидова расстояния

в дальнейшем сравнивали по данному унифицированному комплексу признаков, что позволило сопоставить их взаимную фенетическую обособленность в единой системе сравнения (Глубоковский, 1980а). Величину взаимной фонетической обособленности различных форм гольцов вычисляли на основе показателя квадрата евклидова расстояния (E), а при построении фенограмм применяли метод средней связи.

Для выяснения масштаба и возможных направлений внутривидовой изменчивости, а также величины межвидовых отличий нейвы, мальмы и кунджи по особенностям строения черепа, имеющиеся с нашим распоряжении остеологические коллекции подразделены на сравнительно однородные группы, соответствующие определенным этапам в жизненном цикле этих гольцов. В табл. 4.5 приведены оценки состояний краниологических признаков этих гольцов, измеренных в ранговой шкале. Степень выраженности каждого признака оценена в баллах от 1 до 4. Результаты сравнения особенностей строения черепа этих гольцов по унифицированному комплексу из 60 признаков приведены в табл. 4.6, 4.7 и на рис. 4.10, 4.11.

Как видно из матриц различий (табл. 4.6, 4.7), в принятой системе сравнения величина внутривидовой изменчивости колеблется в зависимости от сравниваемых групп у нейвы в диапазоне E от 16 до 108. У охотоморской мальмы от 24 до 54, у камчатской мальмы от 15 до 151. Фенетическая обособленность разных фаз жизненного цикла гольцов неодинакова. Так, созревшие карликовые пестрятки и одноразмерная (но разновозрастная) с ними серебристая молодь нейвы из оз. Корралл

различаются на уровне $E = 17$. В то же время величина показателя евклидова расстояния между мелкой серебристой молодью и созревшими лохами нейвы составляет 91. Фенетические различия примерно такого же большого порядка наблюдаются между созревшими карликовыми пестрятками и лохами нейвы ($E = 98$), которые составляют единую нерестовую популяцию. Фенетическая обособленность разных полов у лохов нейвы составляет $E = 24$ у производителей и $E = 41$ у незрелых. Различия между созревшими лохами нейвы из озер Корраль и Уега - пример микрогеографической (локальной) внутривидовой изменчивости гольцов. Эти различия колеблются на уровне E от 43 до 59.

Индивидуальная внутривидовая изменчивость в предложенной системе сравнения может быть оценена числом признаков, которые отклоняются у каждой особи от всего комплекса признаков, характерного для гипотетически генерализованного (для данной выборки) экземпляра. Согласно таким оценкам, наибольший размах индивидуальной изменчивости наблюдается среди крупных производителей нейвы оз. Корраль, отдельные экземпляры которых отклонялись на 7 признаков из 60, что в пересчете на показатель обобщенного расстояния составило $E = 63$. Разные особи нейвы из конкретной выборки могут отличаться от "стандартного экземпляра" разными признаками, т.е. мозаично. Какой-либо закономерности в характере индивидуальной изменчивости признаков подметить не удалось, но общее число случайно уклоняющихся признаков, приходящееся на конкретную особь, всегда невелико (в среднем 3-4 из 60). В большинстве случаев внутритруповая индивидуальная изменчивость нейвы лежит в диапазоне E от 27 до 36, что в количественном отношении близко соответствует фенетической обособленности разных полов нейвы (E от 24 до 41). Совместно нерестящиеся в бассейне р. Охоты производители мальмы фенетически обособлены на уровне $E = 25$.

Фенетическая обособленность разных полов созревающих серебрянок мальмы из устья р. Кухтуй составляет $E = 39$. Несколько больше ($E = 54$) отличаются сравнительно крупные нерестовые морские самцы из устья р. Кухтуй, что связано с развитием у последних брачного наряда. Как известно (Tschgnavin, 1938), изменения особенностей строения черепа лососей в связи с приобретением брачного наряда сильнее выражены у самцов. Для мальмы эти изменения заключаются в усилении бифуркации роострума (за счет разрастания отростков) и расширении его основания; увеличении относительной длины этмоидального отдела парасфеноида, а также рукоятки и роострального выроста сошника (кроме того, на дорсальной стороне головки сошника появляется киль); разрастании вперед роострального конца межчелюстных (при этом у самцов роостральный конец несколько загибается медиально), а также сочленовного отростка верхнечелюстной кости и Роострального конца нижнечелюстной кости; удлинении каудальной области верхнечелюстной; смещении каудальной лопасти восходящего отростка и вершины задней вырезки нижнечелюстной. Степень развития брачных изменений черепа мальмы, как и тихоокеанских лососей.

зависит и от размера производителей: у крупных самцов они более значительны как по величине, так и по числу изменяющихся признаков чем у мелких (см. табл. 4.5). Поэтому, как видно из табл. 4.6, фенетическая обособленность некрупных (АС от 26 до 36 см) речных производителей (созревших в пресной воде пестряток) и близкой к ним по размеру молоди морской мальмы, несмотря на их значительные экологические различия, несколько меньше ($E = 28$), нежели последних, и сходных с ними по особенностям экологии, но более крупных по размерам (АС от 40 до 57 см) самцов преднерестовой морской мальмы из устья р. Кухтуй ($E = 54$).

Различия локальных популяций мальмы из бассейна рек Охота и Кухтуй лежат в интервале от 24 до 48, что сопоставимо с величиной микрогеографической изменчивости нейвы. Индивидуальная внутригрупповая изменчивость охотоморской мальмы, как и у нейвы, имеет мозаичный характер и не превышает 11 отклоняющихся признаков из 60 на особь ($E = 70$). В среднем от внутригруппового стандарта отклоняется 4–5 признаков на особь, что составляет величину E от 36 до 45.

Популяции мальмы и кунджи из рек Кроноцкая и Камчатка чрезвычайно сходны с охотоморскими экологией, структурой популяций, особенностями строения черепа (Глубоковский, 1977в), брачным нарядом производителей. Последнее, на наш взгляд, может рассматриваться как один из существенных аргументов в пользу видового единства мальмы этих регионов, поскольку особенности брачного наряда служат у лососевых одним из важнейших прекопуляционных изолирующих механизмов и, следовательно, должны быть в известных пределах идентичны у различных географических изолятов одного вида гольцов. Основанное на литературных данных (Савваитова, 1961, 1970, 1973; Волобуев, 1978б) сопоставление традиционных таксономических признаков восточнокамчатских и охотоморских популяций мальмы также свидетельствует об их значительном сходстве. В принятой системе сравнения фенетическая обособленность мальмы (исключая карликовых ручьевых гольцов) из бассейнов рек Охота, Кухтуй, Кроноцкая, Камчатка лежит в интервале E от 21 до 53, т.е. не превышает отмеченного ранее верхнего порога ($E = 70$) индивидуальной внутригрупповой изменчивости.

Особый интерес в изучении направлений внутривидовой изменчивости особенностей строения черепа представляют карликовые гольцы, которые известны из некоторых ручьев в бассейне оз. Азабачье, соединяющегося с р. Камчатка протокой. Впервые эти гольцы были детально изучены К.А. Савваитовой и Н.С. Романовым (1969), которые отметили сравнительно низкий темп роста и раннее половое созревание ручьевых гольцов. В течение всей жизни эти гольцы питаются бентосом, а в период нереста нерки - ее икрой. Не исключено, что во время нереста летней расы азабачинской нерки ручьевые гольцы скатываются в озеро, где поедают икру на близлежащих озерах* нерестилищах. Это предположение подтверждается данными паразитологии: по мнению Т.Е. Буториной (1978), заражение азабачинский*

ручьевых гольцов такими паразитами-индикаторами, как *Proteoccephalus* ^{ex}*iguus*, *Contracaecum aquaedulcis*, *Philonema oncorhynchi*, указывает на их периодические миграции в озеро. По размерам, особенностям питания, окраске и традиционным таксономическим признакам ручьевые гольцы мало отличаются от обитающих в этих ручьях пестряток гольцов (Савваитова, Романов, 1969). Длина (АС) их производителей колеблется от 10 до 24 см, а возраст - от 2 до 9 лет. Нерест ручьевых гольцов начинается в июле и продолжается до октября. Соотношение полов у производителей близко к нормальному. Совместный нерест ручьевых гольцов и других форм рода *Salvelinus*, которые обычны в бассейне оз. Азабачье, не наблюдался. Поэтому вопрос о репродуктивных связях ручьевых гольцов остается пока открытым. Поскольку для морфологии ручьевых гольцов характерны ювенильные черты, что затрудняет сопоставление их с другими гольцами, известными из этого района (Глубоковский, 1977б), установить их систематическую принадлежность можно только методом исключения. Напомним, что в бассейне р. Камчатки обитают три вида гольцов - кунджа, мальма и белый голец (Глубоковский, 1977б, в). Молодь кунджи значительно отличается от ручьевых гольцов, а также от молоди мальмы и белого гольца окраской тела и рядом особенностей морфологии. Ручьевые гольцы не могут считаться и формой белого гольца, поскольку, как известно (Глубоковский, 1977в), для полового созревания представители этого вида должны питаться рыбой. Следовательно, можно предполагать, что в бассейне оз. Азабачье ручьевые гольцы бентофаги представляют собой созревших пестряток мальмы. Аналогичная форма мальмы известна из водоемов охотоморского побережья (Волобуев, 1978а, б).

Кроме карликовых ручьевых пестряток мальмы, в бассейне оз. Азабачье известна еще одна туводная форма этого вида, половозрелые особи которой достигают - 55 (в среднем около 40) см. Данные паразитологии свидетельствуют о том, что в течение жизни они попеременно используют озерные и речные придонные биотопы, но никогда не скатываются в море (Буторина, 1978). Основу их питания в озере составляют моллюски (главным образом *Sphaeriidae*), а в реке - бокоплавы и личинки амфибиотических насекомых.

Для окраски этой формы мальмы характерен серовато-оливковый фон тела; цвет брюха варьирует от светло- до ярко-оранжевого, по бокам разбросаны многочисленные (60-80 с одной стороны тела) мелкие оранжевые или розовые пятна и еще более многочисленные (особенно на спине) светлые крапины, концы челюстей оранжевые; грудные, брюшные и анальный плавники красные или серовато-красные, их первые лучи с белой каймой; спинной и хвостовой плавники серовато-оливковые. Поскольку смолтифицированной туводной мальмы-планктофага, аналогичной таковой в оз. Сикарибетсу (Kubo, 1967), в бассейне оз. Азабачье не обнаружено, мы рассматриваем данную форму как сравнительно крупных пестряток мальмы, которые занимают озерные и речные биотопы, а в качестве объектов питания используют преимущественно бентос. Аналогичная этой форма мальмы отмечена Т. Кубо

(Kubo. 1967) в оз. Сикарибетсу. В пользу нашего предположения, вероятно, свидетельствует также тот факт, что часто при посмертном изменении окраски на теле этой формы мальмы проступают вертикальные мальковые полосы, характерные для пестряток.

Сравнение фенетической обособленности различных форм камчатской мальмы (Глубоковский. 1980а) показывает, что мелкие по размерам половозрелые ручьевые пестрятки по унифицированному комплексу краниологических признаков весьма сходны ($E = 15$) с мелкой же (АС от 20 до 25) неполовозрелой проходной морской мальмой. Проходную морскую мальму такого размера на р. Камчатке называют "гольцами-тысячниками". Эта форма имеет обычную окраску смолта, несет фауну морских паразитов и ежегодно в августе-сентябре в массе заходит в небольшие притоки нижнего течения р. Камчатки. Сравнительно крупные "озерно-речные" пестрятки мальмы на таком же уровне ($E = 15$) различаются с крупной (АС от 40 до 65 см) половозрелой проходной морской мальмой (см. табл. 4.7). В то же время фенетические различия между мелкими и крупными гольцами этой популяции, независимо от фазы их жизненного цикла и образа жизни (морской или пресноводной), значительно больше: E колеблется от 109 до 118. Таким образом, наиболее существенной причиной внутривидовой изменчивости камчатской мальмы служит различие в размерах рыб.

Индивидуальная внутривидовая изменчивость восточнокамчатской мальмы не превышает 12 отклоняющихся признаков на особь ($E = 56$), а в среднем составляет 5-7 отклоняющихся от стандарта признаков на особь (E около 40), что сопоставимо с отмеченным выше размахом индивидуальной изменчивости охотоморской мальмы.

Белый голец, как уже было отмечено в начале данного раздела, представлен в бассейне р. Камчатки тремя внутривидовыми формами - проходной, туводной и "каменной" (рис. 4.3, 4.7, 4.9). Сопоставление краниологических особенностей названных форм белого гольца в унифицированной системе сравнения (см. также табл. 4.8) показывает, что внутривидовая экологическая изменчивость в данном случае колеблется в диапазоне E от 16 до 25 (табл. 4.7). Географическая изменчивость популяций белого гольца из реки Камчатки и оз. Кроноцкого несколько выше (E от 34 до 42, см. табл. 4.7), но также не превышает порога $E = 70$, установленного для нейвы и мальмы.

Существенных различий в особенностях строения черепа между охотской, кроноцкой и камчатской кунджей не обнаружено. В принятой системе сравнения камчатская и кроноцкая кунджа отличаются на уровне $E = 50$. Индивидуальная внутривидовая изменчивость восточнокамчатской кунджи не превышает 10 отклоняющихся признаков на особь ($E = 46$), а в среднем составляет 5 отклоняющихся от стандарта признаков (E около 35), что количественно сопоставимо с величиной географической изменчивости этого вида.

В предложенной системе сравнения величина межвидовых отличий симпатричных нейвы, мальмы, белого гольца и кунджи по особенностям строения черепа колеблется в интервале E от 132 до 347 (табл. 4.6, 4.7, рис. 4.10, 4.11). Кунджа отличается от мальмы на уровне E от 211

Таблица 4.8. Краниологические особенности (в баллах от 0 до 4) гольцов гп разных районов Дальнего Востока

СУТЬ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 - мальма	3	0	2	2	2	1	1	2	4	4	4	4	3	4	3	3	2	3	2	0
2 - мальма	4	2	4	3	1	2	0	3	4	4	4	4	3	4	2	4	4	4	3	4
3 - мальма	4	2	4	2	2	0	0	2	4	4	4	4	4	4	2	4	4	3	3	2
4 - белый	4	2	4	2	0	0	0	0	4	4	4	4	3	4	4	4	3	4	4	2
5 - белый	4	2	4	2	0	0	3	0	4	4	4	4	2	4	3	2	3	3	2	4
6 - белый	4	2	4	2	0	0	4	0	4	4	4	4	2	4	3	2	4	4	2	4
7 - белый	4	1	4	2	0	0	4	0	4	4	4	4	3	4	2	3	3	3	2	4
8 - голец Шмидта	2	2	4	2	2	0	2	2	4	4	4	4	4	2	2	3	2	2	2	2
9-ДПШНОЮЧОВЫЙ	4	4	4	4	0	0	2	4	3	4	4	4	4	0	2	3	4	3	2	0
10-голецК.ропус	2	2	4	2	0	0	2	0	4	2	0	0	4	2	2	2	2	4	2	0
11-начкинский	4	0	4	0	4	2	2	2	4	0	0	0	2	2	0	2	0	2	2	0
12 - голец Таранца	2	2	4	0	2	0	1	2	4	2	1	2	0	2	2	2	2	2	2	0

ОТЕ	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1 - мальма	0	2	1	3	0	1	2	0	3	4	0	1	2	0	4	4	1	1	1	4
2- мальма	4	3	2	3	0	1	3	0	0	1	1	1	2	1	2	3	4	4	3	4
3 - мальма	4	2	2	4	0	2	0	0	0	1	2	1	1	1	3	4	4	4	4	4
4 - белый	4	4	4	0	2	4	3	1	4	4	1	2	2	0	4	4	1	2	2	2
5 - белый	4	3	4	1	3	3	2	4	4	1	3	2	0	4	4	0	2	2	2	2
6 - белый	4	3	4	0	2	4	3	1	4	4	1	2	2	0	4	4	0	2	0	1
7 - белый	4	4	4	0	2	3	3	0	4	3	2	2	1	2	4	3	1	2	2	2
8 - голец Шмидта	3	2	3	2	2	4	3	2	4	4	0	3	2	0	4	3	0	1	1	2
9 - дшшююповый	4	1	2	4	0	2	0	0	0	4	1	1	3	2	1	3	4	4	0	0
10-голец Кроуис	4	0	0	0	0	4	4	0	2	4	0	0	2	2	4	4	0	4	4	2
11 - начикский	2	2	0	0	0	2	0	0	4	4	2	0	3	2	0	4	0	3	0	1
12-голец Таранца	4	2	0	1	0	2	0	0	4	4	2	0	2	3	4	3	0	2	2	2

Окончание таблицы 4.8

ОТЕ	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
I - мальма	2	3	0	3	1	4	0	0	4	1	2	2	2	1	1	4	0	2	2	2
2- мальма	2	4	4	4	4	1	2	0	4	2	2	1	1	2	3	4	2	2	2	2
3 - мальма	2	4	4	3	4	1	2	0	2	2	2	2	2	2	2	4	2	2	2	2
4 - белый	3	4	1	3	2	2	2	4	1	1	0	2	2	1	2	3	2	2	0	1
5 - белый	3	4	1	4	1	2	2	4	1	1	1	2	2	1	3	3	2	2	0	1
6 - белый	3	4	1	3	1	2	2	4	2	2	1	2	2	1	1	3	2	1	1	1
7 - белый	2	4	3	2	2	2	2	4	3	1	0	2	1	1	1	3	1	2	1	1
8 - голец Шмидта	3	4	2	2	1	4	2	3	3	1	4	1	2	1	2	3	1	2	0	2
9 - длинноголовый	0	0	4	3	3	0	4	2	2	3	1	2	2	0	3	4	4	2	1	1
10 - голец Крогиус	0	0	0	2	4	0	0	4	2	2	0	2	4	4	0	2	2	2	2	2
II - начикинский	0	0	0	0	0	2	0	2	1	2	2	2	2	4	0	0	0	2	2	<u>2</u>
[2-голецТаранца	3	2	0	2	2	2	1	0	2	1	2	2	2	3	2	1	0	2	2	2

Примечание. Обозначение форм: 1 - про*, молодь (И), р. Камчатка; 2 - прох. ма'ьма (II-IV), р. Анадырь; 3 - прох. мальма (II-IV), р. Кукеккуюм. 4 - прох. белый (II), р. Камчатка; 5 - тув. белым (II), р. Камчатка; 6 - каменный голец (II), р. Камчатка; 7 - тув. серебрянки (II-III), оз. Кроноцкое; 8 - тув. лохи (III-IV), оз. Кроноцкое; 9 - тув. серебрянки (II-III), оз. Кроноцкое; 10 - тув. ло*п (III-IV), оз. Дальнее; II - тув. лохи (III-IV), оз. Мачикинское; 12 - прох. лохи (II-IV), р. Кукеккуюм. Цифры в скобках обозначают стадию зрелости гонад. Обозначение признаков - см. табл. 12

до 237 (в среднем 226), от нейвы крупного размера в диапазоне E от 247 до 302 (в среднем 268), а от мелкой нейвы на уровне E от 338 до 347 (в среднем 343). Охотоморская мальма отличается от крупной нейвы в интервале E от 197 до 309 (в среднем 244), а от мелкой в диапазоне E от 213 до 288 (в среднем 244). Мальма отличается от белого гольца в интервале E от 132 до 178. Таким образом, величина межвидовых отличий нейвы, мальмы, белого гольца и кунджи всегда заметно превышает размах их внутривидовой изменчивости, в том числе и изменчивость, которая связана с различиями в размерах гольцов.

Для морфологии черепа нейвы мелкого размера характерны ювенильные черты, что объясняет ее несколько большее, по сравнению с крупной нейвой, отличие от кунджи (см. табл. 4.6). Ювенильные черты в строении черепа присущи не только мелкой нейве, но и другим гольцам небольшого размера (АС до 25-30 см), а также вообще многим лососевым (Гликман и др., 1973; Романов, 1983). Поэтому вследствие известной генерализованности особенностей строения черепа мелкие по размеру формы (молодь и карликовые производители) гольцов разных видов сходны между собой несколько больше, чем крупные формы этих же видов. Так, например, карликовые производители нейвы и камчатской мальмы различаются на уровне $E = 165$, тогда как крупные производители этих же видов - на уровне E от 197 до 224 (в среднем 212). Тем не менее Е.Д. Васильева, изучив некоторые особенности строения черепа молоди и карликовых производителей нейвы из оз. Корраль, обнаружила, что последние по 14 признакам значительно (коэффициент различий Майра превышает подвидовой уровень) отличаются от производителей западнокамчатской мальмы, причем для значений двух признаков - относительный длины лобных и ширины этмоидального отдела хондрокраниума - наблюдается хиатус (Васильева, 1978б).

Приведенные в табл. 4.5 видоспецифичные сочетания особенностей строения черепа нейвы, мальмы и кунджи весьма устойчивы: ни один из изученных нами экземпляров по критерию "гибридного индекса" (Майр, 1971) не может быть отнесен к группе с промежуточным (гибридным) фенотипом. Также значительны и устойчивы различия между этими видами по особенностям брачного наряда и окраски, традиционным морфометрическим признакам (Андреев, Волобуев, 1976), предпочитаемым биотопам и пищевым объектам. Хотя сроки икротетания нейвы и мальмы совпадают, нерестилища этих видов пространственно разграничены и не соприкасаются. Отсутствие гибридных форм с промежуточным фенотипом указывает на эффективность прекопуляционных изолирующих механизмов между нейвой и мальмой. Следовательно, значительные различия брачных нарядов мальмы и нейвы также служат эффективным изолирующим барьером между ними.

Исходя из совокупности рассмотренных факторов, можно утверждать, что нейва, мальма и кунджа ведут себя в бассейне р. Охота как несомненные биологические виды.

В.В. Чернавин (1918; Tchernavin. 1938). исследовав морфогенез лососей родов *Salmo* и *Oncorhynchus*, выделил две причины изменения особенностей строения их черепов в постэмбриональном онтогенезе - увеличение длины рыбы (общий рост) и приобретение ею брачного наряда (нерестовый рост). Как следует из приведенных результатов изучения направлений внутривидовой изменчивости гольцов, эти же факторы морфогенеза характерны и для представителей рода *Salvelinus*. Возникающие в связи с общим ростом рыбы изменения затрагивают особенности строения большинства исследованных структур черепа. Судя по значениям показателя евклидова расстояния между внутривидовыми группировками гольцов разного размера (табл. 4 б. 4.7). величина этих изменений наиболее значительна при росте длины тела гольцов от 20 до 30 см, тогда как дальнейшее увеличение размеров рыбы не сопровождается существенными изменениями исследованных особенностей черепа. Брачные изменения черепа гольцов, напротив, более заметны у рыб крупного размера и затрагивают лишь некоторые особенности строения ростральной области хондрокраниума и близлежащих к ней костей головы (супраэтноида, челюстных и др.). Особенности брачного наряда частично исчезают у гольцов в течение года после нереста.

Поскольку даже в пределах одной нерестовой популяции производители гольцов имеют существенно разные размеры, можно утверждать, что изменения их черепа в связи с большим ростом тела служат важнейшим источником внутривидовой изменчивости. Проведенная количественная оценка величин внутривидовой изменчивости особенностей строения черепа гольцов по разным направлениям убеждает, что наиболее существенный вклад имеет размерная изменчивость. Остальные формы внутривидовой изменчивости — экологическая, половая, брачная, а также межвидовая географическая - в предложенной системе сравнения оказались количественно сопоставимы с размахом внутривидовых индивидуальных отклонений.

Особо следует остановиться на экологической форме внутривидовой изменчивости, поскольку, согласно выводам Е.Д. Медведевой-Васильевой, образ жизни гольцов (морской или пресноводный) наряду с общим и нерестовым ростом служит источником их внутривидовой изменчивости (Медведева, 1977а. б; Медведева-Васильева, 1978б; Васильева, 1980в). По нашим данным, величина внутривидовых фенетических различий при сравнении приблизительно одноразмерных гольцов морского и пресноводных экотипов количественно не превышает размах их индивидуальной изменчивости. Данные, которые приведены в работах Е.Д. Медведевой-Васильевой, также показывают, что мелкие по размерам неполовозрелые проходные гольцы сходны с мелкими речными производителями и отличаются от более крупных проходных производителей особенностями строения хондрокраниума (Медведева, 1977а. С. 570-571), а также большинством признаков костей черепа, изученных этим автором (Медведева. 1977б Табл. 3; Медведева-Васильева. 1978б. Табл. 3). Все признаки.

По мнению Е.Д. Медведевой-Васильевой, указывают на существование изменений особенностей строения черепа гольцов в зависимости от морского или пресноводного образа жизни гольцов; высота хондрепраниума и относительная ширина его хрящевого моста; общая длина, ширина на уровне *ethmoidale laterale* и максимальная ширина лобных; ширина хвостового отдела супрэтмоида; расположение верхней резки *articulare*, по данным этого автора (Медведева, 1977а. С. 573, УИВ. С. 733; Медведева-Васильева, 1978б. С. 412) и нашим данным, подвержены значительным изменениям в связи с общим ростом рыбы. Таким образом, экологические изменения особенностей строения черепа гольцов, обнаруженные Е.Д. Медведевой-Васильевой, полностью укладываются в изменения черепа, связанные с общим ростом рыбы. Следовательно, для объяснения этих изменений не требуется введения каких-либо новых, кроме двух уже известных после работ В.В. Чернавина типов онтогенетических изменений черепа. Само существование источника внутривидовой изменчивости, который зависит от образа жизни гольцов (морского или пресноводного), представляется нам сомнительным по двум причинам. Во-первых, пресноводные и проходные морские производители гольцов зачастую нерестятся вместе и, следовательно, имеют общий генофонд, что, очевидно, должно препятствовать возникновению наследственно закрепленных различий между ними. Во-вторых, эти изменения не могут быть однозначно связаны со сменой фаз жизненного цикла гольцов, поскольку переход из стадии пестрятки в стадию серебрянки и соответственно известные изменения некоторых физиологических и морфологических параметров не всегда сопровождаются скатом гольцов в море.

Изученные виды гольцов отличаются друг от друга большими комплексами морфологических признаков, некоторыми особенностями экологии и брачного наряда, часто местами нереста. Гибридных экземпляров с промежуточным фенотипом в районах симпатрии видов не обнаружено. В предложенной системе сравнения величина межвидовых отличий гольцов крупных размеров (АС более 30 см) колеблется в диапазоне Е от 132 до 347 (табл. 4.6, 4.7), минимальный предел которого значительно превышает максимальное пороговое значение $E = 70$, отмеченное для внутривидовой изменчивости.

По нашему мнению, размах внутривидовой индивидуальной изменчивости служит естественным критерием компактности фенонов. В соответствии с этим подходом любые фенетические различия между сравниваемыми формами гольцов, величина которых лежит ниже порогового значения, можно рассматривать как случайные (возможно, связанные с составом конкретной выборки) и, следовательно, не имеющие таксономической значимости. При этом, конечно, не исключается существование значительных, статистически достоверных, межгрупповых различий по отдельным признакам, которые, однако, на фоне большого числа остальных признаков унифицированного комплекса не оказывают существенного влияния на величину фенетической дистанции. Тогда изученные внутривидовые группировки гольцов (за исключением карликовых производителей и молоди длиной до 30 см) следует

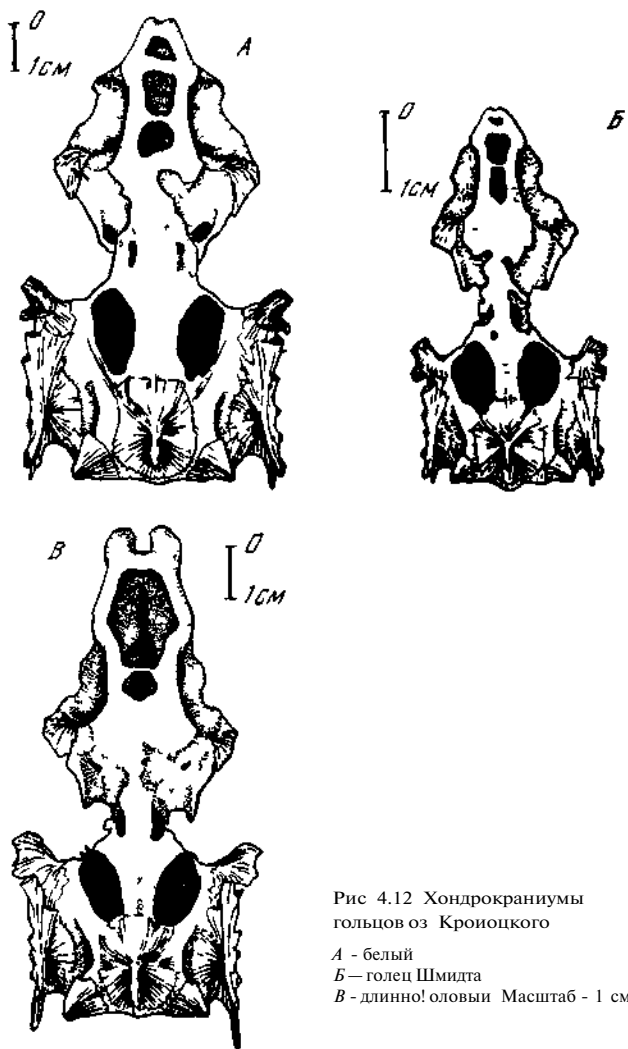


Рис 4.12 Хондрокраниумы
гольцов оз Кроицкого

A - белый

Б - голец Шмидта

В - длинно! оловый Масштаб - 1 см

считать членами одного компактного фенона. В то же время различия между фенонами нейвы, мальмы, кунджи, а также белого гольца весьма значительны по величине показателя обобщенного расстояния (табл. 4.6, 4.7) и устойчивы по составу дифференцирующих признаков. Карликовые производители и близкая к ним по размеру молодь хорошо обособлены от фенона своего вида и фенонов других видов. Несмотря на известную генерализованность особенностей строения черепа, карликовые производители и молодь разных видов гольцов также хорошо различаются (см. табл. 4.5, 4.6). Изучение репродуктивных взаимоотношений крупных и карликовых производителей позволяет уверенно установить видовую принадлежность последних.

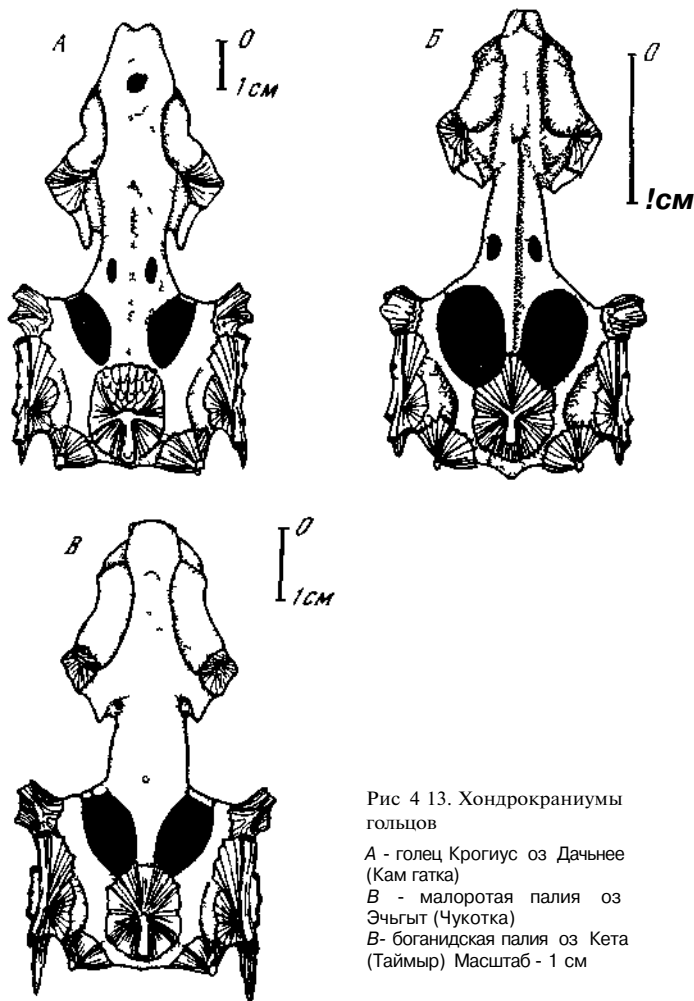


Рис 4 13. Хондрокраниумы
гольцов

А - голец Крогиус оз Дачнее
(Кам гатка)

В - малоротая паляя оз
Эчьгыт (Чукотка)

В- боганидская паляя оз Кета
(Таймыр) Масштаб - 1 см

Таким образом, нейва, мальма и кунджа в бассейне р Охоты, а также кунджа, мальма и белый голец в бассейне р Камчатки представляют собой краниологически обособленные и фенетически компактные системы, видовой ранг которых не вызывает сомнений

4.3. Родственные связи и система гольцов

На собственном материале изучены краниологические особенности большинства выделяемых в настоящее время видов гольцов Голарктики Европейского *S salvelinus* таймырских *S dnjdgini*, *S tolmachoffi*, *S tdimyncus* а также *S jacuticus*, *S levanidovi* изучить не удалось из-за недоступности материала На рис 4 12²⁷ изображены хрящевые

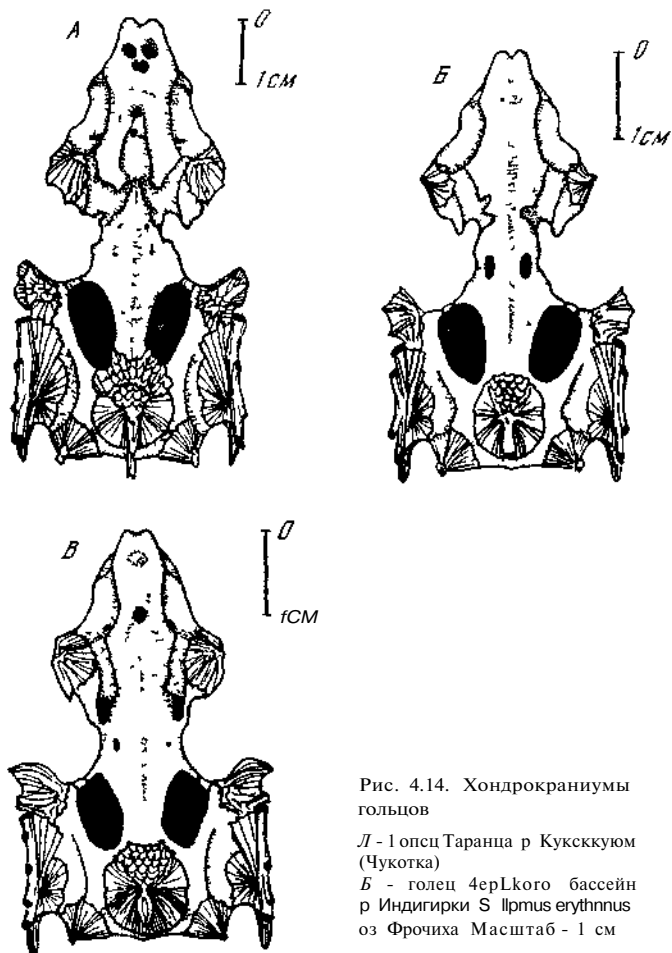


Рис. 4.14. Хондрокраниумы
гольцов

А - 1 опси Таранца р Кукскуюм
(Чукотка)

Б - голец 4ерLкого бассейн
р Индигирки *S lprmus erythnnus*
оз Фрочиха Масштаб - 1 см

череп и некоторые кости черепа различных видов гольцов Палеарктики

Сравнительно-морфологическое исследование гольцов по унифицированному комплексу из 60 краниологических признаков (табл 4 5, 4 8 4 9) показывает, что виды и формы гольцов Палеарктики отличаются друг от друга мозаикой краниологических признаков (Глубоковский и др , 1979, Глубоковский, Черешнев, 1981) Для получения целостной картины их взаимной фенотипической обособленности вычисляли интегральные оценки парных различий на основе квадрата евклидова расстояния (табл 4 10) и построили по матрице различий методом средней связи древовидный граф (рис 4 28)

Анализируя матрицу различий и фенограмму, можно сделать следующие выводы

Таблица 4.9. Кранпо юшчские особенности (в баттах от 0 до 4) различных видов и форм гольцов Пиллеарктнки

ОГЬ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	ю	II	12	П	14	15	16	17	IX	19	20
1 - S ic.pc.chim	2	0	4	0	4	0	2	2	4	0	0	2	0	2	0	4	1	1	2	0
2 - i alpiius	2	0	2	0	3	0	0	2	4	0	0	0	0	4	2	2	2	4	2	2
3 - S alpnius	2	0	4	0	4	2	2	2	4	1	0	3	0	2	0	4	0	2	2	0
4 - S alpinus	2	0	4	0	4	0	0	2	4	0	0	2	0	2	0	4	0	2	2	0
1 - S alpinus	2	0	4	0	4	2	1	2	3	1	0	1	1	3	0	3	0	3	2	0
6 - S a ciythiinus	2	0	4	0	4	0	0	2	2	0	0	2	0	2	0	4	0	4	2	0
7 - S bogamdae	1	2	0	1	2	0	1	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0
8 - S c^etskii	4	0	4	0	4	2	2	2	4	0	0	0	4	2	2	4	2	2	2	2
9 S tuanel/1	4	2	4	2	1	1	1	3	4	4	4	3	3	4	3	4	4	3	3	2
10 - S inalma	3	1	2	1	2	1	1	0	4	1	1	1	1	4	2	2	3	2	2	1
11 - S malma	2	2	2	1	2	1	2	0	4	1	0	1	1	3	2	2	2	2	2	2

Примечание: Оозначише форм 1 - ТВВ Част озеро (КОЛЬСКИМ П ОВ) 2 - проч р Брагги я (Шшшоерп.н) ^ - т>в р Рында (КОЛЬСКИЙ п ов) 4 - про\ р К црт
 •> - т>в ОJ Кет I (Нимыр) 6 ~ т\в оз Фротпхд 7 - ТВВ Кета (Таймыр) ^ |\в р Индигирка 9 - про\ р ^ Н\Н 10 - прох р Чаун II про\ оз А.чччч
 (Ч\котка) С\болн I ит\ит. признаков - см ТЮТ 1 2

Окончание таблицы 4.9

ОТЕ	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1 - <i>S. lepechini</i>	3	2	2	4	0	1	2	0	4	2	0	0	0	1	0	0	1	2	0	2
2 - <i>S. alpinus</i>	2	1	1	3	0	2	2	0	4	4	0	0	2	0	0	3	1	2	1	2
3 - <i>S. alpinus</i>	2	3	1	3	3	1	3	0	4	4	1	0	1	0	0	1	0	2	0	2
4 - <i>S. alpinus</i>	2	4	2	4	2	0	2	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
5 - <i>S. alpinus</i>	2	2	0	0	0	1	3	0	4	4	0	1	0	2	0	1	1	2	1	1
6 - <i>S.a. erylhrinus</i>	2	2	2	4	0	2	2	0	4	4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
7 - <i>S. boganidae</i>	2	1	0	0	0	3	0	0	4	4	2	0	4	4	1	1	3	1	2	1
8 - <i>S. czerskii</i>	2	2	0	0	0	2	0	0	4	4	2	0	2	2	2	0	2	2	0	2
9 - <i>S. taranetzi</i>	4	3	2	3	0	2	3	0	0	1	2	2	2	1	3	3	2	3	3	4
10 - <i>S. malma</i>	3	3	1	0	0	1	1	0	2	2	2	3	2	1	3	1	1	1	1	2
11 - <i>S. malma</i>	2	2	3	0	0	2	0	0	2	2	4	2	3	2	3	0	0	2	2	2

Окончание таблицы 4.9

ОТЕ	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
1 - <i>S. lepechini</i>	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	0	2	2	2	0	1	1	2	3	2
2 - <i>S. alpinus</i>	1	0	0	1	1	2	0	0	4	0	2	2	2	2	1	0	0	2	4	1
3 - <i>S. alpinus</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	2	1	2	1	2	0	0	0	0	2	3	2
4 - <i>S. alpinus</i>	0	0	0	2	0	2	0	0	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	4	2
5 - <i>S. alpinus</i>	1	0	0	0	2	2	0	1	1	0	2	1	2	1	0	1	1	2	3	2
6 - <i>S.a. erythrinus</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	2	2	2	0	0	0	2	4	0
7 - <i>S. boganidae</i>	0	0	1	1	2	1	0	0	1	2	2	0	3	2	0	0	0	2	3	1
8 - <i>S. czerskii</i>	2	0	2	0	2	2	0	0	2	2	0	2	0	2	4	0	0	4	2	2
9 - <i>S. taranetzi</i>	2	4	2	3	3	1	1	0	3	1	2	1	2	1	3	3	1	2	1	2
10 - <i>S. malma</i>	1	1	0	3	3	1	0	1	3	1	2	1	2	2	1	1	0	3	2	1
11 - <i>S. malma</i>	2	2	0	4	2	2	0	1	3	2	2	2	2	2	0	0	0	3	2	1

1. Изученные гольцы разделяются на две группы видов - "арктическую" и "тихоокеанскую".

2. К "арктической" группе принадлежат все популяции гольцов, обитающие в бассейне Северного Ледовитого океана (изоляты арктического гольца и его подвид из оз. Фролиха, палия из Масл-озера, голец Черского, боганидская палия), а также некоторые формы гольцов из бассейна Тихого океана - голец Таранца, нейва, голец Крогиус и эндемичный голец из оз. Начикинского на Камчатке. Наиболее обособлен голец Крогиус.

3. "Тихоокеанская" группа включает различные формы мальмы, белого гольца и кунджи, а также эндемиков оз. Кроноцкого - гольца Шмидта и длинноголового гольца. Наиболее обособлена кунджа.

4. Судя по пороговому популяционному критерию (E-70), величина которого обоснована в разделе 4.2, самостоятельными видами гольцов можно считать арктического гольца, боганидскую палию, гольца Черского, гольца Таранца, гольца Крогиус, мальму, кунджу, белого гольца, гольца Шмидта и длинноголового гольца.

5. Нейва и эндемичный голец оз. Начикинского фенетически близки друг к другу и к гольцу Черского (E колеблется от 51 до 67) и потому формально могут рассматриваться как тихоокеанские подвиды последнего вида. К этой группе также близок голец Таранца (E от 64 до 111), который широко распространен как на арктическом, так и на тихоокеанском побережье Чукотского полуострова (см. табл. 4.9). К гольцу Таранца, в свою очередь, фенетически близок (см. табл. 4.10) голец Крогиус (E139). Видимо, можно говорить о близком родстве перечисленных видов и форм гольцов, заселяющих восточный сектор Арктики, бассейн Берингова моря, а также отдельные озера Камчатки и охотоморского побережья материка.

6. Большинство изолятов арктического гольца, включая подвид *S. alpinus erythrinus* из оз. Фролиха (бассейн оз. Байкал), различаются в диапазоне E от 35 до 70. Исключение составляет наиболее северная из всех исследованных популяция проходного арктического гольца из оз. Браттега (Шпицберген), отличия которой от других членов данного фенона колеблются в пределах E от 68 до 92 и в четырех случаях из пяти превышают порог E=70. С другой стороны, палия *S. lereshini* безоговорочно включается в фенон арктического гольца (E от 40 до 61) и потому должна рассматриваться в рамках этого вида.

7. Популяции проходных гольцов Палеарктики формируют пять фенонов, масштаб различий между которыми заметно превышает (E от 105 до 325) пороговое для дифференциации видов гольцов значение E=70: арктический голец, голец Таранца, кунджа, мальма, белый голец.

Результаты фенетической группировки дают основания для уточнения границ ареала некоторых видов гольцов, имеющих проходные экотипы. Известно (Черешнев, 1978, 1981, 1982; Глубоковский и др., 1979), что мальма распространена на значительной территории арктического побережья Азии к западу от Берингова пролива. Не исключено, что здесь ареал мальмы совпадает с распространением

Таблица 4.10. Оценки многомерных парных различий комплекса из 60 краниологических признаков по квадрату евклидова расстояния у разных видов и форм гольцов Палеарктики

1. <i>S. alpinus</i>	0											
2. <i>S. alpinus</i>	85	0										
3. <i>S. lepechi-</i> ... III	92	49	0									
4. <i>S. alpinus</i>	72	35	40	0								
V. <i>S. alpinus</i>	68	59	44	44	0							
6. <i>S. alpinus</i>	75	51	61	70	67	0						
7. <i>S. bogani-</i> dae	133	153	153	179	159	120	0					
8. <i>S. czerskii</i>	126	131	128	140	140	102	158	0				
9. <i>S. tarantzi</i>	105	128	129	135	157	108	118	111	0			
10. <i>S. malma</i>	252	293	268	297	310	271	345	268	187	0		
U. <i>S. malma</i>	254	296	288	302	330	286	355	254	209	30	0	
12. <i>S. malma</i>	224	277	264	288	300	263	325	252	11A	28	38	
13. <i>S. malma</i>	227	282	267	301	297	262	324	249	179	33	45	
14. <i>S. leuco-</i> maenis	221	266	227	250	247	241	312	259	202	199	203	
15. <i>S. albus</i>	261	280	280	325	319	270	380	261	181	159	167	
16. <i>S. albus</i>	261	274	280	299	327	274	364	271	176	171	178	
17. <i>S. albus</i>	250	264	269	293	308	254	345	237	172	143	147	
18. <i>S. schmidri</i>	216	197	232	230	254	216	293	226	147	158	172	
19. <i>S. krono-</i> cius	342	337	300	348	368	328	327	304	236	132	155	
20. <i>S. malma</i>	264	298	283	303	319	282	330	257	196	17	23	
21. <i>S. krogiu-</i> Sae	176	235	208	256	244	159	207	204	139	219	262	
22. <i>Salvelinus</i> ... sp.	100	97	100	138	128	71	114	67	103	320	338	
23. <i>S. malma</i>	210	240	234	254	274	238	319	218	153	36	38	
24. <i>S. neiva</i>	113	104	109	107	123	74	128	53	84	263	273	
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	

тихоокеанских лососей — кеты и горбуши, как это наблюдается на арктическом побережье Аляски, где эти лососи и мальма совместно встречаются к востоку от Берингова пролива вплоть до устья р. Маккензи (Dymond, 1940; Берг, 1948; Андрияшев, 1954; Walters, 1955; McPhail, 1961; McPhail, Lindsey, 1970; Hart, 1973; Scott, Crossman, 1973). Поскольку на арктическом побережье Азии западную границу ареалов кеты и горбуши проводят по р. Лене (Берг, 1927, 1948; Борисов, 1928; Андрияшев, 1954; Кириллов, 1972; Смирнов, 1975), возможны находки мальмы и к западу от Чаунской губы. Отсутствие значительных по протяженности миграций у мальмы позволяет предполагать существование в арктических морях популяций, не покидающих полярные акватории и нагуливающих в этих районах, в то время как кета и горбуша для нагула мигрируют в Тихий океан. Существованию арктических популяций мальмы наряду с относительной ограниченностью нагульных миграций (Seikichi, 1975) способствует также привязанность ее к родной реке - "хоминг" (Armstrong, 1974), аналогичный таковому У лососей.

Примечание. Обозначение форм: 1 - прох., р. Бритгера (Шпицберген); 2 - тув., р. Рында (п-ов); 3 - тув., Масл-очеро (Кольский п-ов); 4 - прох., р. Кара; 5 - тув., оз. Фролиха; 6 - тув., оз. Кета (Таймыр); 7 - тув., оч. Кета; 8 - тув., р. Индигирка; 9 - прох., р. Кукеккуюм (Чукотка); 10 - прох., р. Кукеккуюм; 11 - прох., р. Анадырь; 12 - прох., р. Камчатка. 13 - тув., р. Камчатка; 14 - прох., и тув., р. Камчатка; 15 - прох., р. Камчатка; 16 - тув., р. Камчатка; 17 - тув., оз. Кроноцкое. 18 - тув., оз. Кроноцкое; 19 - тув., оз. Кроноцкое; 20 - прох., р. Кроноцкая; 21 - тув., оз. Дальнее (Камчатка); 22 - тув., оз. Начкинское (Камчатка); 23 - прох., р. Кухтуи; 24 - тув., оч. Уега (басе. р. Охоты)-

0												
15	0											
193	190	0										
141	132	178	0									
149	144	162	16	0								
133	135	172	34	42	0				/			
126	129	199	75	75	87	0						
150	159	215	243	242	211	236	0					
25	32	194	156	164	140	147	131	0				
204	205	263	205	211	201	214	244	247	0			
282	291	287	291	281	266	240	350	331	160	0		
28	35	196	176	147	152	132	148	27	217	263	0	
228	250	254	272	26X	245	209	289	260	183	51	233	0
12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.

Границы ареала гольца Таранца в бассейне Северного Ледовитого океана пока не уточнены, но весьма вероятно, что популяции этого вида широко распространены в восточном секторе Арктики. На азиатском побережье Полярного бассейна, кроме рек Ионивеем, Амгуэма и Чуан, голец, фенетически идентичный *S. taranetzi*, известен из р. Балыктах на о-ве Котельный - рисунок черепа этого гольца приведен в работе Г.Х. Шапошниковой (1971, рис. 6), а таксономически значимые признаки его хондрокраниума и костей черепа изучены нами. Г.Х. Шапошникова (1971. С. 14), отмечая значительную разницу между гольцом о-ва Котельный и *S. alpinus* из р. Сибирча по форме «Упраэтноида, верхнечелюстных, межчелюстных и некоторым другим особенностям строения черепа, не обсуждает таксономической значимости этих различий, вероятно, потому, что "... ревизия рода *Salvelinus* входит в задачу" этого автора, и оставляет гольца о-ва Котельный !! Рамках *S. alpinus*. В бассейне Берингова моря популяции гольца Таранца обитают в реках Кукеккуюм, Сеутакан, Эргувеем, Курупкан, оз. Аччен и озерах залива Св. Лаврентия (Черешнев, 1976, 1978,

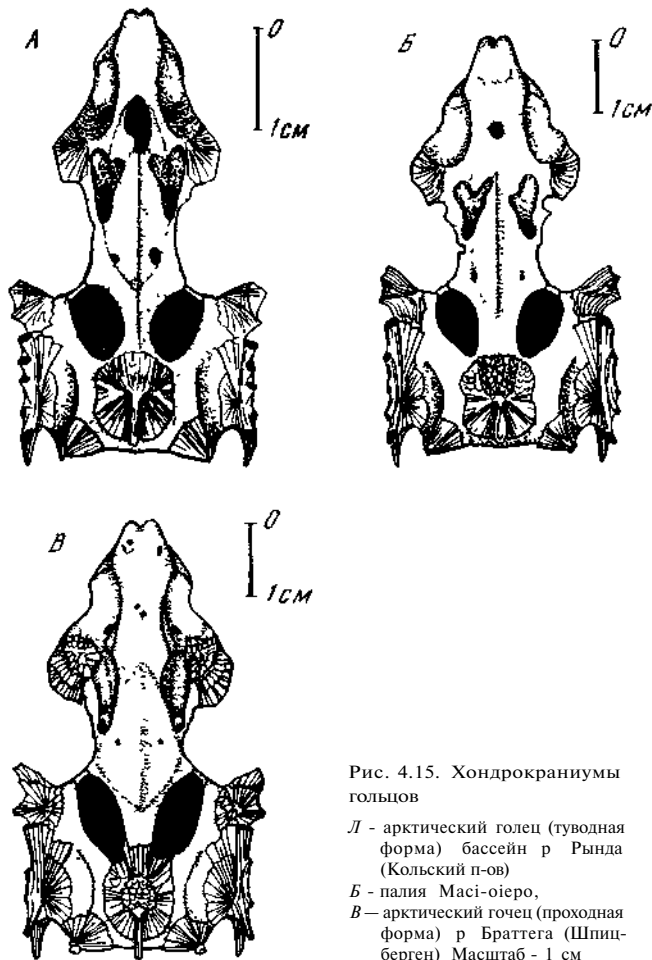


Рис. 4.15. Хондрокраниумы гольцов

А - арктический голец (туфовая форма) бассейн р Рында (Кольский п-ов)

Б - палия Масі-оіеро,

В - арктический голец (проходная форма) р Браттега (Шпицберген) Масштаб - 1 см

1978а; Глубоковский и др., 1979). Судя по фотографии из книги Д. Макфейла и К. Линдси (McPhail, Linsey, 1970), голец Таранца естъ на Аляске; в работах американских ихтиологов он фигурирует под названием "арктический голец *S. alpinus*". По таксономическим признакам голец Таранца сходен с "восточной" формой (McPhail, 196D арктического гольца Аляски (Черешнев, 1978, 1978а, 1979)

В связи с обнаружением проходной мальмы в бассейне рек Чаунской губы, т.е. на значительном удалении от Берингова пролива, мы убеждаемся в правильности высказанного ранее предположения о идентичности мальмы и "запад-ноберингийской" формы арктического гольца Аляски (Черешнев, 1979), выделяемой внутри этого вида Д. Макфейлом (McPhail, 1961). Как известно, "западноберингийская" форма *S. alpinus* таксономически не отличается от мальмы (McCart. 184

Рис. 4.16. Кости черепа белого гольца из оз. Кронуцкое
Масш" б - 1 см

Craig, 1971, McCait, Bain, 1974; Craig, 1978), сходна с ней экологией и структурой популяций (Черешнев, 1979). Однако эта форма гольца не обнаружена в водоемах сопредельной с Аляской Чукотки (Черешнев, 1976, 1978, 1978а, б, 1979).

Фенетическая обособленность *S. albus*, *S. malma*, *S. leucotaenis*, *S. alpinus* и *S. taranetzi* указывает на их возможный видовой ранг. При этом различия между перечисленными формами по унифицированному комплексу из 60 краниологических особенностей весьма устойчивы, ни в одном из исследованных районов не были обнаружены экземпляры гольцов, фенотипы которых занимали бы промежуточное положение между выделяемыми фенонами. Анализ популяций гольцов из районов симпатрии в реках Чаун, Сеутакан, Кукеккуюм, в зал Лаврентия и в оз. Аччен, где обитают проходные *S. malma* и *S. taranetzi*, в бассейнах рек Амгуэма и Эргувеем, где совместно встречаются *S. malma*, *S. taranetzi*, *S. alpinus*, в бассейнах рек Камчатка и Кронуцкая, где обитают *S. malma*, *S. albus* и *S. leucotaenis* - также подтверждает вывод о видовой самостоятельности арктического гольца, гольца Таранца, мальмы, кунджи и белого гольца, которые надежно различаются здесь не только особенностями морфологии, но и экологии и нерестового поведения. Перечисленные виды гольцов репродуктивно изолированы и не дают гибридных форм с промежуточным фенотипом (Черешнев, 1976, 1977а, б, 1978, 1978а, б, 1979). Глубоковский и др., (1979), т.е. представляют собой несомненные биологические виды, исходя из трех критериев - порогового популяционного, репродуктивной изоляции, маркеров изолирующих барьеров (см главу 6).

Построение естественной системы рода *Salvehnus* должно основываться на реальных оценках родственных отношений гольцов. Как видно из фенограммы (рис. 4 28), по особенностям строения черепа *Uranetzi* близок к *S. alpinus*, тогда как мальма более сходна с кунджей и белым гольцом. Напомним, что фенограмма не идентична

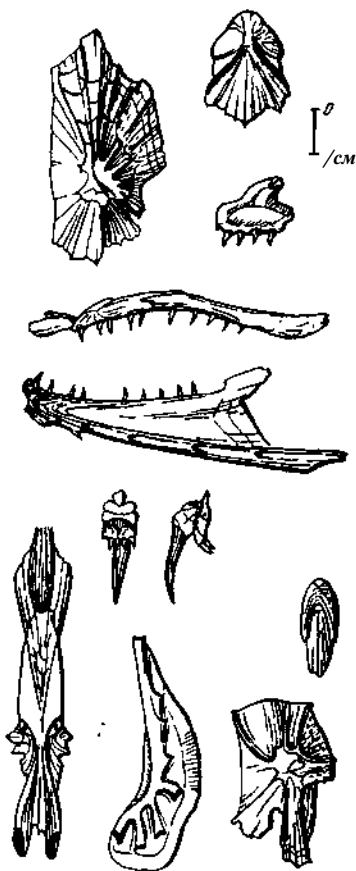
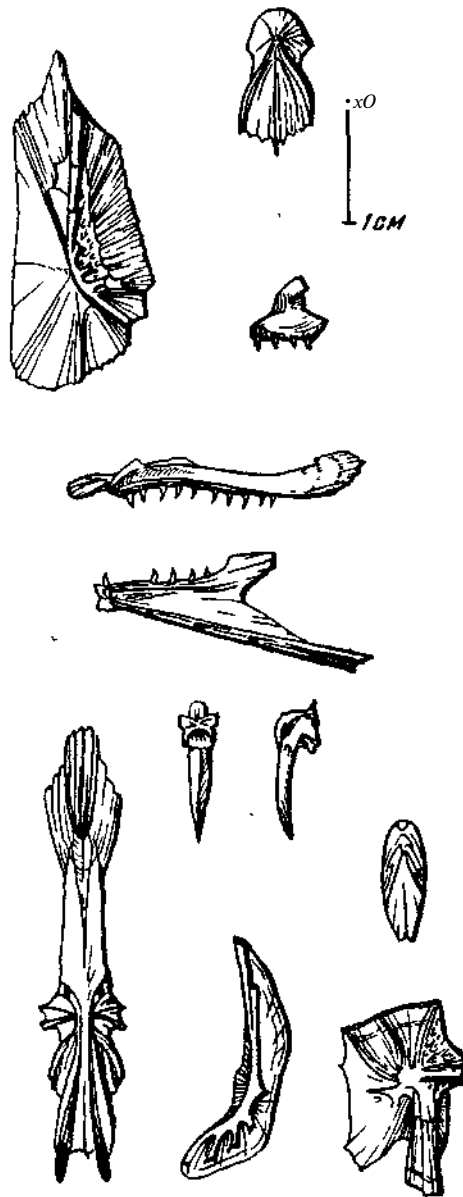


Рис. 4.17. Кости черепа го им.
Шмидгайзоз Кронцокос

Масштаб - [см



филограмме, поскольку в ней отражены только фенетические связи между сравниваемыми формами, но не учтены направления и последовательность их дивергенции. Для уточнения этих моментов эволюции форм необходимо привлечь некоторые кладистические приемы (Hennig, 1966), плодотворность применения которых в систематике гольцов была уже продемонстрирована ранее (Глубоковский, 1977в).

Ближайшими родственниками гольцов, как показано в главе 2, являются лососи рода *Salmo* и таймени рода *Hucio*. Предковые и производные состояния устанавливали отдельно для каждого признака унифицированного комплекса на основе сопоставления гомологичных особенностей строения черепа всех изученных нами видов гольцов и наиболее генерализованного представителя рода *Salmo* - кумжи, а также близких ей видов.

Соответственно этому подходу, который более детально раскрыт в ра-

боте М.К. Глубоковского и И.А. Черешнева (1981), плезиоморфным" (предковыми) для гольцов состояниями используемых признаков нужно считать те из них, которые в табл. 4.5, 4.8, 4.9 обозначены как 0. Абсолютные числа производных черт строения черепа для *S. alpinus*, *S. taranetzi*, *S. Icucomaenis*, *S. malma*, *S. albus*, а также числа общих дл*

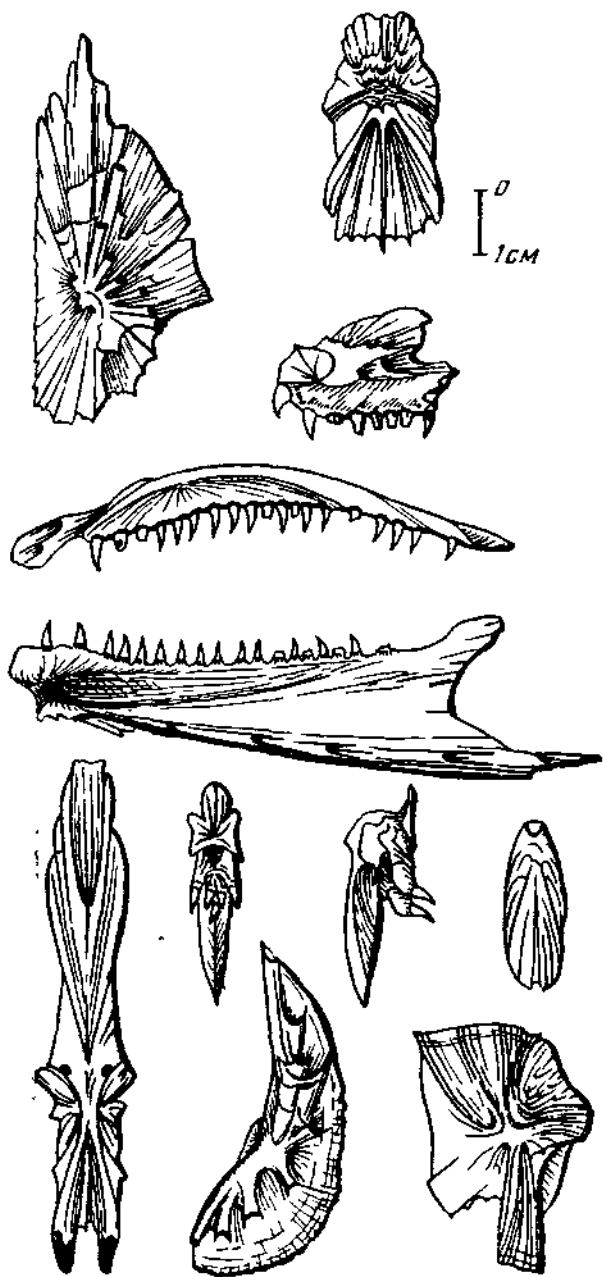


Рис. 4.18. Кости черепа длинноголового гольца *G. crassiceps* О. Кронцкое

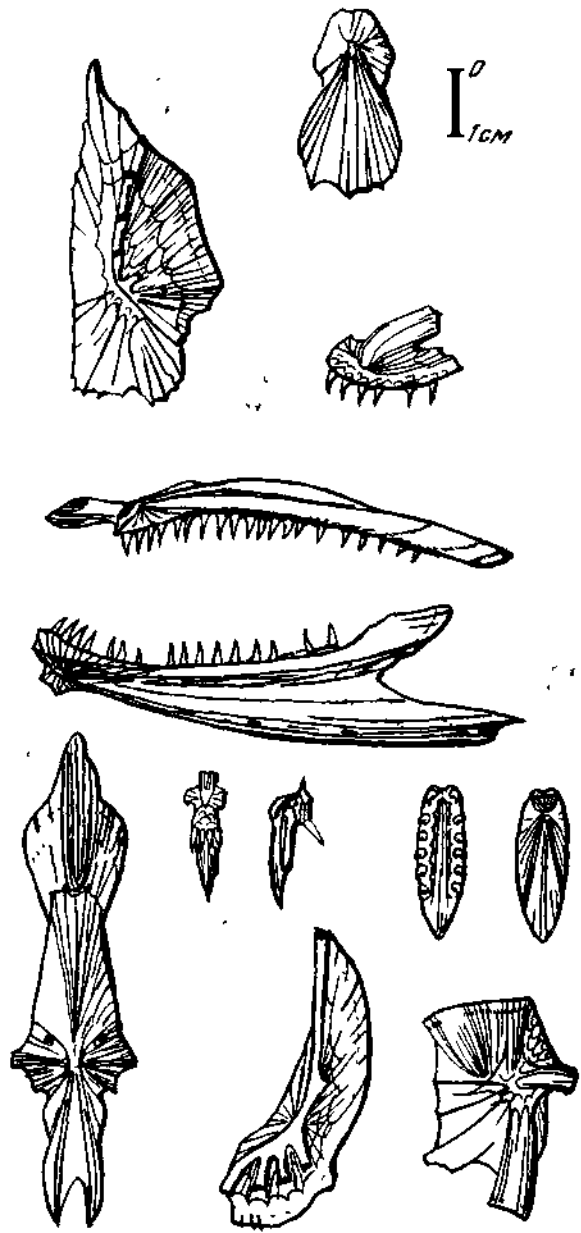


Рис. 4 19. Кости черепа гольца Крогиус из оз Дальнее (Камчатка)

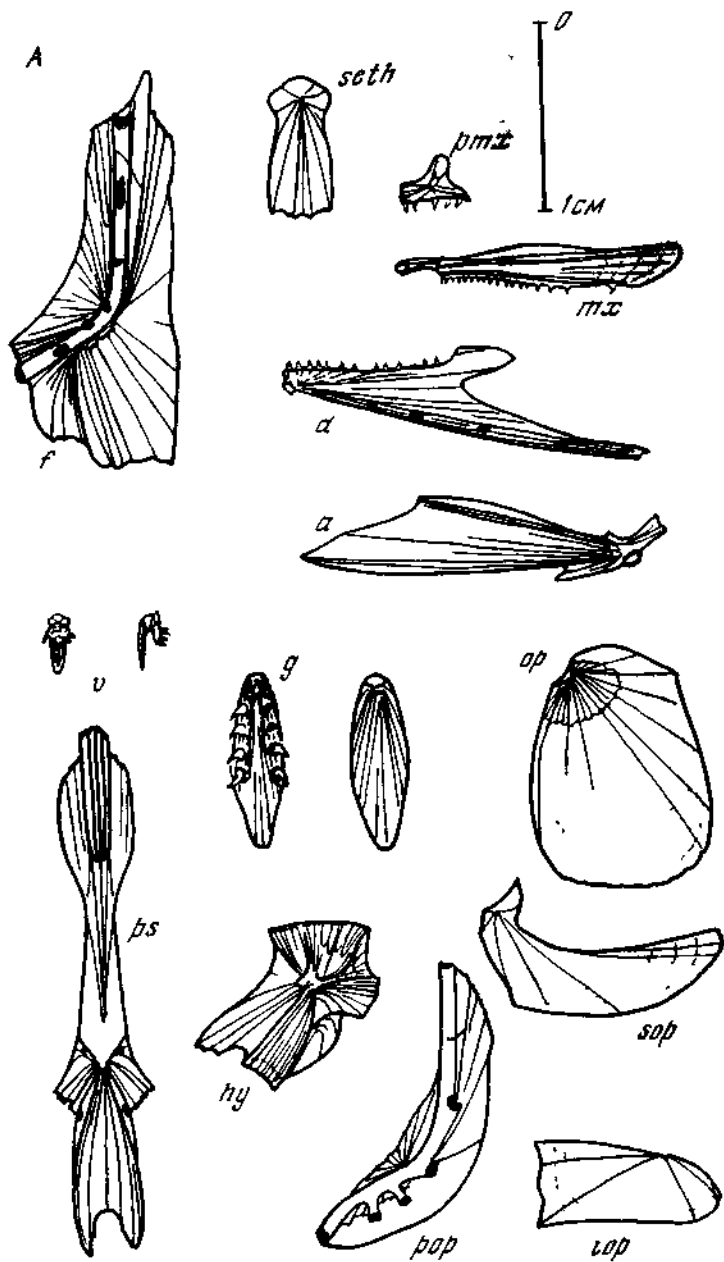
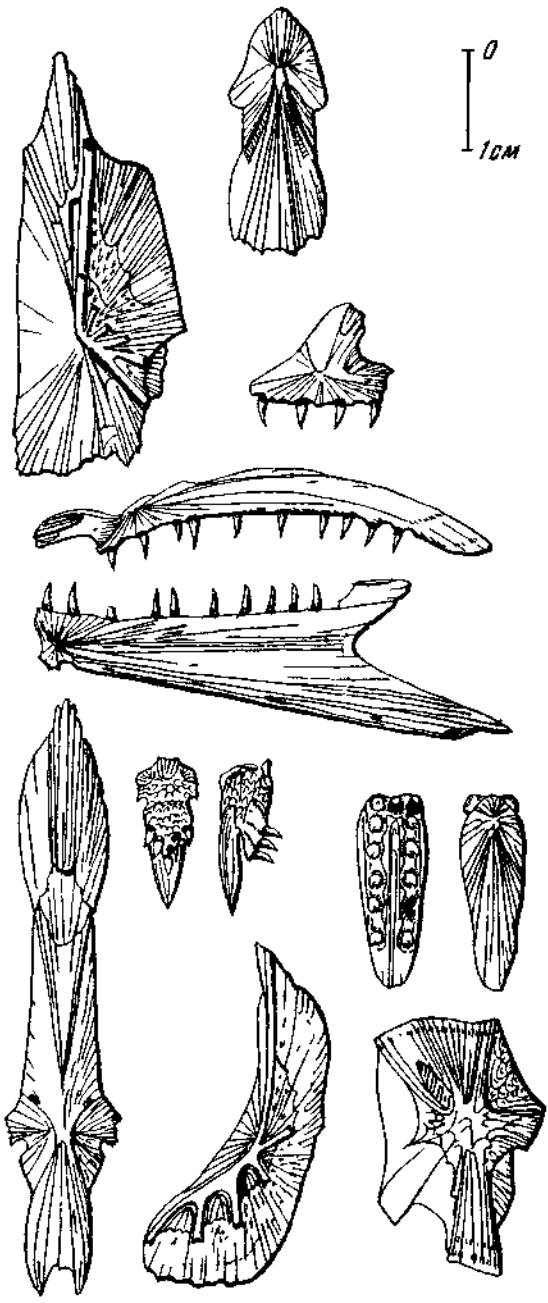


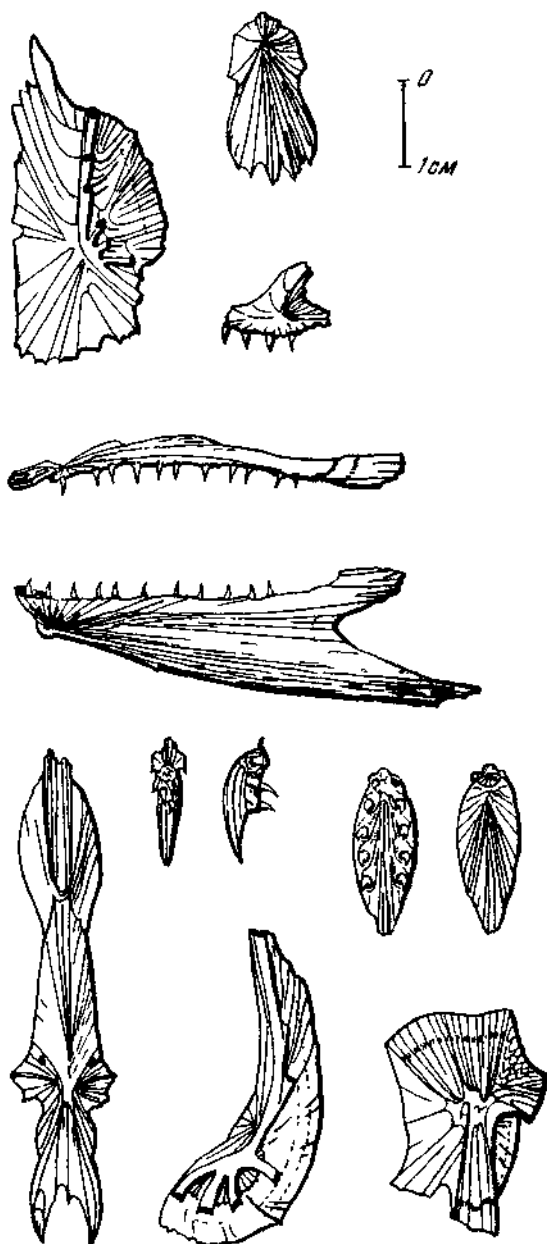
Рис. 4.20. Кости черепа малоротой палии из оз Эльгыт (Чукотка)



0
1 см

Рис. 4.21. Кости черепа б., ганидской палии из оз. Кет₄ (Таймыр)

Рис. 4.22. Кости черепа
гольца Таранца из р. Ку-
кекунсиМ (Чукотка)



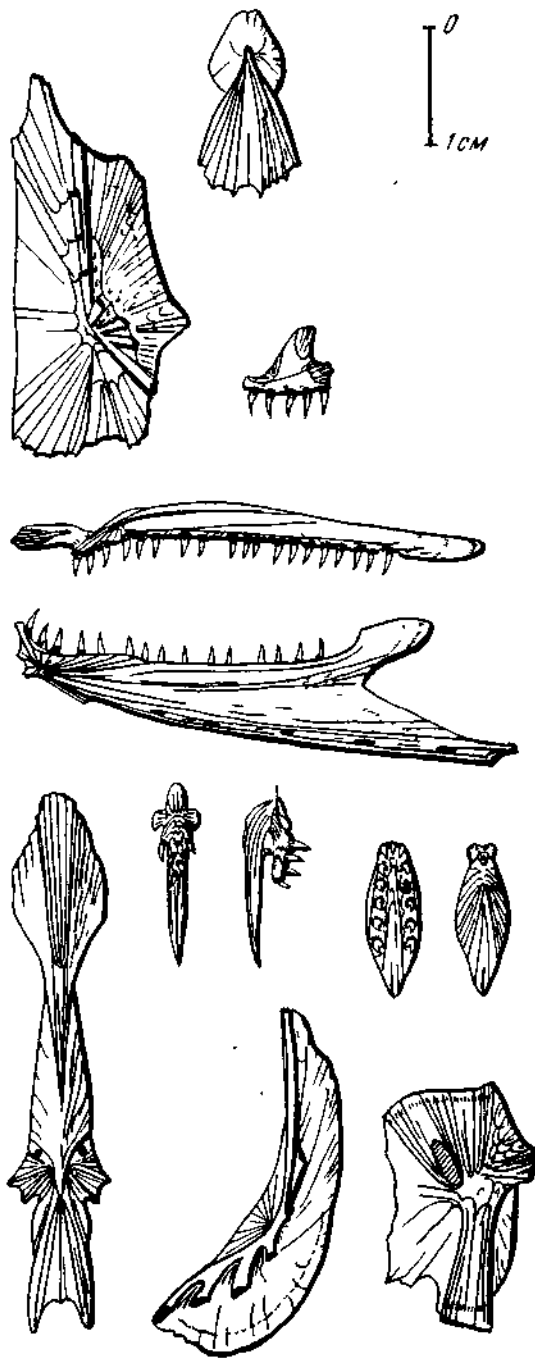
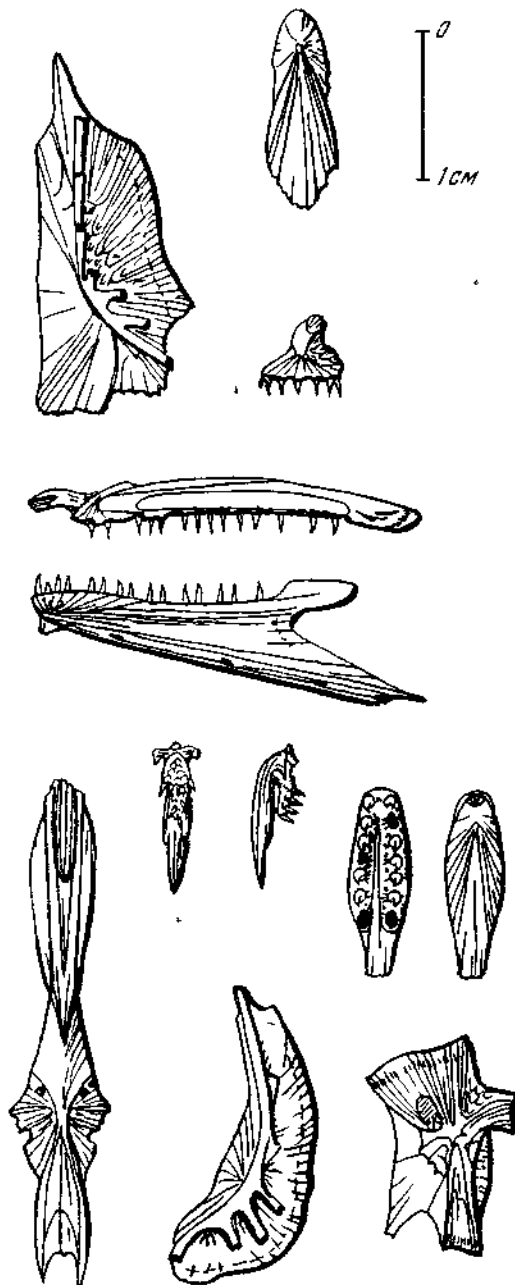


Рис. 4.23. Кости черепа го
льда Черского из бассей
р Индигирки

Рис 4.25 Кости черепа т\ водной формы арктического гочья из бассейна р РыщД₀ (Кольским п ов)



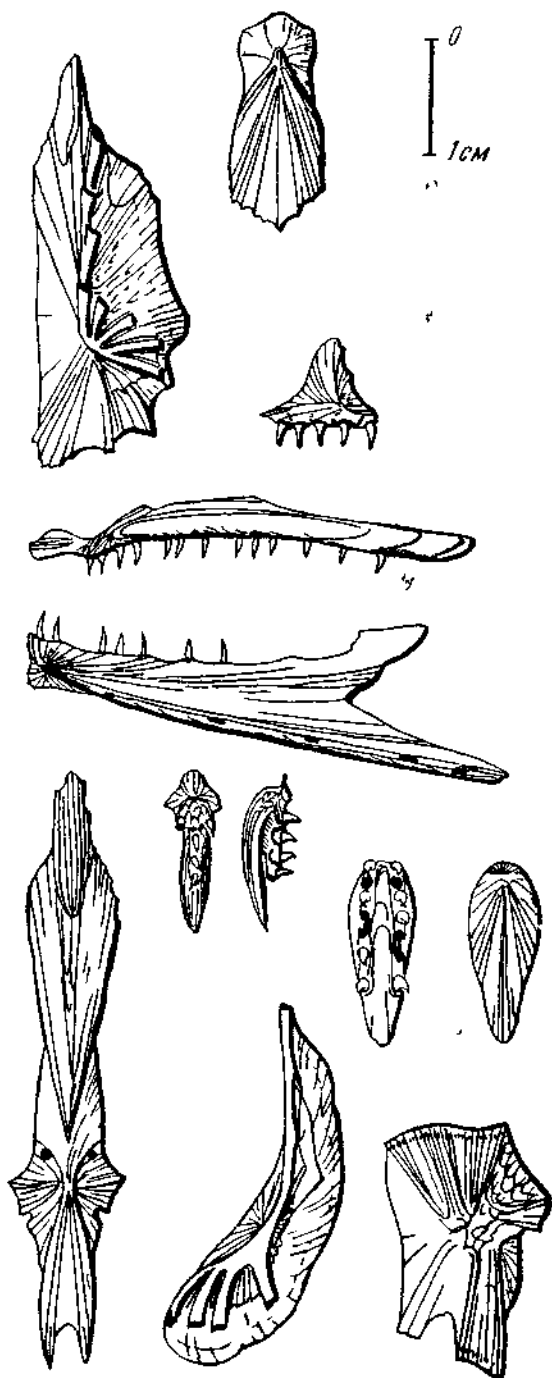
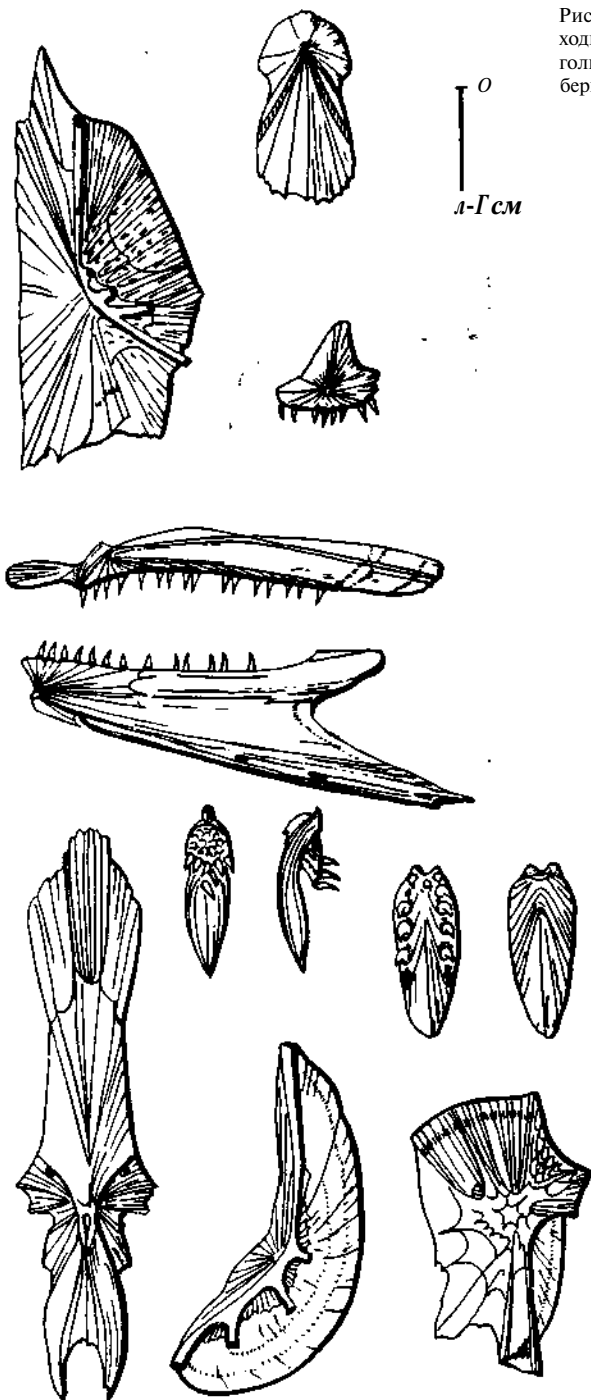


Рис. 4.27. Кости черепа про-
ходной формы арктического
гольца из р. Браттега (Шпиц-
берген)



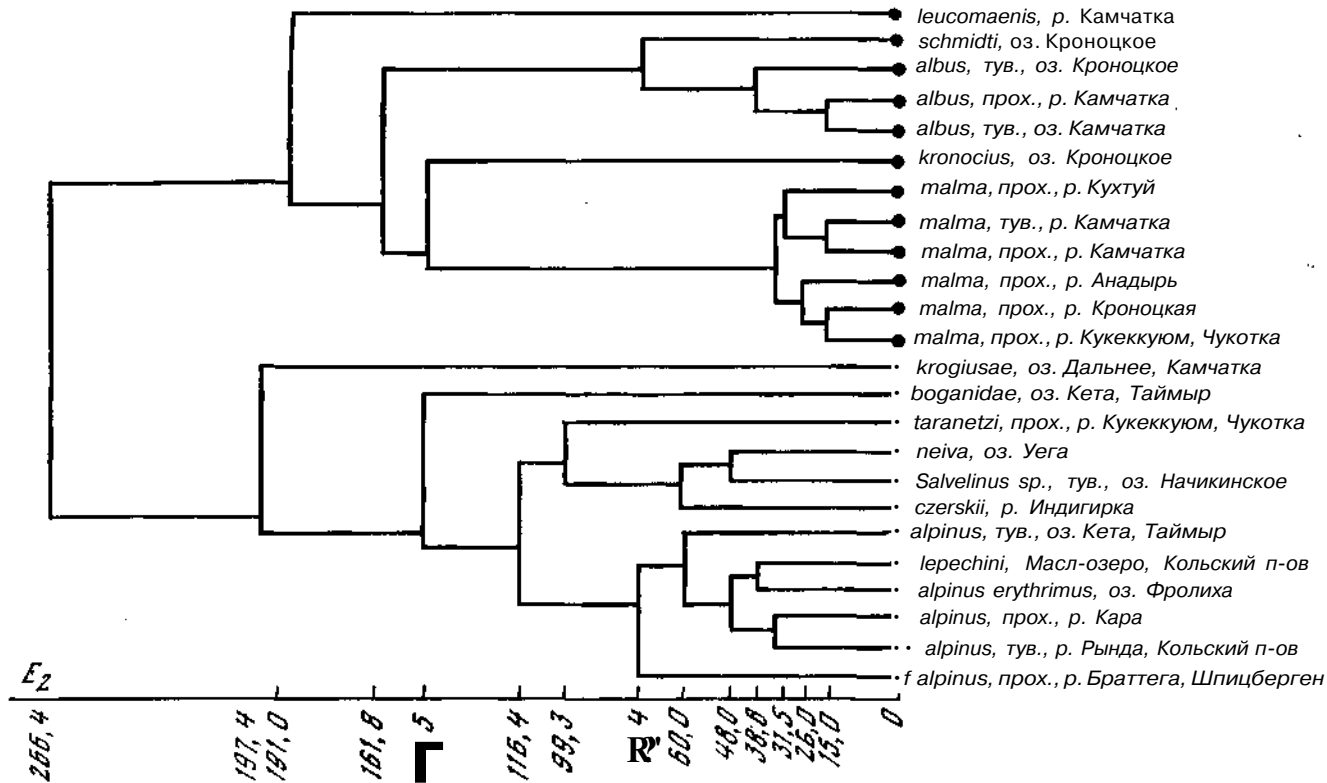


Рис. 4.28. Древоидный граф различных видов и форм гольцов Палеарктики (в пространстве 60 краниологических признаков)

По оси - квадрат евклидова расстояния

Таблица 4.11. Число синапоморфий (ниже диагонали) и синплезиоморфий (выше диагонали) у видов голецов Палеарктики, имеющих проходные экотипы (по комплексу (у краниологических признаков). По диагонали в скобках - общее число апоморфных (над чертой) и плезиоморфных (под чертой) признаков (из 60) у данного вида

1. Белый голец	(28/15)	6	7	8	10
2. Мальма	18	(26/12)	8	10	11
3. Кунджа	13	12	(18/28)	15	15
4. Гонец Таранца	6	10	5	(11/24)	27
5. Арктический голец	5	5	3	3	(10/30)
	1.	2.	3.	4.	5.

Таблица 4.12. Число апоморфных (А), плезиоморфных (П) признаков и индекс продвинутой ости (ИП) у различных видов и форм голецов Палеарктики (по комплексу 60 краниологических признаков)

№	Вид, форма	А	П	ИП
1.	Гонец Таранца, проходная	11	24	0.46
2.	Кунджа, проходная	18	28	0.64
3.	Белый голец, проходная	28	15	1.87
4.	Белый голец, туводная	27	16	1.69
5.	Мальма, проходная	26	12	2.17
6.	Мальма, туводная	25	12	2.08
7.	Арктический голец, проходная	10	30	0.30
8.	<i>S. lereschmi</i> , туводная	8	34	0.24
9.	<i>S. alpinus erythrinus</i> , туводная	8	33	0.24
10.	Боганидская паляя, туводная	10	39	0.47
П.	Гонец Черского, туводная	10	21	0.48
12.	Нейва, туводная	14	30	0.47
13.	Гонец Крогиус, туводная	16	20	0.80
14.	Начикинский голец, туводная	10	28	0.36
15.	Длинноголовый голец, туводная	24	20	1.20
16.	Гонец Шмидта	24	12	2.00
17.	Мальма, проходная молодь	21	23	0.91
IX.	Мальма, туводная, клрлики	20	17	1.18
19.	Нейва, туводная, карлики	14	28	0.50

каждой пары перечисленных видов производных и предковых признаков приведены в табл. 4.1 1. Значения признаков, оцененные в табл. 4.5, 4.8, 4.9 баллами 4 и 3 учитывали как апоморфные, баллами 0 и 1 - как плезиоморфные. Из этих данных видно, что у арктического гольца, гольца Таранца и кунджи доминируют предковые черты строения черепа, а у мальмы и белого гольца - производные, что, видимо, указывает на сравнительно позднее формирование двух последних видов голецов. Большое число общих производных признаков у мальмы и белого гольца свидетельствует о филогенетической близости видов тихоокеанской группы голецов. Малое число общих производных и очень большое число общих предковых черт строения черепа *S. alpinus* и *S. taranetzi* может быть объяснено их сравнительно ранней дивергенцией и дальнейшей независимой эволюцией. Тогда значительное фенетическое сходство *S. taranetzi* и *S. alpinus* (в среднем $E=126$)

двует связывать не с их недавней дивергенцией, а лишь с большим ЧИСЛОМ общих предковых признаков.

Голец Таранца имеет большее, нежели арктический голец, число производных признаков с видами тихоокеанской группы гольцов. Этот факт можно трактовать двояко: либо имеет место конвергентное сходство между гольцом Таранца и видами тихоокеанских гольцов по отдельным особенностям строения черепа, либо дивергенция гольца Таранца и гольцов тихоокеанской группы произошла уже после отделения *S. alpinus* от ствола их общего предка. Последнее предположение представляется более предпочтительным, так как именно предок гольца Таранца - вида гольцов, которые распространены в настоящее время в восточном секторе Арктики. — мог скорее всего проникнуть через Берингов пролив в бассейн Пацифики и дать здесь начало тихоокеанской группе гольцов.

Рассматривая соотношение предковых и производных черт строения черепа у гольцов, удобно ввести интегральный показатель - "индекс продвинутости" (ИП), представляющий собой частное от деления числа апоморфных признаков на число плезиоморфных. Судя по величине ИП у различных видов и форм гольцов Палеарктики (табл. 4.12), таксоны "арктической" группы отличаются низкой филогенетической продвинутостью (ИП от 0,24 до 0,80, в среднем - 0,40). тогда как большинство гольцов "тихоокеанской" группы - высокой (ИП от 0,64 до 2.17. в среднем - 1,66). Наиболее продвинуты в "арктической" группе голец Крогиус (ИП 0,80). голец Черского (ИП 0,48) и нейва (ИП 0,47), в "тихоокеанской" группе - голец Шмидта (ИП 2,00) и мальма (ИП 2.14). Наименее продвинуты различные формы арктического гольца (ИП 0,24-0,30), а в "тихоокеанской" группе - кунджа (ИП 0.64).

Анализ табл. 4.12 также показывает, что величину "индекса продвинутоTM" нельзя связать с образом жизни гольцов (проходной или туводный): среди проходных гольцов имеются таксоны как с высоким (мальма - ИП 2,17; белый голец - ИП 1,87), так и с низким (арктический голец - ИП 0.30; голец Таранца - ИП 0,46) значением данного показателя. Аналогичная картина наблюдается и у туводных гольцов (голец Шмидта - ИП 2,00: палии Кольского полуострова и оз. Фролиха - ИП 0,24). Вместе с тем величина "индекса продвинутости" имеет прямую зависимость от завершенности онтогенетических преобразований черепа, обусловленную в основном ростом рыб. Действительно, молодь и карликовые производители мальмы и нейвы имеют заметно более низкие значения ИП, чем взрослые особи того же вида (см. табл. 4.12). Таким образом, величина "индекса продвинутости" обусловлена как филогенетической, так и онтогенетической компонентами, но, вопреки мнению Е.Д. Васильевой (1980б), не связана со степенью выраженности миграций в жизненном цикле гольцов (проходные или туводные формы).

Для оценки филогенетических связей различных виде[»] гольцов Евразии и Северной Америки использовали несколько другом комплекс, °остоящий из 32 краниологических признаков, каждый из которых был

Таблица 4.13. Частоты морф (А, Б) краниологических признаков гольцов Голарктики и родственных им таксонов (обозначения признаков см. в тексте)

№	Таксон	1А	1Б	2А	2Б
1.	Hucho taimen	0	1,0	1,0	0
2.	Salmo trutta	0,7	0,3	0,6	0,4
3.	SaWethymus	1,0	0	0,7	0,3
4.	S. (Cnistivomer) namaycush	0	1,0	0,7	0,3
5.	S. confluentus	0,3	0,7	0,5	0,5
6.	S. curilus	0,7	0,3	0,5	0,5
7.	S. leucomaenis	0,7	0,3	0,5	0,5
8.	S. cronocius	0,7	0,3	0	1,0
9.	S. albus	0,7	0,3	0,3	0,7
10.	S. schmidti	0,7	0,3	0,3	0,7
П.	S. malma	1,0	0	0	1,0
12.	S. boganidae	0,3	0,7	0,7	0,3
13.	S. taranetzi	1,0	0	0,5	0,5
14.	S. neiva	1,0	0	0,3	0,7
15.	S. czerskii	1,0	0	0,3	0,7
16.	S. alpiius	1,0	0	0,3	0,7
17.	S. (Baione) fontinalis	1,0	0	0,5	0,5
18.	S. krogiusae	1,0	0	0,5	0,5
19.	S. elgyticus	1,0	0	0,7	0,3

N	3А	3Б	4А	4Б	5А	5Б	6А	6Б	7А	7Б
1.	0	1,0	0,5	0,5	0,6	0,4	1,0	0	1,0	0
2.	1,0	0	0,7	0,3	0,6	0,4	1,0	0	0,7	0,3
3.	0	1,0	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0	1,0	0
4.	0	1,0	0,5	0,5	0,6	0,4	1,0	0	1,0	0
5.	1,0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0
6.	1,0	0	0,5	0,5	0,3	0,7	0,4	0,6	1,0	0
7.	1,0	0	0,5	0,5	0,3	0,7	0,4	0,6	0,7	0,3
8.	1,0	0	0	1,0	0	1,0	0	1,0	0	1,0
9.	1,0	0	0,5	0,5	0	1,0	0,4	0,6	0	1,0
10.	1,0	0	0,5	0,5	0,3	0,7	0,4	0,6	0	1,0
11.	1,0	0	0	1,0	0	1,0	0	1,0	0	1,0
12.	0,5	0,5	0,3	0,7	0,7	0,3	1,0	0	0,7	0,3
13.	1,0	0	0,5	0,5	0,3	0,7	0,3	0,4	0,8	0,2
14.	1,0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,7	0,3	1,0	0
15.	1,0	0	0,5	0,5	0,7	0,3	1,0	0	1,0	0
16.	1,0	0	1,0	0	0,7	0,3	1,0	0	0,7	0,3
17.	1,0	0	0,5	0,5	0,7	0,3	0,7	0,3	0,7	0,3
18.	1,0	0	0,5	0,5	0,3	0,7	1,0	0	1,0	0
19.	1,0	0	1,0	0	1,0	0	1,0	0	1,0	0

разбит наиболее естественным образом на две морфы - А и Б (табл. 4.13). Изменчивость каждого таксона по конкретному признаку характеризовали долей особей, идентифицируемых с каждой из морф. Сумма долей А и Б для любого признака равна 1.

В табл. 4.13 использованы следующие признаки (в скобках указаны морфы А и Б).

Продолжение таблицы 4.13.

	8А	8Б	9А	9Б	10А	10Б	ПА	11Б	12А	12Б
1.	1,0	0	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0	1,0	0
2.	1,0	0	0,1	0	1,0	0	1,0	0	1,0	0
3.	1,0	0	0	1,0	0,7	0,3	0,5	0,5	1,0	0
4.	0,7	0,3	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0	1,0	0
5.	1,0	0	1,0	0	0,7	0,3	0,8	0,2	1,0	0
6.	0	1,0	1,0	0	0,5	0,5	1,0	0	0,7	0,3
7.	0,5	0,5	1,0	0	0,5	0,5	1,0	0	0,5	0,5
8.	0	1,0	1,0	0	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0
9.	0,3	0,7	1,0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
10.	0,3	0,7	1,0	0	0,5	0,5	0	1,0	0,5	0,5
11.	0	1,0	0,5	0,5	0	1,0	0	1,0	0,5	0,5
12.	0,7	0,3	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1,0	0
13.	0,7	0,3	0,5	0,5	0,3	0,7	0	1,0	0,5	0,5
14.	0,7	0,3	0,5	0,5	0	1,0	0	1,0	0,5	0,5
15.	0,7	0,3	0,5	0,5	0,7	0,3	0,5	0,5	0,5	0,5
16.	0,7	0,3	0,7	0,3	0,5	0,5	0	1,0	0,5	0,5
17.	0	1,0	1,0	0	0,5	0,5	0	1,0	1,0	0
18.	0,2	0,8	1,0	0	0,5	0,5	0	1,0	0,5	0,5
19.	1,0	0	0	1,0	0,5	0,5	0	1,0	0,5	0,5

№	13А	13Б	14А	14Б	15А	15Б	16А	16Б	17А	17Б
1.	0	1,0	1,0	0	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0
2.	0,7	0,3	0,6	0,4	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0
3.	0,7	0,3	1,0	0	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0
4.	0,5	0,5	0,7	0,3	0,7	0,3	1,0	0	1,0	0
5.	0,5	0,5	0,5	0,5	0,7	0,3	1,0	0	1,0	0
6.	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0	1,0	0	1,0
7.	0,7	0,3	0,3	0,7	0	1,0	1,0	0	0,5	0,5
8.	0,7	0,3	0,3	0,7	0,7	0,3	0,5	0,5	0	1,0
9.	1,0	0	0	1,0	0	1,0	0	1,0	0,5	0,5
10.	0,7	0,3	0,3	0,7	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
П.	1,0	0	0	1,0	0,5	0,5	0,4	0,6	0,5	0,5
12.	0,5	0,5	0,7	0,3	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
13.	0,7	0,3	0,3	0,7	0,5	0,5	0,3	0,7	0,5	0,5
14.	0,7	0,3	0,3	0,7	0,5	0,5	0,3	0,7	0,5	0,5
15.	0,7	0,3	0,3	0,7	0,5	0,5	0,3	0,7	0,5	0,5
16.	0,7	0,3	0,4	0,6	0,3	0,5	1,0	0	1,0	0
17.	0,5	0,5	0,6	0,4	0,7	0,3	1,0	0	1,0	0
18.	0,7	0,3	0,3	0,7	0,5	0,5	0,7	0,3	0,7	0,3
19.	0	1,0	1,0	0	0,5	0,5	1,0	0	1,0	0

Хондрокраниум: 1) вентральный профиль черепа (А - прямой, Б - выпуклый); 2) передний конец роострума (А - не раздвоен, Б - раздвоен); 3) основание роострума (А - высокое, Б - низкое); 4) основание роострума (А - узкое, Б - широкое); 5) роостральная ямка (А - отсутствует, Б - хорошо выражена); 6) передняя этмоидальная Фонтанель (А - отсутствует, Б - хорошо выражена); 7) задняя

Продолжение таблицы 4.13.

№	ISA	18Б	19А	19Б	20А	20Б	21А	21Б	22А	22Б
1.	1.0	0	1.0	0	1.0	0	0	1.0	0	uP 0
2.	1.0	0	0.5	0.5	1.0	0	1.0	0	1.0	0
3.	1.0	0	0.5	0.5	1.0	0	1.0	0	0	1.0
4.	1.0	0	0.7	0.3	1.0	0	0	1.0	0.3	0.7
5.	1.0	0	1.0	0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.2	0.8
6.	0.5	0.5	0	1.0	1.0	0	0.3	0.7	0.4	0.6
7.	0.5	0.5	0.5	0.5	0.7	0.3	0.5	0.5	0.3	0.7
8.	0	1.0	0.5	0.5	1.0	0	0.6	0.4	0	1.0
9	0.5	0.5	1.0	0	0.7	0.3	0.6	0.4	0.6	0.4
К).	0.5	0.5	0.5	0.5	0.7	0.3	0.6	0.4	1.0	0
П.	0	1.0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.6	0.4	0.7	0.3
12	0	1.0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.6	0.4	0.6	0.4
13	0.5	0.5	0.5	0.5	0.6	0.4	0.6	0.4	1.0	0
14.	0.5	0.5	0.5	0.5	0	1.0	1.0	0	1.0	0
15.	0.7	0.3	0.5	0.5	1.0	0	0.6	0.4	0.6	0.4
16.	0.7	0.3	0.6	0.4	1.0	0	0.7	0.3	0.6	0.4
17.	1.0	0	0.5	0.5	1.0	0	1.0	0	1.0	0
18.	0.6	0.4	0.5	0.5	0.7	0.3	1.0	0	0.6	0.4
19.	1.0	0	0.5	0.5	0.7	0.3	1.0	0	0.6	0.4

№	23А	23Б	24Л	24Б	25А	25Б	26Л	26Б	27А	27Б
1.	1.0	0	1.0	0	1.0	0	1.0	0	1.0	0
2	1.0	0	1.0	0	0.7	0.3	1.0	0	1.0	0
3.	1.0	0	1.0	0	0.7	0.3	0.6	0.4	0.6	0.4
4.	1.0	0	0	1.0	1.0	0	1.0	0	1.0	0
5.	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	1.0	0	1.0	0
6	0.5	0.5	0.5	0.5	0	1.0	0	1.0	0.5	0.5
7.	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	1.0	0	1.0	0
8.	0	1.0	0.3	0.7	0.5	0.5	1.0	0	1.0	0
9.	0.5	0.5	0.5	0.5	0	1.0	0.3	0.7	0.3	0.7
К).	0.5	0.5	0.7	0.3	0.7	0.3	0	1.0	0.5	0.5
11.	0	1.0	0.3	0.7	0	1.0	0.5	0.5	0	1.0
12.	1.0	0	0	1.0	0.5	0.5	1.0	0	0.8	0.2
13.	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.3	0.7	0.5	0.5
14.	0.7	0.3	0.7	0.3	0.5	0.5	0.3	0.7	0.5	0.5
15.	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
16.	1.0	0	0.2	0.8	0.7	0.3	0.7	0.3	1.0	0
17.	0.5	0.5	0	1.0	0.5	0.5	0.3	0.7	1.0	0
18.	0.5	0.5	1.0	0	0.3	0.7	0.3	0.7	0.7	0.3
19.	1.0	0	1.0	0	1.0	0	1.0	0	1.0	0

этмоидальная фонтанель (А - отсутствует, Б - хорошо выражена);
 8) медиальные фонтанели (А - отсутствуют, Б - хорошо выражены);
 9) орбитальные крылья этмоидального отдела (А - длинные, Б - короткие); 10) отростки sphenoticum (А - хорошо развиты, Б - редуцированы); 11) наложение pteroticum на sphenoticum (А - имеется, Б - отсутствует).

Окончание таблицы 4.13.

	28А	28Б	29А	29Б	30А	30Б	31Л	31Б	32А	32Б
Г	0	1.0	0	0.5	0.5	1.0	0	0	1.0	0
	1.0	0	0.7	0.3	0.5	0.5	1.0	0	1.0	0
4	0.5	0.5	0.7	0.3	1.0	0	1.0	0	0.7	0.3
	ОН	0.2	0.7	0.3	0.8	0.2	1.0	0	0.3	0.7
V	0	1.0	1.0	0	0.7	0.3	0.7	0.3	0.7	0.3
	0,6	0,4	0,5	0,5	0,5	0,5	0	1,0	0,7	0,3
7	0	1.0	1.0	0	0	1.0	0.5	0.5	0.7	0.3
8	0,4	0,4	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
9	1.0	0	0.5	0.5	0.5	0.5	0	1.0	0.7	0.3
10	1.0	0	0.5	0.5	0.5	0.5	0	1.0	0.7	0.3
11	0,6	0,4	0	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
12	0,6	0,4	0,7	0,3	1,0	0	1,0	0	0,7	0,3
13	0,6	0,4	0,3	0,7	0,7	0,3	0,5	0,5	0,4	0,6
14	0,6	0,4	0,5	0,5	0,5	0,5	0,8	0,2	0	1,0
15	0,6	0,4	0,7	0,3	0,7	0,3	0,5	0,5	0	1,0
16	0,6	0,4	0,5	0,5	1,0	0	0,5	0,5	0,3	0,7
17	1.0	0	1.0	0	1.0	0	0	1.0	0.7	0.3
18	0.7	0.3	0.3	0.7	0.5	0.5	0.3	0.7	0.7	0.3
19	0,6	0,4	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	0,7	0	1,0

Супраэтноид: 12) задний край уровня ethmoidale laterale (А - достигает, Б - не достигает); 13) боковые лопасти головки (А - скошенные, Б - прямые); 14) хвост (А - узкий и длинный, Б - короткий и широкий).

Лобная: 15) передний угол орбитальной лопасти (А - сглажен. Б - резко выражен).

Сошник: 16) рукоятка (А - широкая, Б - узкая); 17) передняя лопасть головки развита (А - слабо, Б - хорошо); 18) дентогенный элемент головки (А - короткий. Б - длинный).

Парасфеноид: 19) орбитальный отдел сравнительно с ЛТМО-идальным (А - мощный. Б - слабый).

Нёбная: 20) относительный размер кости (А - большой. Б - маленький).

Подвесок: 21) передний край (А - прямой, Б - волнообразный).

Рожковидно-гиоидная: 22) передний конец (А - плоский. Б - утолщенный).

Межчелюстная: 23) восходящий отросток направлен (А - вертикально, Б - скошенно); 24) передний край (А - вогнут, Б - прямой).

Верхнечелюстная: 25) каудальная лопасть относительно своей длины (А - высокая, Б - низкая); 26) каудальная лопасть скошена (А - вниз. Б - вверх); 27) дентогенный элемент развит (А - мощно, Б - слабо).

Нижнечелюстная: 28) лопасть восходящего отростка относительно кости (А - длинная, Б - короткая); 29) задняя вырезка (А - глубокая, Б - мелкая).

Я з ы ч н а я : 30) расширение пластинки смещено (А - рострально, Б - каудально).

П р е д к р ы ш к а : 31) вентральная лопасть (А - длинная, Б - короткая); 32) ответвления канала сейсмодатчика системы (А - длинные, Б - короткие).

Данный набор признаков позволяет не только количественно оценить сходство между различными видами гольцов Палеарктики и Неарктики, но также определить устойчивость классификации гольцов после редукции и некоторого изменения набора признаков, а также добавления новых объектов классификации. Заметим, что, несмотря на уменьшение количества признаков до 32-х, новый комплекс краниологических особенностей вполне удовлетворяет требованию формальной классификации (Дородницын и др., 1976), согласно которому число признаков и их дискретных состояний (в нашем случае - $32 \times 2 = 64$) должно в несколько раз превышать число объектов классификации (в нашем случае - 19).

Анализ табл. 4.13 показывает, что виды гольцов по краниологическим признакам различаются мозаично, т.е. классификации, построенные по разным признакам, будут различаться составом формируемых групп. Так, по вентральному профилю черепа (признак 1) от всех остальных видов гольцов отделяются *Salvelinus* (*Cristivomer*) *paucacush*, *S. confluentus* и боганидская паляя; по форме переднего угла орбитальной лопасти лобной кости (пр. 15) обособливаются кунджа и белый голец; по относительной высоте каудальной лопасти верхнечелюстной кости (пр. 25) отделяются *Salvethymus*, голец Шмидта, нейва, голец Крогиус и малоротая паляя. Многомерные оценки сходства видов гольцов одновременно учитывают изменчивость всех 32 признаков и позволяют создать интегральную классификацию

Такие оценки (табл. 4.14) получены на основе многомерного показателя сходства, предложенного Л.А. Животовским (1989). Фенограмма (рис. 4.29), графически представляющая интегральное сходство видов гольцов Голарктики и родственных им таксонов, получена методом средней связи на основе показателя различий, который с точностью до логарифмического преобразования соответствует показателю сходства Животовского. Анализ интегральных оценок (табл. 4.14, рис. 4.29) свидетельствует, что в 32-мерном пространстве морфологических признаков гольцы распадаются на три группы видов: 1) *Cristivomer*, *Salvethymus* и малоротая паляя из оз. Эльгыт, объединяющиеся в один фенон с тайменями и европейскими благородными лососями; 2) *Vaione*, *S. confluentus*, кунджа и виды "арктической" группы гольцов; 3) гольцы "тихоокеанской" группы видов, за исключением кунджи. В первой группе наиболее обособленное положение занимает *Cristivomer*, во второй - *Vaione*, в третьей - длинноголовый голец из оз. Кроноцкого. Показатели сходства (табл. 4.14) видов гольцов варьируют в диапазоне от 0,940 (голец Таранца-голец Крогиус) до 0,535 (мальма-малоротая паляя). В данной системе сравнения масштаб сходства надвидовых таксономических категорий гольцов (подроды *Cristivomer*, *Vaione*) оказался выше, чем величина сходства между видами гольцов "аркти-

Таблица 4.14. Оценки многомерного парного сходства видов гольцов Голарктики и родственных им таксонов по комплексу 32 краниологических признаков (x 10³)

1. Hucho lajmen	1000																		
2. Salmo Inutta	857	1000																	
3. Salvethymus	795	796	1000																
4. Cristivonier	910	871	812	1000															
5. S. confluens	837	849	888	883	1000														
6. S. curilus	623	694	703	719	727	1000													
7. S. leutomaenis	750	829	749	814	898	822	1000												
8. S. kronocius	587	711	646	692	743	810	848	1000											
9. S. albus	591	721	638	668	736	846	816	801	1000										
10. S. ichmidci	631	746	698	712	753	848	813	788	916	1000									
11. S. malma	413	565	606	550	617	754	732	828	855	882	1000								
12. S. boganidae	762	814	861	871	864	778	837	788	772	802	728	1000							
13. S. taranelzi	685	764	806	777	821	848	852	779	868	935	865	878	1000						
14. S. neiva	647	724	747	713	774	775	791	699	804	870	812	836	955	1000					
15. S. czerskii	1111	824	839	837	847	861	862	798	861	888	795	884	948	908	1000				
16. S. alpinus	756	835	846	854	855	750	830	718	778	846	717	877	911	858	921	1000			
17. Baione	715	767	754	803	808	800	799	732	776	879	691	781	833	845	849	886	1000		
18. S. kroguiwie	692	831	788	751	833	844	845	760	854	907	802	832	940	916	919	899	835	1000	
19. S. elgyticus	835	753	845	814	802	643	741	550	599	712	536	766	811	781	829	871	763	786	1000
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.

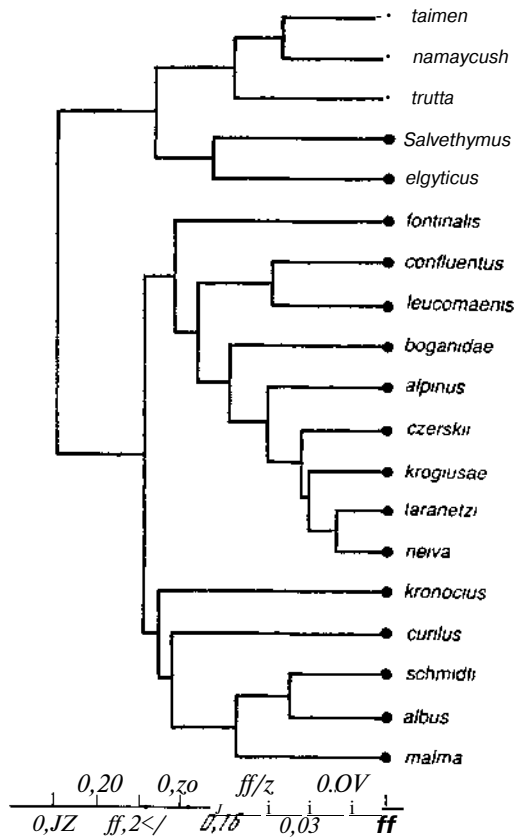


Рис. 4.29. Древоподобный граф различных видов гольца Голарктики и родственных из таксонов (в пространстве 3-х краниологических признаков) По оси - показатель различия

ческой" и "тихоокеанской" группы, например, арктическим гольцом и мальмой (0,803 и 0,717 соответственно). Аналогичное заключение можно сделать относительно масштаба сходства рода *Salvethymib.* который оказался довольно близок к *S. confluentus* (сходство 0,888) боганидской палии (0,861), арктическому гольцу (0,846) и малоротой палии (0,845). Заметим, что на фенограмме (рис. 4.29) *Salvethymiu* объединяется с малоротой палией из-за большой близости *S. confluentus* к кундже (0,898), а боганидской палии арктического гольца - к гольцу Черского (0,884 и 0,921 соответственно) Таким образом, феноетический анализ гольцов не подтверждает необходимости их разделения на подроды *Crislivomer*, *Baione*, *Salvelinus*, а также выделения род *Salvethymus*, поскольку все они связаны цепью переходных форм.

Сопоставляя структуру сходства гольцов по новому комплексу признаков (рис. 4.29) с полученной ранее структурой по комплексу признаков (см. рис. 4 28), можно отметить, что принципиальны* изменений группировки видов гольцов вследствие модификации набор³ признаков и добавления в систему сравнения новых таксонов

практически не произошло. В обеих фонетических классификациях выделяются "арктическая" и "тихоокеанская" группы видов гольцов. Исключение составляет положение кунджи - наиболее обособленного вида на фонограмме (см. рис. 4.28), который при изменении условий классификации (см. рис. 4.29) вошел в состав "арктической" группы видов. Благодаря близости к *S. confluentus*, обитающему на тихоокеанском побережье Северной Америки. Кроме того, в "арктической" группе видов голец Крогиус присоединился к фенону гольца Таранца, нейвы и гольца Черского, что не явно прослеживалось и в предшествующей классификации, а в "тихоокеанской" группе мальма сблизились с белым гольцом и гольцом Шмидта из оз. Кроноцкого.

Фенетика, как уже отмечалось ранее, достаточно надежно выявляет лишь сходство, т.е. горизонтальные отношения таксонов. Для оценки последовательности их возникновения и характера ветвления филограммы, т.е. вертикальных связей таксонов, перейдем к кладистскому анализу гольцов. На основе методических приемов, изложенных в разделе 2.2, и рассматривая в качестве сестринской группы кумжу, провели филетическое взвешивание пятнадцати признаков из 32, приведенных в табл. 4.13: N 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 14, 16, 17, 21, 23, 26, 27, 28. Полярность остальных семнадцати признаков установить не удалось. В табл. 4.13 у перечисленных признаков плезиоморфные состояния обозначены как морфа А, апоморфные - как морфа Б. Наибольшее число производных признаков наблюдается у мальмы, гольца Шмидта, белого и курильского гольцов; наименьшее - у длинноперой палии, арктического гольца, озерной и боганидской палий. Эти оценки достаточно хорошо соответствуют данным по филетической продвинутости гольцов Палеарктики, полученным ранее по комплексу из 60 краниологических признаков (см. табл. 4.12).

Выявление синапоморфий для различных пар видов гольцов показывает, что наибольшее их число (10 из 15) имеют виды "тихоокеанской" группы гольцов. Несколько меньшее число общих производных признаков (8) наблюдается у гольца Таранца, гольца Черского, нейвы и гольца Крогиус. Шесть синапоморфий имеется у кунджи и *S. confluentus*. Названные виды объединяются четырьмя общими производными признаками с американской палией *Salvelinus (Baione) fontinalis* и двумя синапоморфиями с арктическим гольцом и боганидской палией. Озерная палия (иодрид *Cristivomer*) и боганидская палия имеют два общих производных признака, причем один из них наблюдается также у длинноперой палии (род *Salvethymus*).

Исходя из предположения, что производные морфы признаков в большинстве случаев не возникали независимо у разных видов гольцов, можно предложить следующую, по нашему мнению, наиболее правдоподобную схему возникновения современной мозаики их синапоморфий (рис. 4.30). Общий предок гольца разделился на два филума, один из которых после трансформации признака N 3 (высота основания роострума) отделил длинноперую палию, далее, после изменения признака N 1 (вентральный профиль черепа), отделился предок

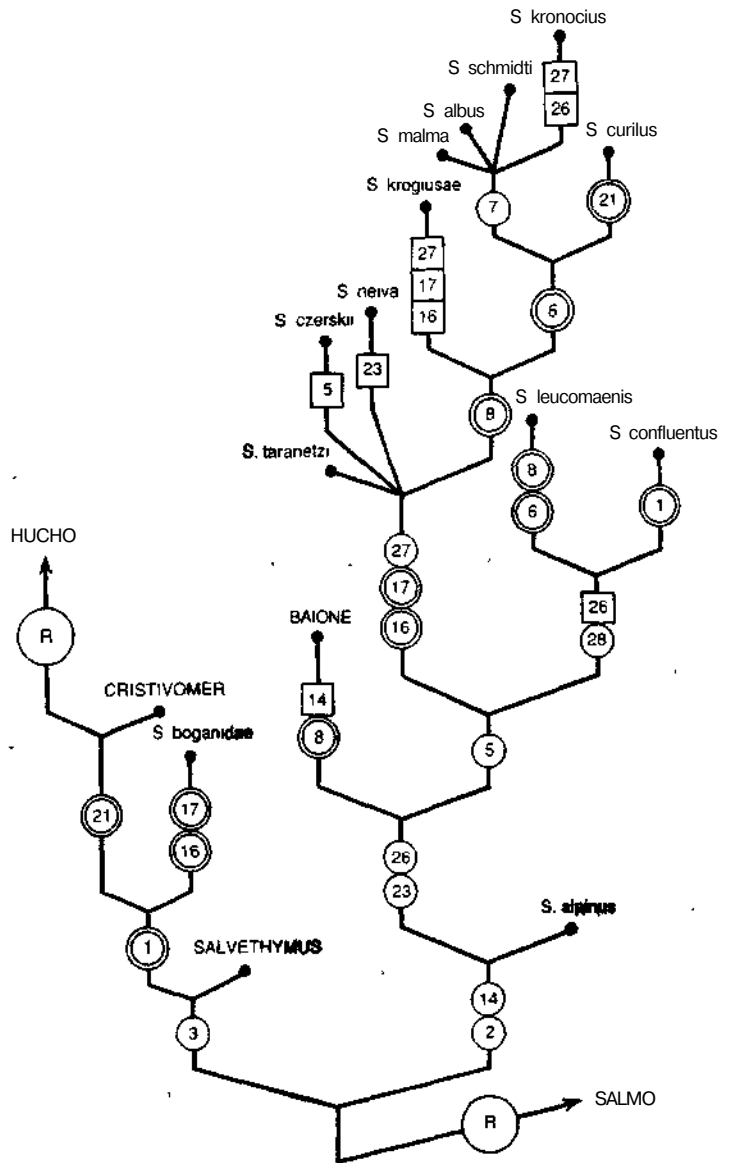
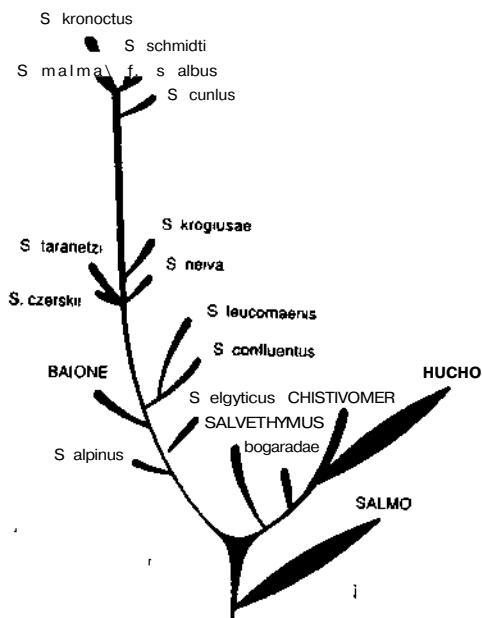


Рис. 4.30. Кладограмма видов гольцов Голарктики и родственных им таксонов

Цифры в круге - номера трансформированных признаков, цифры в квадрате - номера признаков с обратной трансформацией, цифры в двойном круге - номера гомопластичных признаков НомеР² признаков как в табл. 4.13. R - родовой радикал

рис 4-31- Филогрaммa видов
гольцов Голарктики я род-
ственных ям таксонов



боганидской палии, еще далее, после преобразования признака N 21 (форма переднего края подвеска), дивергировали озерная палия и предок рода Hucho. Во втором филуме, который дал начало всем остальным видам гольцов, после трансформации признаков 2, 14, отделился арктический голец, далее, после изменения признаков 23, 26 - американская палия. Позже этот ствол разделился на два: 1) общий предок кунджи и *S. confluentus*; 2) общий предок гольца Таранца, гольца Черского, нейвы, гольца Крогиус, а также "тихоокеанской" группы видов (исключая кунджу), претерпевший до следующего цикла Дивергенции трансформацию трех признаков (16, 17, 27).

Предложенная кладистическая гипотеза требует для некоторых филумов допущения обратной трансформации и гомоплазии довольно многих признаков (см. рис. 4.30) и потому со строгих позиций не оптимальна в отношении набора признаков. Тем не менее, анализируя кладограмму, можно сделать вполне обоснованные, на наш взгляд, заключения о ранней дифференциации *Salvethymus*, *Cristivomer*, арктического гольца и американской палии, несколько более позднее возникновении кунджи и *S. confluentus*; еще более поздней дифференциации гольцов восточного сектора Арктики (гольцы Таранца и "ерского), а также гольцов "тихоокеанской" группы видов. Эти заключения достаточно хорошо согласуются с выводами Т. Кавендера и Кимуры (Cavender, Kimura, 1979), которые провели кладистический анализ кариологических и морфологических признаков шести видов гольцов. Согласно схемам этих авторов, первый цикл дивергенции привел к формированию американской и озерной палий, второй вызвал

возникновение кунджи и *S. confluentus*, третий сформировал мальма¹, и арктического гольца Аляски. Последнюю форму, как отмечалось выше, мы ассоциируем с гольцом Таранца, а не с арктическим гольцом, описанным К Линнеем из Скандинавии

Результаты фенетического и кладистского анализов гольцов можно синтезировать в филограмме, учитывающей как степень различий таксонов, так и последовательность их дивергенции (рис. 4.31). р₃ филограммы следует, что виды гольцов, имеющие проходные экотипы, формировались как на ранних (арктический голец, американская палия, кунджа), так и на поздних (голец Таранца, курильский и белый гольцы, мальма) этапах дивергенции группы. Локальные эндемики, ареал которых ограничен бассейном одного озера, также возникали как на ранних (длинноперая и малоротая палии), так и на поздних (голец Крогиус, голец Шмидта, длинноголовый голец) этапах филогенеза гольцов. Наиболее архаичные формы гольцов обитают в Арктике, а наиболее продвинутые - в Пасифике, где сформировался вторичный центр видового разнообразия гольцов.

Исходя из критерия "филетических отношений", определяющего таксономический ранг форм на основе характера ветвлений филограммы (см. главу 6), видовой статус имеют арктический голец, голец Таранца, курильский голец и мальма. Таким образом, изучив морфологические особенности гольцов Голарктики и используя различные видовые критерии, перечисленные в главе 6, самостоятельными видами гольцов мы считаем 16 форм, озерную, боганидскую, длинноперую, малоротую, американскую палии, арктического гольца, кунджу, *S. confluentus*, гольцов Черского и Таранца, гольца Крогиус, курильского, белого, длинноголового гольцов, мальму, гольца Шмидта. Таксономический статус других ранее описанных видов гольцов требует, на наш взгляд, уточнения. Что касается надвидовых таксонов гольцов, то филетический анализ не дает достаточных, с нашей точки зрения, оснований для разделения гольцов на подродовые группы *Cnslivomei*, *Vaione*, *Salvelmus*. Таксономическое разграничение гольцов на подродовом уровне на группу продвинутых и группу архаичных видов, очевидно, также неоправданно, поскольку последний таксон в этом случае будет парафилетическим с кладистских позиций и недостаточно компактным с точки зрения фенетики.

ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

К настоящему времени сложилось достаточно единодушное мнение, что исследования популяционной организации видов рыб представляют не только фундаментальный интерес, но имеют также большое практическое значение. Действительно, надежные сведения о популяционной организации видов составляют необходимую научную основу для оценки сырьевой базы рыбной промышленности, создания оправдываемых прогнозов динамики численности и биомассы рыб, разработки методов управления природными популяциями. В последние годы вышло немало работ, посвященных популяционной структуре конкретных видов рыб. Однако достаточно часто возникают ситуации, когда результаты разных исследователей противоречат друг другу. Дискуссии по популяционной организации видов происходят и в отношении достаточно хорошо изученных лососевых рыб (Савваитова, 1973, 1989; Алтухов, 1974, 1983; Глубоковский, 1977, 1980, 1987, Мина, 1978, 1986; Глубоковский, Животовский, 1986, 1989).

Можно полагать, что причиной разногласий является не только сложность решаемых проблем, но также в значительной мере отсутствие достаточно строгих определений базовых понятий, четко осознанных целей и однозначной схемы проведения популяционных исследований. Причина отсутствия "общего языка" в популяционных работах кроется, видимо, в том, что с момента своего зарождения, в 20-е годы, в нашей стране исследования по структуре видов развивались в трех достаточно независимых направлениях: генетическом, экологическом, таксономическом (Сергиевский, 1983). Сейчас это обстоятельство стало препятствием на пути к междисциплинарному синтезу знаний о популяционной структуре видов, который осуществляется в рамках популяционной биологии.

В первую очередь во избежание бесплодных дискуссий необходимо упорядочить употребление основных понятий, используемых при изучении популяционной структуры видов. Следуя энциклопедическому определению (Кондаков, 1975), под структурой понимают прочные, относительно устойчивые связи и взаимодействия элементов системы. Соответственно популяционной структурой вида будем называть Устойчивые связи и взаимодействия между популяциями внутри системы вида. Число популяционных группировок, их граница и объем "ходят в понятие популяционного состава вида. Эти два понятия необходимо четко различать, поскольку с методологических позиций изучение популяционного состава вида должно предшествовать Исследованию его популяционной структуры. Популяционную

организацию вида будем считать синонимом популяционной структуры, вида.

При изучении популяционного состава видов обычно исходят из аксиомы, которую Н.В. Тимофеев-Ресовский образно называл "некисельностью живого": пространство биологических объектов и их отношений естественным образом дискретно. Выделяя такие внутривидовые естественные группировки рыб, мы обнаружим сред них и популяции. Ключевая задача состоит, однако, в том, чтобы отделить популяционные группировки от естественных внутривидовых группировок другого качества. В этой связи необходимо кратко рассмотреть генеральные направления внутривидовой дифференциации рыб. В данном случае имеет смысл ограничиться анализом естественных группировок только взрослых, половозрелых рыб, поскольку только такие рыбы могут обеспечить важнейшее свойство популяций - самовоспроизводство.

Внутривидовая изменчивость половозрелых рыб достаточно многообразна. Тем не менее, представляется возможным упорядочить это многообразие путем выделения на основе имеющихся теоретических представлений ограниченного числа генеральных (независимых) направлений внутривидовой дифференциации. Понятно, что такие генеральные направления должны качественно отличаться своими движущими силами (факторами), механизмами, характерным временем изменений и конечными результатами дифференциации. Сейчас общепризнанным генеральным направлением внутривидовой дифференциации организмов является популяционное. Основными факторами, порождающими дифференциацию и интеграцию популяций, служат миграция генов, естественный отбор и генетический дрейф (Dobzhansky, 1970; Алтухов, 1983; Айяла, 1984). Элементарное событие, возникающее в результате этих процессов - перестройка популяционного состава вида - имеет характерное время, как правило, значительно превышающее среднюю продолжительность жизни особи.

Источником другого направления внутривидовой дифференциации является разнокачественность онтогенеза рыб в рамках вида, иными словами, если пользоваться терминологией К.Х. Уоддингтона (1970), наличие у одного вида целого семейства качественно различающихся эпигенетических траекторий, каждая из которых может привести особь к половозрелому состоянию. Яркие примеры этого непопуляционного направления внутривидовой дифференциации дают качественно различающиеся половые группы многих рыб, карликовые и нормальные производители лососевых, дискретные возрастные классы производителей тихоокеанских лососей, которые различаются не только возрастом, но и морфо-физиологическими и этологическими особенностями, сезонные формы у благородного лосося. Видимо, именно к этому направлению внутривидовой дифференциации следует отнести "элементарные популяции рыб" Н.В. Лебедева (1967) и качественно различающиеся элементы "биологической структуры" С.М. Коновалова (1980). Для того чтобы подчеркнуть связь таких группировок с разнокачественностью онтогенеза, их правильнее, на наш взгляд >

Каковы наиболее существенные черты, характеризующие популяционный уровень организации? Многие биологи справедливо подмечают, что популяция - это самовоспроизводящаяся внутривидовая группировка, выступающая как единица приспособления и эволюции (Гиляров, 1954; Шварц, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1970; Алтухов, 1974, 1983; Майр, 1974; Коновалов, 1980; Мина, 1980; Яблоков, 1980; и др.) Иными словами, принимается положение, что популяция является целостной системой индивидуальной (в онтологическом смысле) природы. Наиболее важными чертами отличающими системы индивидуальной природы, считают: 1) реальное существование во времени и пространстве; 2) наличие системообразующих связей между элементами; 3) невозможность дальнейшего расчленения системы без потери ею индивидуальности т.е. наличие у системы свойств, не присущих отдельным элементам (Hull, 1978; Шаталкин, 1984). Очевидно, теперь следует определить, в чем конкретно выражаются перечисленные атрибуты индивидуальности на популяционном уровне организации.

На наш взгляд, такими неотделимыми свойствами популяции, которые необходимо включить в определение понятия, следует считать: 1) самовоспроизводимость группировки, 2) преимущественно внутригрупповой обмен генами между особями; 3) возникшую, благодаря адаптивной специализации, уникальную экологическую нишу группировки. Мы полагаем, что названные атрибуты популяции позволяют в принципе отделить их от непопуляционных группировок, например, половых или возрастных. Вместе с тем определение популяции, включающее лишь эти критерии, будет неоперациональным. Действительно, перечисленные атрибуты не могут быть непосредственно измерены, точнее, их прямая оценка будет недопустимо трудоемкой, длительной и дорогостоящей. Уместно заметить, что популярное сейчас у ихтиологов определение популяции - репродуктивное сообщество организмов с общим генным фондом (Dobzhansky, 1951) - также неоперационально.

Выход из сложившегося положения мы видим в создании комбинированного определения понятия "популяция", куда, кроме трех атрибутов, характеризующих ее как систему индивидуальной природы, будет включен операциональный критерий популяционной группировки из упомянутого выше определения Л. Йонкерса. Основание для подобного синтеза дает представление, что атрибуты популяции находят свое отражение в ряде косвенных характеристик - генетическом и фенотипическом сходстве, пространственных и временных взаимодействиях особей, иными словами, в неслучайных позитивных взаимоотношениях особей, которые могут быть сравнительно легко измерены. Исходя из изложенного выше, популяцию можно определить как реально существующую, благодаря преимущественно внутригрупповому обмену генами, самовоспроизводящуюся длительное время и формирующую собственную экологическую нишу, внутривидовую группировку, которая может быть выделена по наличию неслучайных позитивных отношений (генотипического сходства, фенотипического

«хотелось» пространственно-временной близости) слагающих ее особей. распространено мнение, что в рамках вида существует иерархия раз-ных по объему популяционных группировок особей - от самых «алы» панмиксных до предельно большой, включающей всех особей данного вида (Dobzhansky, 1951; Мина, 1980). В этом случае термин «популяция» применим к любой из таких группировок. Для различения иерархических популяционных группировок, видимо, следовало бы ввести систему популяционных категорий по аналогии с существующими таксономическими категориями.

Вопрос об иерархии внутривидовых категорий рыб разрабатывался достаточно подробно. Так, Л.С. Берг (1948) считал, что внутри вида существует два направления дифференциации, соответственно которым следует выделять две иерархии группировок: географические (подвид, племя) и негеографические (раса, морфа, аберрация). По его теоретическим представлениям, только географические группировки являются эволюционирующими единицами (Берг, 1977). Согласно взглядам Г.В. Никольского (1968, 1980), вид, адаптируясь к разным районам ареала, биотопам и изменениям среды во времени, формирует подвиды, экоформы (экологические расы), сезонные расы и субфоссильные формы. Однако, по его представлениям, все эти иерархические группировки имеют ненаследственную природу, эволюционно обратимы и потому не являются ступенью в видообразовании.

Названные внутривидовые категории до сих пор широко используются в ихтиологических исследованиях. Особенно популярна категория «раса» (Решетников, 1980; Горшков и др., 1985). Использование этих внутривидовых категорий было бы оправданным, если бы теоретические представления о факторах, механизмах и конечных результатах внутривидовой дифференциации существенно не изменились со времен Л.С. Берга и Г.В. Никольского. Однако, как известно, это не так. Поскольку взгляды Л.С. Берга и Г.В. Никольского на факторы и пути внутривидовой дифференциации не могут быть приведены в соответствие с современными теоретическими представлениями о популяциях, выделяемые ими внутривидовые категории должны быть, на наш взгляд, отвергнуты. Наиболее аргументированная критика понятия «раса» дана Э. Майром (1974), который указал на его эклектичность. Что касается системы популяционных категорий, то этот вопрос остается до сих пор слабо разработанным.

Необходимо подчеркнуть, что система иерархических популяционных группировок пригодна для описания популяционного состава лишь тех видов, структура которых подчиняется закону иерархии. Графическим аналогом такой структуры является древовидная схема. Дендрограмма как метод описания структуры была заимствована популяционной биологией из филогенетики и в настоящее время широко используется для представления взаимоотношений популяций. Однако этот метод, с нашей точки зрения, может быть применен на внутривидовом уровне организации далеко не во всех случаях. Дело в том, что дендрограмма явным образом предполагает вполне определенный способ взаимодействия популяционных группировок, а именно: их

строгую изоляцию и последовательную дивергенцию (Рао, 1980). Если для таксонов, начиная с вида и выше, такая модель взаимодействия в целом справедлива, то для популяционного уровня организации она является, скорее, исключением, чем правилом.

Гораздо чаще реализуется ситуация, когда существует достаточно выраженный поток мигрантов между разными популяциями, вследствие чего границы популяций оказываются размытыми. Кроме того, процесс слияния нескольких популяций в одну в общем случае не менее вероятен, чем разделение одной популяции на несколько дочерних. Понятно, что в таких случаях дендрограмма непригодна для адекватного представления популяционной структуры вида. Соответственно нет оснований и для выделения иерархии популяционных группировок. Таким образом, для внутривидового уровня организации необходима разработка различных по архитектуре теоретических моделей популяционной структуры - древовидных, сетчатых, континуальных и др.

Все логически допустимые теоретические модели популяционной структуры вида у рыб располагаются видимо, между двумя полюсами, одним из которых является дендрограмма, более всего соответствующая популярной в ихтиологии концепции локального стада, или "островной модели" С. Райта в популяционной генетике. На противоположном полюсе находится модель единой панмиксной популяции, т.е. вида без дискретных популяционных группировок. Первой модели, видимо, отвечает популяционная структура кумжи, благородного лосося - видов с достаточно жестким хомингом, а второй - популяционная структура скандинавских сельдей. Однако можно полагать, что виды рыб, популяционная структура которых вполне соответствует любой из этих двух полярных моделей, встречаются в природе не так уж часто.

Теперь, когда все ключевые для целей нашего исследования теоретические понятия обозначены, необходимо сформулировать конечные цели работы и определить пути их достижения. Понятно, что элементарными объектами исследования будут популяции в определенном выше смысле. Конечной целью будет установление на эмпирическом материале устойчивых взаимоотношений между внутривидовыми группировками и, далее, выбор теоретической модели популяционной структуры, которая будет наиболее адекватна природной ситуации. Такой ход исследования возможен лишь в том случае, когда популяционный состав вида твердо установлен. Однако сведения о популяционном составе видов рыб, к сожалению, часто фрагментарны или недостаточно надежны. Поэтому возникает необходимость в предварительном уточнении границ, объема и числа популяционных группировок, входящих в состав изучаемого вида.

Решить эти задачи можно различными путями. Например, существует мнение, что внешние, в частности географические, барьеры могут служить наиболее достоверными, порой самоочевидными указателями популяционных границ (Мина и др., 1976). В данном случае, однако, учитываются такие важные условия формирования популяционной структуры видов, как история заселения локальностей, величина потоков

ка генов между популяциями, адаптивная специфика различных видов рыб. Известно, что даже таксономически близкие виды рыб, например, нерка и горбуша, могут иметь существенные различия в популяционной организации в одном и том же регионе. Таким образом, особенности среды обитания, в том числе и географические барьеры, хотя и оказывают влияние на популяционный состав и структуру видов рыб, но далеко не полностью их определяют.

Исходя из этих соображений, следует, на наш взгляд, разграничивать понятия пространственной и популяционной структуры видов. Популяционная структура вида обусловлена действием факторов популяционно-генетической динамики: миграций и дрейфа генов, естественного отбора, системы скрещивания. Элементами иерархии популяционной структуры вида являются: суперпопуляция, популяция и субпопуляция. Пространственная структура вида отражает особенности географического распределения особей в ареале и обусловлена неоднородностью лимитирующих факторов среды в репродуктивный и нагульный периоды. Как известно (Одум, 1975), распределение особей может быть равномерным, случайным или групповым. Последний тип распределения наблюдается у лососевых рыб в период нереста, что позволяет выделять такие элементы пространственной структуры, как изоляты и субизоляты. Некоторые авторы также включают в понятие "пространственная структура" темпорально обособленные группировки лососей, например, сезонные расы (Коновалов, 1980. С. 47). Таким образом, основными элементами иерархии пространственной структуры вида рыб при условии группового распределения особей в ареале являются: подвид, племя, изолят, сезонная раса, субизолят (Берг, 1948; Коновалов. 1980).

Не умаляя значения информации о внешних абиотических и биотических барьерах, мы полагаем, что изучение популяционного состава и структуры видов требует в первую очередь анализа групповых отношений особей. В этих отношениях отражаются как внешние, так и внутренние факторы популяционной дифференциации. Важные сведения о популяционном составе видов рыб можно получить непосредственно наблюдая пространственные и временные взаимодействия особей в нерестовый период, т.е. изучая пространственную структуру вида (Коновалов, 1980). Вместе с тем для надежных выводов о Разграничении популяций одной этой информации, на наш взгляд, недостаточно. Во-первых, репродуктивный ареал многих видов рыб Достаточно сильно флуктуирует из года в год. Во-вторых, даже если Места нереста стабильны во времени и дискретны в пространстве, эти обстоятельства еще не доказывают, что основная масса особей возвращается для нереста на место своего рождения, иными словами, что данная группировка является самовоспроизводящейся.

Существенным дополнением к прямым оценкам репродуктивных взаимодействий особей будут исследования их групповых взаимоотношений по косвенным характеристикам, т.е. установление сходства особей по комплексу молекулярно-генетических и фенетических особенностей (Яблоков, 1980; Алтухов, 1983; Глубоковский, Живо-

товский, 1989). Важное преимущество данного подхода - возможное-¹ широкой автоматизации и интенсификации работ благодаря компьютерной технике.

По нашему мнению, исследование популяционной организации вида должно состоять из четырех последовательных этапов. На первом этапе необходимо выбрать схему системного описания особи по комплексам признаков с учетом характерных черт данной таксономической группы. На втором этапе создается сеть выборок по ареалу вида, на основе изучения которых формируется банк данных. После этого следует сравнить всех особей по выбранным комплексам признаков и определить границы фенонов, т.е. фенотипически сходных группировок. На третьем этапе оценивают степень сходства или различия фенонов и строят схему их взаимного расположения в пространстве признаков. На последнем, четвертом, этапе необходимо сопоставить эту схему с различными теоретически допустимыми моделями популяционной структуры и с учетом данных по биологии вида выбрать наиболее адекватную из этих моделей. Подчеркнем, что указанная процедура исследования итеративна: при получении существенно новой информации следует вновь провести исследование начиная с соответствующего этапа и при необходимости изменить популяционную модель. После выбора модели популяционной структуры вида все дальнейшие прикладные разработки по рациональной эксплуатации популяций (включая прогнозирование численности и оценку запасов) должны основываться на этой модели до тех пор, пока ее не заменит новая, более адекватная популяционная модель.

Раскроем кратко каждый из этих этапов. Первый этап - создание системного описания объектов - заключается в выборе наиболее информативных признаков особи. Вообще говоря, выбранные признаки должны отражать разные уровни биологической организации особи (молекулярный, клеточный, органный, организменный) и различаться по уровню изменчивости, генетической детерминации, селективной значимости, функциональной нагрузке. Столь разнообразный набор признаков необходим потому, что они могут по-разному отражать характер отношений между группами особей исследуемого вида. Например, дифференциация популяций по белковым маркерам генов (молекулярный уровень) отличается по механизмам, а часто и по масштабам от дифференциации по кариологическим (клеточный уровень), морфологическим (органный уровень) или экологическим (организменный уровень) признакам (Wilson et al., 1974; Ryman et al., 1984; Кимура, 1985). Априорные оценки важности тех или иных признаков, как маркеров миграций, отбора или среды, можно рассматривать лишь как предварительные. Тем более нельзя экстраполировать такие оценки с одних видов на другие, поскольку, например-селективная значимость признаков, а также темпы их дивергенции или конвергенции могут меняться от таксона к таксону. Поэтому предварительно отобранные комплексы признаков необходимо тестировать на пригодность для популяционно-генетических исследований на модельных выборках. Кроме того, желательно проведения

спериментов с целью выяснения особенностей онтогенеза признаков наследственной обусловленности.

Нередко молекулярно-генетические маркеры противопоставляют морфологическим признакам, утверждая, что последние нельзя использовать для выявления популяционно-генетической структуры из-за их большой паратонической изменчивости (Омельченко, Вялова, 1990). С таким мнением нельзя согласиться, поскольку количественные, в том числе и морфологические, признаки детерминируются генотипом даже при низкой наследуемости способны дать заметный ответ на отбор (Фолконер, 1985). Об этом же говорят и работы по селекции карповых и сиговых рыб (Кирпичников, 1979; Андрияшева, 1980). Ф. Аугтер и соавторы - известные специалисты в области биологической популяционной генетики лососей - считают, что морфологические признаки следует использовать при изучении популяционной дифференциации рыб как дополняющие маркеры генов (Utler et al., 1980). Высокую разрешающую способность морфологических признаков для оценки генетической дифференциации горбуши, обусловленной токовыми адаптациями, показал Т. Бичем (Beacham, 1985).

Второй этап - создание сети выборок — предполагает определение мест сбора проб и их объема. Возникает вопрос: какой сетью выборок надо охватить ареал вида для надежной оценки его популяционной организации? Покрыть ареал равномерной сетью выборок в подавляющем большинстве случаев нереально. Поэтому обычно проводят определенную оптимизацию сети выборок, организуя ее неравномерно и располагая так, чтобы захватить как наиболее контрастные, так и наиболее характерные локальности в ареале. При этом следует учитывать возможную микропространственную или временную гетерогенность, когда выборки могут существенно отличаться друг от друга в разных точках одной локальности или же в одной точке, но в разное время сбора. Понятно, что детальное исследование всех локальностей малореально. Поэтому необходим разумный компромисс: с одной стороны, вести многолетний сбор материала в одной или нескольких модельных локальностях с постановкой необходимых экспериментов, с другой, — широко охватить ареал вида сетью хотя бы однократных выборок. Следует проверять однородность каждой выборки, поскольку она может содержать особей разных популяционных группировок. Это можно выполнить методами главных компонент, Канонических переменных и другими методами кластер-анализа (Dixon, 1977; Афифи, Эйзен, 1982). При выявлении неоднородности необходимо разделить выборки на гомогенные группировки, считая их в дальнейшем самостоятельными фенонами - единицами классификации, Доводимой на следующем этапе исследования. Далее устанавливаем Типы фенонов, объединяя сходные выборки на основе известных статистических и классификационных методов (Sneath, Sokal, 1973).

Третий этап — классификация фенонов — предполагает их кластеризацию на основе оценок сходства или расстояния в многомерном Пространстве признаков и последующую группировку (Sheath, Sokal, 1973; Классификация и кластер, 1980; Li, 1981). Имеется ряд

показателей сходства и различий, обладающих разными достоинствами (Sneath, Sokal, 1973; Рао, 1980; Пасеков, 1983; Животовский, 1983).

Для группировки фенонов достаточно часто используют древовидный кластер, который как метод описания структуры был заимствован популяционной биологией из филогенетики. Однако этот метод, как уже отмечалось выше, можно применять на внутривидовом уровне организации далеко не во всех случаях. Для представления популяционной структуры предпочтительнее использовать метод ординации, а также сетевые кластеры (Рао, 1980). После построения структурной схемы иногда целесообразно вновь вернуться ко второму этапу исследований и уточнить границы отдельных (например, наиболее компактных) кластеров фенонов. Использование кластерных методов классификации на внутривидовом уровне, как правило, затруднено вследствие сложности установления сестринских групп. Кроме того, кластерные подходы в принципе возможны только для видов, популяционная структура которых адекватна иерархической "островной" модели.

Четвертый этап - выбор модели - предполагает сопоставление теоретических моделей популяционной организации вида со структурными схемами, полученными на предыдущем этапе, и выбор наиболее адекватной модели с учетом факторов популяционной динамики и данных по биологии вида (миграциям, срокам и местам нагула и нереста, возрастному и половому составу и др.).

Популяционную структуру лососевых рыб мы рассмотрим на примере нерки и горбуши - двух филогенетически близких видов тихоокеанских лососей. Данный выбор не случаен. Во-первых, нерка и горбуша различаются степенью выраженности хоминга (Леванидов, 1969; Коновалов, 1980; Utter et al., 1980), что может обусловить различия в популяционной организации этих видов. Во-вторых, популяционная биология нерки, в частности нерки изолята оз. Азабачьего (Камчатка), где проводились наши исследования, достаточно хорошо изучена (Коновалов, 1980). Это позволяет апробировать новые методы популяционной морфологии на модельном объекте. В-третьих, популяционная структура горбуши является в настоящее время предметом острых дискуссий (Глубоковский, Животовский, 1986, 1989; Кирпичников, 1990; Омельченко, Вялова, 1990). исход которых достаточно важен для развития лососевого хозяйства Дальнего Востока (Глубоковский, 19896). Эпигенетическая дифференциация лососевых рыб рассмотрена на примере гольцов и тихоокеанских лососей.

5.1. Популяционная организация нерки

Нерка (или красная) имеет важное значение для промысла северной части Тихого океана: средний многолетний мировой вылов за последние 15 лет составил 28,7 млн. экз., или около 65 тыс. т в год (Коновалов, 1986). В лососевом хозяйстве Дальнего Востока нерка занимает третье по величине вылова (около 10 тыс. т ежегодно) место.

„осле горбуши и кеты. Более 90% всей добываемой на Дальнем востоке нерки вылавливается в оз. Курильском на Камчатке и в бассейне р. Камчатки.

Нерка распространена в северной части Тихого океана. Основные районы размножения вида связаны с бассейнами озер от Хоккайдо и фжных Курил до Чукотского полуострова в Азии и от Калифорнии до дьяски в Северной Америке (Foerster, 1968). Численность американских „опуляций нерки значительно выше, чем азиатских (Bull. INPFC, 1979). Нагульные скопления нерки в океане концентрируются в приалеутском районе (Коновалов, 1971; Бирман, 1985).

В настоящее время в Азии и Северной Америке насчитывают около 130 достаточно крупных изолятов нерки (Ago, Shepard, 1967; Коновалов, [1980]. По мнению Ф. Аттера и соавторов (Utter et al., 1980), эти ИЗОЛЯТЫ, судя по генетическим данным, группируются в три суперпопуляции: 1) Камчатки и Аляски, 2) Британской Колумбии, 3) р. Колумбии. Заметим, что поскольку генетические особенности азиатской нерки изучены по сравнительно небольшому набору локусов, данное подразделение нерки на суперпопуляции можно принять лишь предварительно. Генетические маркеры позволяют разделить суперпопуляции на популяции с более обособленными по срокам нерестового хода расами - ранней (весенней) и поздней (летней); иногда, например, в оз. Курильском, выделяют также осеннюю расу нерки. Установлено, что сезонные расы нерки во многих случаях различаются также сроками и местами нереста, морфологическими и экологическими особенностями (Кузнецов, 1928; Берг, 1948; Крохин, 1960; Foerster, 1968; Остроумов, 1972; Бугаев, 1976; Куренков, 1977; Селифонова, 1978; Коновалов, 1980; Крогиус, 1983; Крогиус и др., 1987). Л.С. Берг (1932, 1948) на основании больших размеров и более позднего нереста, чем у весенней нерки, выделил летнюю нерку оз. Азабачьего в отдельную форму *O. nerka infras. asabatsch*, полагая, что нерка азабач "есть форма, параллельная осенней кете" (с.194). Появилось исследование, где указывалось на различия хромосомных наборов весенней и летней рас нерки в оз. Азабачьем (Горшкова, Горшков, 1978). Однако позже было убедительно показано, что данный вывод является артефактом (Шеленкова, 1986; Фролов, 1990). Таким образом, вопрос о популяционном статусе сезонных рас нерки в оз. Азабачьем, впрочем, как и в большинстве других изолятов, остается открытым. Однако генетическое изучение ранней и поздней Рас нерки изолята оз. Карлук на о-ве Кодьяк и изолята р. Русской на Аляске показало, что они четко различаются по маркерам генов и представляют собой темпорально изолированные самостоятельные популяции (Wilmot, Burger, 1985). Масштаб генетических различий Между темпоральными популяциями нерки оказался все же меньше, Чем генетическая обособленность изолятов этого вида.

Определенная часть молоди нерки не скатывается в море и остается "а всю жизнь в озерах, где, достигнув половозрелости, превращается в "риковых производителей и принимает участие в нересте вместе с "Роходными особями (Крохин, 1967; Foerster, 1968). Установлено, что

карликовая, точнее неотеническая, нерка отличается от проходной формы повышенной встречаемостью хромосомных аномалий (Черненко, 1976; Горшкова, Горшков, 1977). что, впрочем, не ограничивает потока генов между этими двумя формами. Такш, образом, неотенические производители нерки являются элементов эпигенетической структуры вида. В отношении факторов, обуславливающих появление в популяции нерки эпигенетической группы неотенических производителей, имеется две гипотезы. Е.М. Крохин (1967) полагал, что этому способствуют средовые факторы, в частности, увеличение кормовой базы молоди нерки Ф.В. Крогиус (1978) отдает предпочтение генетическому фактору, априорно предполагая, что ген карликовости менделирует. В.С. Кирпичников (1990) полагает, что возникновение карликов нерки связано не только с генетическими особенностями, но и с условиями обитания молоди в озере. Согласно автору, наследуется лишь предрасположение к карликовости. Отмечено, что превращению молоди нерки в неотенических производителей способствуют уменьшение численности популяции и ускорение роста особей (Крогиус и др., 1987).

Кроме неотенических (карликовых) производителей, у нерки известны жилые, как правило, тугорослые популяции кокани (Jordan, McGregor, 1925; Крохин, Крогиус, 1936; Ricker, 1940, 1959; Берг, 1948; Foerster, 1968; Nelson, 1968; Куренков, 1972, 1977; Остроумов, 1977). Л.С. Берг (1948) рассматривал нерку-кокани как подвид *O. nerka adonis*. С.И. Куренков (1977) и А.Г. Остроумов (1977) считают эту форму нерки подвидом *O. nerka kennealyi*. Вряд ли можно согласиться с подвидовым статусом всех популяций нерки-кокани, поскольку они распространены во многих озерах Азии и Северной Америки и очевидно, возникали полицентрично. В некоторых озерах, например, в оз. Кроноцком, кокани пространственно изолирована от проходной нерки. В других локальностях эти формы симпатричны, хотя и нерестятся в разное время (Ricker, 1940). В оз. Кроноцком изолят кокани разделен на две темпорально изолированные популяции - расы (Куренков, 1977; Черненко и др., 1980).

Подводя итоги обзору взглядов на внутривидовую дифференциацию нерки, можно заключить, что популяционная структура данного вида имеет 4 иерархических уровня: 1) суперпопуляции отдельных регионов; 2) популяции конкретных нерестовых бассейнов; 3) темпоральные популяции, существование которых доказано в ряде локальностей; 4) субпопуляции, связанные с определенными нерестилпщами-суб-изолятами. На наш взгляд, остаются довольно слабо разработанными вопросы о границах суперпопуляций, популяционном статусе сезонных рас нерки, а также о соответствии между субпопуляциями и субизолятами данного вида.

Решению последних двух вопросов было посвящено наше исследование нерки оз. Азабачье (Глубоковский и др., 1988). В настоящее время это один из наиболее полно и всесторонне изученных изолятов нерки, на котором с 1970 г. ведется популяционный мониторинг.

Озеро Азабачьс расположено в нижнем течении р. Камчатки, в 5 км от ее устья. Физико-географическая характеристика озера приведена в работе Е.М. Крохина (1972). Озеро Азабачьс имеет площадь зеркала около 63 км², длину - 13 км, ширину - 7,7 км, максимальную глубину - 33,5 м. В озеро впадает более 20 притоков, самый крупный из которых р. Бушуйка. Соединение озера с р. Камчаткой происходит через протоку Азабачью. Нерестилища нерки представлены тремя основными типами: речные нерестилища, нерестилища на чашах (ключах в верховьях ручьев), озерные нерестилища на литорали (Кузнецов, 1928. Крохин, 1960; Коновалов, 1980; Остроумов, 1982). Нерест нерки в бассейне оз. Азабачьего происходит в два периода, весенняя (ранняя) раса нерестится с середины июля до начала августа и воспроизводится преимущественно на речных нерестилищах (включая р. Бушуйку), а также на чашах (в годы высокой численности популяции массовый нерест весенней нерки наблюдается также на литорали озера); летняя (поздняя) раса нерестится со второй половины августа до середины сентября и воспроизводится на озерных нерестилищах, а также в р. Бушуйке. Численность производителей азабачинской нерки из года в год колеблется весьма значительно — от К) до 435 тыс. экз., причем в р. Бушуйке воспроизводится более половины всего стада, а численность ранней нерки в 4-5 раз выше, чем поздней (Остроумов, 1972; Коновалов. Чистяков. 1987).

Популяционно-генетические исследования нерки оз. Азабачьего по ферментным локусам лактатдегидрогеназы (ЛДГ) и фосфофруктофузазы (ФФМ) показали, что подразделенность стада достаточно хорошо экстраполируется "островной" моделью С. Райта (Алтухов. 1974, 1983; Алтухов и др., 1975а, б; Новосельская и др., 1982). Также установлено, что для сохранения генетической гетерогенности изолята азабачинской нерки наиболее важным фактором является его разделение на две сезонные расы (Ильина, 1987). Хорошо известна пространственная структура этого изолята нерки, которая, по мнению СМ. Коновалова (1980), является двухуровневой. Первый, более высокий, уровень представляют темпорально и биотопически изолированные сезонные расы нерки. Второй, более низкий, уровень составляют входящие в состав каждой расы биотопически обособленные субизоляты, привязанные к определенным нерестилищам. Заметим, что СМ. Коновалов (1980) отождествлял понятия субизолят и менделевская популяция, а также изолят (локальное стадо) и популяция, т.е. не разделял пространственную и популяционную структуры вида. Как уже отмечалось выше, с общих позиций такое отождествление далеко не всегда правомочно. Поэтому представлялось необходимым уточнить популяционные взаимодействия различных субизолятов, а также сезонных рас нерки оз. Азабачьего.

Для решения этих вопросов в 1986 г. отловили 1065 производителей нерки, представляющих 8 основных субизолятов весенней нерки, 8 основных субизолятов летней нерки, а также 8 проб из нижнего течения р. Бушуйки, взятых в период нерестового хода весенней (3 выборки) и летней (5 выборки) нерки. Соотношение полов в выборках

Таблица 5.1. Значения коэффициентов аллометрии морфологических индексов у сам^{ок} и самцов весенней и летней нерки оз. Азабачьего

№	Индекс	Весенняя, самки	Весенняя, самцы	Летняя, самки	Летняя, самцы
1	R	1,06	1,51	0,77	1,80
2	O	0,39	0,45	0,24	0,53
3	OP	0,66	1,08	0,42	1,46
4	C	0,78	1,21	0,54	1,38
5	HC	1,08	1,26	0,75	1,25
6	H	1,32	1,38	0,77	1,58
7	HI	0,61	1,19	0,45	1,40
8	HM	0,65	1,07	0,60	1,22
9	OD	0,90	0,99	0,57	0,99
10	AD	1,02	1,14	0,71	1,19
11	PD	0,66	0,95	0,41	0,99
12	AV	0,98	1,12	0,65	1,19
13	AA	0,94	1,08	0,62	1,18
14	PL	0,61	0,89	0,17	0,92
15	VA	0,69	0,92	0,50	1,15
16	LD	0,95	1,03	0,49	1,20
17	HD	0,65	0,79	0,64	0,94
18	LA	0,61	0,97	0,60	0,95
19	HA	0,71	0,94	0,51	1,06
20	HP	0,70	0,87	0,56	1,01
21	HV	0,71	0,89	0,57	1,00

подбирали примерно равным. У каждой особи измеряли 18 экстерьерных признаков, которые в дальнейшем преобразовывали в 21 индекс Хаксли (см. раздел 1.2). Кроме морфологических признаков, у тех же особей регистрировали генотипы полиморфных ферментов ЛДГ и ФГМ.

Ранее морфологические признаки использовали для дифференциации крупных (от расы и выше) группировок нерки (Vernon, 1957; Fukuhara et al., 1962; Landrum, Dark, 1968; Куренков, 1972). Отсутствие, как правило, количественных оценок и обусловленная этим низкая разрешающая способность метода привели к отказу от морфологического подхода к дифференциации и переходу к сопоставлению для этих целей структуры чешуи (Anas, Murai, 1969; Коновалов, 1971; Messinger, Bilton, 1974; Cook, Lord, 1978; Бугаев, 1978, 1986), а впоследствии - к сравнению генетических маркеров групп (Черненко и др., 1980; Grant et al., 1980; Wilmot, Burger, 1985; Варнавская и др., 1988а, б). Мы полагаем, что применение современных методов компьютерного анализа данных и соответствующей, изложенной в главе 5, методологии изучения популяционной структуры видов позволяет использовать морфологические признаки, наряду с маркерами другого качества, для изучения популяционной дифференциации нерки.

Как известно, экстерьерные особенности тихоокеанских лососей значительно изменяются при формировании у рыб брачного наряда.

Таблице 5.2. Оцени! многомерного парного сходства (10^{-3}) по морфологическим
пенсам (ниже диагонали) и величины (в %) перекрывания субизолятов (выше диагонали)
нерки оч. Азабачьего

г. субИЗОЛЯТ	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1. Бушуйка. Р1		13,4	15,0	3,4	3,6	0
2. Бушуйка, Р2	969		17,2	1,0	2,2	0
3. Бушуйка, Р3	965	980		1,0	2,2	0
4. Тимофеевская 2	939	915	890		4,6	5,2
5. Озерко	931	913	892	978		17,8
6. Атхл	904	884	854	982	984	
7. Лотная	910	916	890	941	920	916
8. Рыбоводная 1	882	864	832	964	945	971
9. Олержнна	941	908	885	965	962	945
10. Култучная	916	870	842	977	968	973
П, Арпшкин	921	889	856	984	959	972
12. Бушуйка. П1	761	697	679	799	790	761
13. Бушуйкл. П2	793	750	724	823	824	802
К. Бушуйка. П3	790	756	730	823	834	805
15. Земпянка-Лотная	754	714	684	805	820	801
16. Лотная—Землянка	747	707	677	807	817	796
17. Лотная—Рыбоводная	749	719	690	803	822	800
18. Рыбоводная-Лотная	777	754	725	815	825	796
19. Култучная-Ламутка	766	749	710	812	829	801
20. Култучная, П	769	742	717	827	832	802
21. Арпшкин, П	764	739	708	825	832	808
22. Гновидовская, П	758	725	695	812	815	782
23. Бушуйка, П4	747	739	722	766	771	731
24. Бушуйка, П5	788	768	759	799	796	761
	1.	2.	3.	4.	5.	6

Значения коэффициентов аллометрии морфологических индексов у самок нерки колеблются от 0,24 до 1,32, причем большинство из них меньше 1; у самцов нерки коэффициенты аллометрии колеблются от 0,45 до 1,80 и большинство из них больше 1. что обусловлено развитием брачного наряда (табл. 5.1). Характерно, что коэффициенты аллометрии по гомологичным признакам у самцов летней нерки, как правило, выше, чем у самцов весенней нерки, тогда как у самок - картина противоположная. Коэффициенты аллометрии, равно как размерные различия особей, были учтены при вычислении морфологических индексов.

Оценки многомерного парного сходства морфологических индексов различных субизолятов нерки, выполненные на основе показателя Родства Животовского, колеблются в интервале от 0,989 до 0,679 и в среднем заметно выше для пар субизолятов, принадлежащих одной расе, чем для пар субизолятов разных рас (табл. 5.2). Распределение Многомерных показателей сходства имеет две отчетливые моды: 1,000-0,980 и 0,800-0,750 (рис. 5.1. А). Можно полагать, что первая мода характеризует в основном внутригрупповые связи, а вторая - межгрупповые. К. Глубоковский

Продолжение таблицы 5.2

	7.	8.	9.	10.	П.	12.	13.	14.	15
1.	4,4	3,2	4,8	2,2	5,8	0	0	0	0
2.	0	0	3,4	1,0	2,0	0	0	0	0
3.	1,0	0	0	0	1,2	0	0	0	0
4.	9,2	1,0	4,6	7,2	12,0	0	0	0	0
5.	6,6	0	6,2	4,4	4,8	0	0	0	0
6.	3,0	5,0	6,6	7,0	4,2	0	0	0	0
7.		2,0	6,6	1,0	1,0	0	0	0	0
8.	936		10,0	3,0	5,2	0	0	0	0
9.	945	943		14,6	4,8	0	0	0	0
10.	898	961	960		11,8	0	0	0	0
11.	908	962	945	986		0	0	0	0
12.	749	747	824	803	772		5,2	10,0	2,0
13.	785	799	848	824	801	965		12,2	12,2
14.	793	791	847	817	793	968	989		2,0
15.	789	802	844	819	785	947	974	977	
16.	786	792	842	818	788	959	970	976	994
17.	790	790	836	811	778	944	964	980	988
18.	786	770	824	799	784	954	976	989	963
19.	786	776	833	806	781	937	957	981	960
20.	781	773	827	807	788	960	966	984	948
21.	799	790	835	812	791	957	969	989	969
22.	771	758	827	806	783	976	963	982	950
23.	731	709	763	732	734	849	880	884	831
24.	762	744	793	764	772	872	902	902	844
	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.

повые. Таким образом, согласно рекомендации С. Рао (1980), пороговое значение показателя сходства для построения сетевого кластера надо выбирать в промежутке между указанными модами, например, 0,900. Для уточнения вопроса о гомогенности внутригрупповых связей построили распределение многомерных показателей сходства субизолятов только весенней нерки при более дробном классовом интервале (рис. 5.1, Б). Данное распределение имеет только одну отчетливую моду 0,980-0,960. Поэтому можно выбрать еще два вспомогательных пороговых значения показателя сходства (0,980 и 0,985), которые маркируют связи наиболее близких по морфологическим особенностям субизолятов нерки оз. Азабачьего.

На основе данных пороговых значений показателя сходства и⁰ методу С. Рао (1980) построен сетевой граф субизолятов нерки оз. Азабачьего (рис. 5.2). Из графа следует, что изолят нерки отчетливо распадается на две группы выборок, одна из которых включает все субизоляты весенней расы, а также производители, входящих в р. Бушуйку в первой половине июля. Другая группа состоит из субизолятов летней нерки, а также рыб, заходящих

Окжчание таблицы 5.2

	16.	17.	18.	19.	20,	21	22.	23	24.
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
>	0	0	0	0	0	0	0	0	1,0
3.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4.	0	0	0	0	0	0	1,0	0	0
5.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	1,0	0	0	0	0	0	0
7-	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10.	0	0	0	0	1,0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	2,0
12.	3,0	5,0	4,0	1,0	6,0	2,0	10,0	0	1,0
13.	6,0	1,0	10,2	1,0	5,2	0	4,0	2,0	2,0
14.	0	6,0	6,0	9,0	5,0	5,0	4,0	0	2,8
15.	18.8	18,2	3,0	2,0	1,0	4,0	1,0	0	0
16.		12,0	1,0	4,0	2,0	3,0	4,0	0	0
17	986		7,0	10,2	3,0	7,0	4,0	0	1,0
18.	967	977		9,0	9,0	11,0	4,0	7,0	5,0
19.	967	974	980		7,0	10,2	9,0	0	0
20	957	957	984	978		12,0	11,0	6,0	2,0
21	974	978	987	987	993		8,0	0	1,0
22.	965	964	979	978	989	987		3,0	2,0
23.	847	856	902	881	895	875	893		27,0
24	859	868	915	888	908	890	905	989	
	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.

р. Бушуйку во второй половине августа и начале сентября. Заметим, что в первой группе наиболее обособленное положение занимает третья выборка из р. Бушуйки, отловленная в середине июля, а во второй группе - седьмая и восьмая выборки из р. Бушуйки, добытые в сентябре, т.е. в обоих случаях в конце нерестового хода в р. Бушуйку весенней и летней нерки соответственно.

Среди субизолятов весенней нерки наиболее близки (порог 0,985) рыбы из двух ручьев - Аришкин и Култучная, расположенных по соседству; также близки, но уже в несколько меньшей степени (порог 0,980). субизоляты двух чаш. расположенных на северном берегу озера - Атхл и Тимофеевская 2 (см. рис. 5.2). В свою очередь, рыбы "Убизолята Тимофеевская 2 сходны с неркой субизолята Култучная, Расположенного по соседству, а рыбы субизолята Атхл - с неркой "Убизолята Озерко, находящегося на противоположном берегу озера. В отношении последнего случая необходимо отметить, что нерка "Убизолята Озерко воспроизводится в нетипичном для весенней расы "йотопе - на литорали озера, в районе выхода грунтовых вод от замытого русла ручья. Поэтому нельзя исключить, что на данное

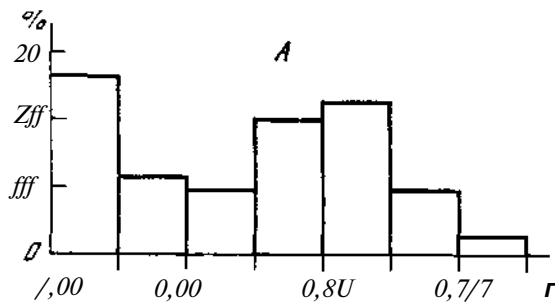
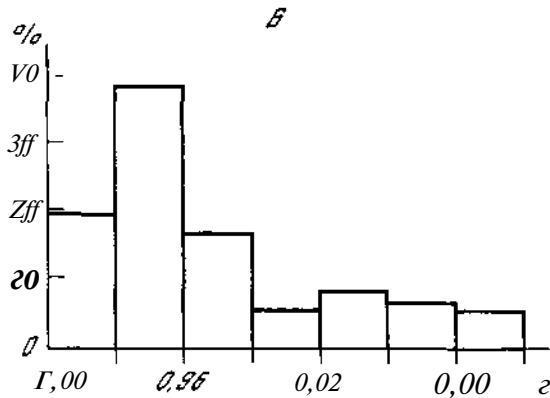


Рис. 5.1. Распределение морфологических показателей сходства по индексам между субизюлятами нерки в пределах изолята озера Ачабачьего (А) и в пределах весенней расы (Б)

По оси абсцисс - значения показателя сходства, по оси ординат - доля, в %



нерестилище, расположенное недалеко от истока протоки Азабачьей. приходит рыба с нарушенным хомингом. В целом взаимосвязи весенних субизюлятов нерки при высоких порогах сходства (0,985 и 0,980) немногочисленны.

Другую картину демонстрируют субизюляты летней нерки, имеющие достаточно много связей при высоких порогах сходства (см. рис. 5.4). При пороге 0,985 объединяются практически все субизюляты юго-восточного берега озера - Сновидовский, Аришкин, Култучная, а также Култучная-Ламутка. К ним присоединяется рыба, заходящая в р. Бушуйку во второй половине августа (выборки Б5 и Б6), а также нерка субизюлята Рыбоводная-Лотная, расположенного рядом со старым устьем р. Бушуйки. Субизюляты летней нерки северо-западного берега озера (Землянка-Лотная, Лотная-Землянка, Лотная-Рыбоводная) формируют вторую обособленную группу. Третью группу образует нерка, заходящая в р. Бушуйку в сентябре (выборки Б7 и Б8).

Ординация методом главных компонент, основанная на матрице показателей морфологического сходства Животовского, дала в принципе те же результаты, что и сетевой кластер-анализ. Из график⁸ первых двух главных компонент (см. рис. 5.3), отражающих суммарно 94,5% всей изменчивости, видно, что субизюляты нерки формируют Д⁹⁰ обособленные группировки - весеннюю и летнюю, которые разд¹⁰еляются по второй главной компоненте. Внутри весенней нерки

наиболее обособлены рыбы позднего хода из р. Бушуйки (выборка 3 и, в меньшей степени, выборка 2), внутри летней нерки также обособлены рыбы позднего хода из р. Бушуйки (выборки 7 и 8). Заметим, что дифференциация субизолятов внутри рас происходит преимущественно вдоль первой главной компоненты (см. рис. 5.3).

Данные по маркерам генов ЛДГ и ФГМ в целом подтверждают вывод, полученный по морфологическим индексам об обособленности весенней и летней нерки оз. Азабачьего (табл. 5.3, см. рис. 5.4), хотя картина и не столь рельефна. Последнее обстоятельство, видимо, обусловлено небольшим числом полиморфных локусов, используемых для группировки субизолятов нерки оз. Азабачьего. Тем не менее на сетевом графе (см. рис. 5.4) при пороговом значении показателя расстояния Нея 0,0020 количество связей между субизолятами весенней и летней нерки меньше, чем количество связей между субизолятами внутри каждой из названных групп. У летней нерки по генетическим данным также

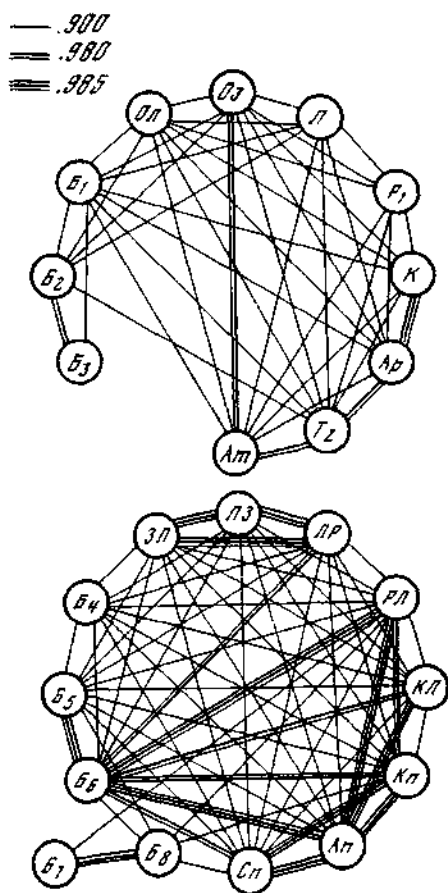


Рис. 5.2. Сетевой граф субизолятов нерки оз. Азабачьего в пространстве 21-го морфологического индекса при пороговых значениях сходства 0.950, 0.980 и 0.985

Аббревиатуры субизолятов см. в табл. 5.2

Разделяются субизоляты юго-восточного берега (Сновидовская, Аришкин, Култучная-Ламутка, Култучная) и субизоляты северо-западного берега озера (Землянка-Лотная, Лотная-Землянка, Лотная-Рыбоводная, а также Рыбоводная-Лотная). У весенней нерки количество связей субизолятов, выявляемых по маркерам генов ЛДГ и ФГМ, на сетевом графе в целом больше, чем у летней нерки. Обращают на себя внимание многочисленные связи субизолятов ранней нерки с рыбами позднего хода из р. Бушуйки (выборки Б4, Б6, Б7, Б8).

На основании изложенного можно заключить, что картина дифференциации нерки оз. Азабачьего, полученная по морфологическим при-

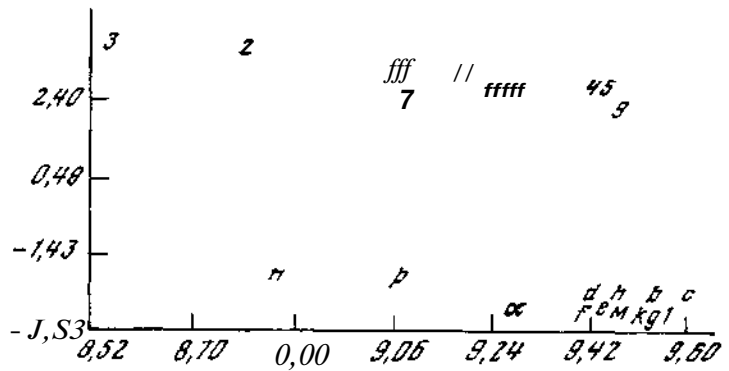


Рис. 5.3 График первых двух главных компонент субизолятов нерки оз. Азабачьего в пространстве 21-го морфологического индекса

Обозначения субизолятов: / - Бушуйка P1; 2 - Бушуйка P2, 3 - Бушейка P3, 4 - Тимофеевская 2, 5 - Озерко; 6 - Атхл; 7 - Лотная; K - Рыбоводная; 1; 9 - Олежкина чаша. 10 - Кулгучная // - Аришкин. «- Бушуйка P4; b - Бушуйка P5; (- Бушуйка P6, d - Землянка-Лотная; с-Лотная-Землянка, /- Лотная-Рыбоводная; ; - Рыбоводная-Лотная; h - Кулгучная-Ламутка; L - Кулгучная П; / - Аришкин П; ш - Сновидовская П. u - Бушуйка P7 /> - Бушуйка P8

знакам, более рельефна и гораздо лучше соответствует данным о пространственной и временной структуре этого стада, нежели картина дифференциации, построенная на основе маркеров генов ЛДГ и ФГМ. Можно полагать, что увеличение числа дифференцирующих генетических маркеров до 10-15, как это уже сделано для американских популяций нерки (Grant et al., 1980; Utter et al., 1980; Wilmot, Burger, 1985), позволит получить более детальные и надежные сведения о популяционно-генетической структуре нерки оз. Азабачьего. Пока же при исследовании популяционной структуры приходится в основном ориентироваться на данные по морфологической дифференциации этого изолята.

Исходя из оценок морфологического сходства субизолятов нерки (табл. 5.2, рис. 5.2, 5.3), некоторые из них можно объединить в субпопуляционные группировки. У летней нерки в одну группу включаются субизоляты Землянка-Лотная, Лотная-Землянка и Лотная-Рыбоводная; в другую — Аришкин, Сновидовская, Кулгучная, Кулгучная-Ламутка и, видимо, Рыбоводная—Лотная. У весенней нерки в одну группу можно объединить субизоляты Аришкин и Кулгучная в, возможно, Атхл, Тимофеевская 2, Озерко. Остальные субизоляты весенней нерки занимают достаточно обособленное положение и, по-видимому, могут рассматриваться как самостоятельные субпопуляции. Что касается субпопуляционной подразделенности нерки р. Бушуйки, то этот вопрос требует дальнейшего исследования на нерестилища^в реки. Также требует уточнения статус осенней нерки, заходящей^в р. Бушуйку в сентябре, поскольку она в достаточной большой степени обособлена как от весенней, так и от летней нерки.

Для определения популяционного статуса выделенных группировок нерки оз. Азабачьего весьма важно оценить величину потока генов

между ними, иными словами, степень репродуктивной обособленности. Обычно для этих целей прибегают к мечению особей. По имеющимся оценкам: стрэинг у нерки из субпопуляций обычно составляет 1-3%. достигая в отдельных случаях 7% (Vernon, 1957; Haitian, Raleigh, 1964; Варнавский, Варнавская, 1985; Quinn et al., [1987]). Отмечается, что величина стрэинга у нерки может варьироваться из года в год в определенных пределах, что обусловлено изменением абиотических факторов среды (Quinn, 1985; Groot, Quinn, 1987). По мнению С.М. Коновалова (1980), величина обмена между субпопуляциями нерки не превышает 10%, а между популяциями 0,01%, т.е. на три порядка ниже.

В 1979-1981 гг. было осуществлено крупномасштабное мечение производителей нерки оз. Азабачье с целью определить величину стрэинга из субизюлятов (Коновалов и др., 1983; Ильин и др., 1985). Было помечено более 3600 экз.

весенней нерки из четырех различных субизюлятов и почти 2900 экз. летней нерки также из четырех субизюлятов. Возврат меток для весенней нерки составил 39%, а для летней - 23%. Величина обмена особями между субизюлятами одной расы нерки колебалась от 0 до 16%, составляя в среднем около 4%. Было отмечено, что хоминг нерки резко ослабевает после выбора рыбой места для копания гнезда.

Необходимо отметить, что для оценки величины миграционных потоков генов между популяционными группировками, метод мечения имеет ряд существенных недостатков. Во-первых, мечением мы в лучшем случае фиксируем потоки особей, но не потоки генов, поскольку особь, даже пришедшая на "чужое" нерестилище, не обязательно примет участие в нересте и тем более не обязательно оставит свой след в генофонде группы. Во-вторых, широкомасштабное Течение технически весьма трудоемкий и дорогостоящий эксперимент, ^м-третьих, оценки величины стрэинга при мечении часто оказываются сниженными, поскольку учет меток, как правило, производят только

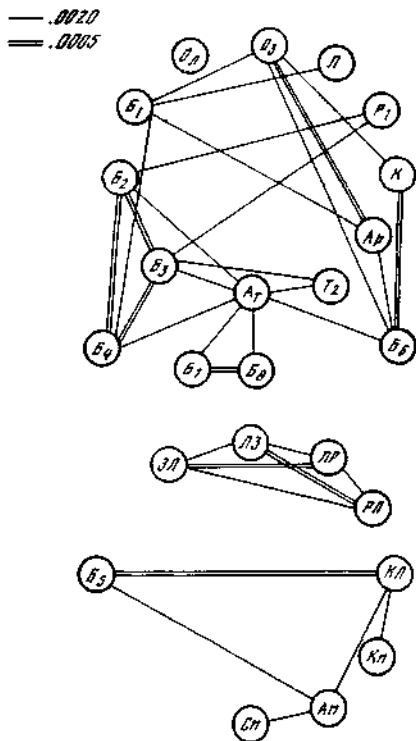


Рис. 5.4. Сетевой граф субизюлятов нерки оз. Азабачье в пространстве генетических маркеров ДЛГ и ФГМ

Аббревиатуры субизюлятов см в табл. 5.2

Таблица 5.3. Оценки многомерного парного ($\cdot K\Gamma^3$) сходства (ниже диагонали) и различия ($\cdot Ю^*$) (выше диагонали) по маркерам генов ЛДГ и ФГМ субизолятов нерки оз. Азабачьего

№, субизолят	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1. Бушуйка. P1		121	138	121	6	114
2. Бушуйка, P2	996		1	0	82	6
3. Бушуйка. P3	995	999		6	95	6
4. Тимофеевская 2	996	1000	999		82	6
5. Озерко	999	997	997	997		71
6. Атхл	996	999	999	999	998	
7. Лотная	999	993	993	993	998	992
8. Рыбоводная 1	992	999	999	999	994	999
9. Олежкина	996	997	997	997	997	998
10. Култучная	999	999	999	999	999	999
11. Аришкии	999	998	997	998	999	998
12. Бушуйка, П1	995	999	999	999	997	999
13. Бушуйка, П2	983	993	993	993	985	991
14. Бушуйка, П3	998	999	999	999	999	999
15. Землянка—Лотная	981	994	994	994	984	992
16. Лотная-Землянка	987	997	995	997	989	996
17. Лотная-Рыбоводная	982	995	995	995	985	993
18. Рыбоводная-Лотная	988	997	997	997	990	996
19. Култучная—Ламутка	980	990	990	990	981	987
20. Култучная, П	971	983	983	983	972	979
21. Аришкин, П	986	994	994	994	987	991
22. Сновидовская. П	992	996	996	996	992	994
23. Бушуйка, П4	993	999	999	999	995	999
24. Бушуйка. П5	994	999	999	999	996	999
	1.	2.	3.	4.	5.	6.

на "родном" и ближайших к нему нерестилищах. Поэтому было бы весьма заманчиво разработать метод оценки миграционных потоков генов между популяционными группировками, основанный на регистрации каких-либо генетических или морфологических признаков особей и лишенный указанных недостатков.

Не претендуя на полное решение данной проблемы, изложим некоторые соображения по применению морфологических признаков для оценки величины миграционных потоков между группировками особей. Как показано в главах 3 и 4, при использовании адекватного набора морфологических признаков виды тихоокеанских лососевых и голюиов различаются на пандиакритическом уровне, т.е. их подмножества ("облака") в многомерном пространстве морфологических признаков, судя по дискриминантному анализу, не перекрываются. Одновременно эти виды являются репродуктивно изолированными группами, т.е. поток генов между ними нулевой. Можно предположить, что при возникновении потока генов между группами их морфологические особенности будут сближаться, причем тем сильнее, чем большим будет поток генов. Это приведет к перекрыванию подмножеств группировок в многомерном

Продолжение таблицы 5.3

	7.	8.	9.	10.	П.	12.	13.	14.	15.
1.	018	230	101	37	9	140	460	41	527
2.	145	17	88	25	67	1	154	31	153
3.	164	12	92	32	79	1	148	38	140
4.	(45	17	88	25	67	1	154	31	153
5.	36	175	62	16	1	98	410	16	454
6.	157	30	50	21	59	К)	216	19	200
7.		252	191	65	34	159	404	82	507
8.	990		152	83	152	11	17	92	74
9.	990	995		52	64	104	479	32	442
10.	996	997	998		10	34	276	3	299
И.	998	995	997	999		81	370	12	412
12.	993	999	997	999	997		134	42	131
13.	984	995	981	989	986	994		314	25
14.	995	997	999	999	999	999	988		325
15.	980	997	984	989	985	995	999	988	
16.	985	999	990	993	990	998	998	993	999
17.	981	997	986	990	986	995	998	993	999
18.	987	999	989	994	991	998	999	993	999
19.	982	992	977	986	983	991	999	984	998
20.	976	986	966	977	974	984	997	975	994
21.	982	995	983	991	988	995	999	989	998
22.	993	996	987	995	993	997	998	993	995
23.	988	999	998	998	996	999	990	998	993
24.	989	999	999	998	996	999	989	999	992
	7.	8.	9.	10.	П.	12.	13.	14.	15.

пространстве морфологических признаков, что может быть количественно оценено при помощи дискриминантного анализа. Оценкам степени перекрытия подмножеств можно поставить в соответствие определенную величину миграционных потоков генов. Заметим, что такие оценки миграционных потоков могут смещаться в сторону завышения под воздействием по крайней мере двух причин.

1. Неадекватное описание морфологических особенностей группировок, обусловленное низким качеством и малым числом используемых признаков.

2. Сходный по величине и направлению естественный отбор, действующий параллельно на разные группировки и приводящий к их конвергенции.

Этот подход к оценке миграционных потоков генов, который можно назвать методом "морфологической метки", был апробирован на нерке⁰³ • Азабачьего. В табл. 5.2 приведены величины перекрытия морфологических особенностей исследованных субизолятов нерки, оцененные на основе дискриминантного анализа. Как следует из таблицы, эти величины колеблются от 0 до 17,8% (в среднем - 4,7%) у весенней

Окончание таблицы 5 3

	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	386	506	360	520	663	381	232	202	166
2	81	138	78	205	316	131	75	23	26
3	15	125	71	199	310	128	79	17	22
4	81	138	78	205	316	131	75	23	26
5	322	431	304	475	621	343	209	141	110
6	115	178	117	277	407	192	128	13	9
7	381	496	343	447	560	320	182	261	233
8	28	62	32	142	240	93	73	21	39
9	311	406	321	569	751	439	319	73	42
10	193	279	182	334	465	229	130	67	51
11	288	391	270	431	570	306	180	126	99
12	65	117	62	181	287	113	66	23	30
13	32	33	19	4	31	6	43	209	261
14	213	301	206	379	521	268	163	61	41
15	11	1	16	42	87	49	100	160	215
16		8	3	59	123	44	67	90	130
17	999		14	56	109	58	105	137	188
18	999	999		42	99	24	43	103	142
19	996	997	997		12	10	57	273	332
20	991	993	993	999		40	106	404	475
21	998	997	999	999	997		19	202	247
22	997	995	998	997	994	999		158	185
23	996	995	996	987	978	990	992		4
24	995	993	994	985	975	989	991	999	
	16	17	18	19	20	21	22	23	24

нерки и от 0 до 27% (в среднем - 5,1%) У летней нерки Заметим, что максимальная величина перекрытия (27%) наблюдается между выборками летней нерки, взятыми во время хода рыбы в р. Бушуйку Если принимать во внимание только субизоляты летней нерки, величина перекрытия будет варьировать от 0 до 18,8%, в среднем 4,8% Эти величины оказались практически идентичны оценкам стрейнга, полученным на основе мечения азабачинской нерки (0-16%. в среднем около 4%) Необходимо подчеркнуть, что перекрытие подмножеств субизолятов весенней нерки, воспроизводящихся на нерестилищах одного типа и, следовательно испытывающих сходное действие естественного отбора, не выше, чем субизолятов, воспроизводящихся на нерестилищах разного типа Например, величина перекрытия субизолята Култучная (речно-озерный тип) и Олешкина Чаша - 14,6%, а Култучная и Потная или Рыбоводная 1 (речной тип) - 1% Таким образом, сходное действие естественного отбора в данном случае не приводит к конвергенции соответствующим образом к возрастанию величины перекрытия подмножеств Величины перекрытия морфологических особенностей субизолятов

принадлежащих разным сезонным расам нерки, колеблются от 0 до 1%, в среднем 0,04%. Если принимать эти оценки как величину генетического обмена между группировками, генетическая обособленность сезонных рас вполне достигла уровня самостоятельных популяций.

Величины перекрытия подмножеств морфологически наиболее сходных субизолятов нерки заметно выше средних значений: от 5,2 до 17,8% у весенней нерки и от 5,0 до 18,8% у летней нерки. Если объединить эти субизоляты на основе их сходства в субпопуляции, то получим оценки степени перекрытия подмножеств субпопуляций. Для весенней нерки величина перекрытия субпопуляций варьирует в диапазоне от 0 до 14,6%, в среднем 5%, для летней нерки от 1 до 10,2%, в среднем 3,7%. Данные величины примерно в 1,5–2 раза выше, чем средние оценки стрэинга из субпопуляций, полученные по данным мечения, однако они практически не выходят за верхний предел миграционных потоков (10%). Если учесть, что оценки стрэинга между популяционными группировками методом мечения в целом несколько занижает, а метод морфологической метки – несколько завышает, то соответствие оценок надо признать весьма высоким.

Подводя итоги данному разделу, можно заключить, что изолят (локальное стадо) нерки оз Азабачьего разделен на две самостоятельные темпорально изолированные популяции – весеннюю и летнюю, обмен генами между которыми составляет несколько сотых процента. Каждая из 31 их популяций представляет систему взаимодействующих субпопуляций, миграционные потоки генов между которыми достигают величин 1–К%. т е на два-три порядка выше, чем между весенней и летней ПОПУЛЯЦИЯМИ. Некоторые субпопуляции включают в свой состав несколько субизолятов-нерестилищ. Таким образом, пространственная и популяционная подразделенности нерки оз Азабачьего хотя и сходны, но не тождественны. Эти результаты необходимо учитывать при развитии исследований по популяционной генетике и теории динамики стада, при оценке запасов, прогнозировании численности нерестовых подходов, а также разработке вопросов рациональной эксплуатации стада азабачинской нерки.

5.2. Популяционная структура горбуши

Горбуша – наиболее массовый вид тихоокеанских лососей: средний многолетний мировой вылов равен 115,9 млн экз., или 157,3 тыс т в год, что составляет более 37% от вылова тихоокеанских лососей (Коновалов, 1986). Горбуша – доминирующий объект лососевого промысла на Дальнем Востоке: ежегодный вылов ее достигает 80% всех Добываемых у нас тихоокеанских лососей (Bull INPFC 1979). Кроме того, в настоящее время горбуша – основной объект аквакультуры лососей на Дальнем Востоке: на рыбоводных заводах доля выпускаемой Молоди горбуши достигает 70% (Санин, Рухлов, 1978).

Горбуша обитает в северной части Тихого океана и сопредельных бассейнах Ледовитого океана. Распространена от рек Корейского полуострова до р Лены в Азии и от рек Калифорнии до р Маккензи в

Северной Америке. Нагульные скопления в море концентрируются в прикурильском и приалеутском районах, а также в Японском море (Takagi et al., 1981; Бирман, 1985). Численность азиатских популяций горбуши заметно выше, чем американских. На Дальнем Востоке горбуша наиболее многочисленна в реках юго-западной и северо-восточной Камчатки, юго-восточного Сахалина и Южных Курильских островов. Динамика численности этого вида характеризуется резкими короткопериодными колебаниями по четным и нечетным годам, что связано с созреванием подавляющего большинства особей на втором году жизни (Иванков, 1965; Bilton, Ricker, 1965; Иванков и др., 1975; Ефанов, Кочнева, 1980). Имеются также значительные по амплитуде долгопериодные (до нескольких десятков лет) изменения численности горбуши, которые, как полагают, определяются колебаниями абиотических факторов среды, влияющих на воспроизводство популяций данного вида (Сагановский, 1949; Бирман, 1980, 1985; Давыдов, 1977, 1981; Климов, 1986). Несмотря на определенные успехи в изучении динамики численности горбуши, прогнозирование мощности ее подходов к береговым районам промысла зачастую бывает неудачным: амплитуда колебаний численности взрослых особей в каждой конкретной локальности оказывается труднопредсказуемой (Чигиринский, 1989). Эхо обусловливает большие потери уловов в одних районах промысла и переловы — в других.

В последние годы популяционная структура горбуши изучалась всесторонне: по особенностям экологии, морфологическим и кариологическим признакам, генным маркерам (Aspinwall, 1974; Смирнов, 1975; Berg, 1979; Utter et al., 1980; Takagi et al., 1981; Гриценко, 1981; Картавцев и др., 1981; Салменкова и др., 1981; Черешнев, 1981; Алтухов и др., 1983; Грачев, 1983; Горшкова, Горшков, 1983; Ермоленко и др., 1983; Гагальчий, 1985, 1986, 1987; Veacham et al., 1985; Алтухов и др., 1987; Ионов, 1987; Горшкова и др., 1988; Ефанов, 1989; Кирпичников, 1989, 1990; Омельченко, Вялова, 1990). Взгляды перечисленных исследователей на популяционную структуру горбуши достаточно сильно разнятся. Однако все они сходятся во мнении о принципах популяционной организации данного вида, выделяя несколько иерархических группировок, каждая из которых приурочена к конкретной локальности. Иными словами, горбуша, по мнению этих исследователей, представлена рядом относительно независимых самовоспроизводящихся локальных группировок. Эти группировки отвечают популярной в ихтиологии концепции локального стада (MacLeans, Evans, 1981), которая лежит до сих пор в основе стратегии популяционных исследований лососей и практических рекомендаций по их рациональному использованию (Ricker, 1972; Алтухов, 1974, 1983; Коновалов, 1980; Грачев, 1983; Кузнецов, Мина, 1985).

Вместе с тем далеко не все имеющиеся данные свидетельствуют на наш взгляд, в пользу пригодности концепции локального стада для адекватного представления популяционной структуры горбуши. Начиная с 1980 г. мы, совместно с Л.А. Животовским и его сотрудниками из Института общей генетики РАН, проводим исследования по попу-

популяционной морфологии и популяционной генетике азиатской горбуши. В 1986 г. к этим работам присоединились Р.М. Викторовский и его соавтор из Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Результаты совместных исследований отражены в ряде публикаций (Глубоковский, Животовский, 1986, 1989; Глубоковский и др., 1989; Животовский и др., 1989; Животовский, Глубоковский 1989а, б). Главным итогом нашего изучения горбуши стало создание новой концепции популяционной структуры данного вида - модели флуктуирующих стад.

Согласно методологии исследований популяционной организации видов, изложенной в главе 5, необходимо провести классификацию теоретически допустимых моделей популяционной структуры конкретного вида. В отношении популяционной структуры вида у горбуши в научной литературе рассматривались различные модели, которые, на наш взгляд, можно разделить на три группы.

1. "Модель локальных стад", согласно которой горбуша дифференцирована на ряд изолированных друг от друга самовоспроизводящихся группировок, приуроченных к районам нереста (Семко, 1939; Кагановский, 1949; Бирман, 1965, 1985; Ishida, 1967; Смирнов, 1975; Грачев, 1983; Beacham, 1985; Beacham et al. 1985) и даже к отдельным нерестовым рекам (Алтухов, 1983) или же к определенным районам морского нагула (Гриценко, 1981; Takagi et al., 1981; Ефанов, 1983). К этой же модели можно отнести и взгляды тех исследователей, которые выделяют у горбуши сезонные расы в качестве крупных внутривидовых группировок (Иванков, 1967, 1986; Алтухов и др., 1983; Ионов, 1987; Ефанов, 1989).

2. "Модель перемешивающихся стад", согласно которой стада горбуши регулярно обмениваются большим количеством мигрантов, т.е. являются панмиксными (Vernon, 1962; Neave, 1969; Aspinwall, 1974; Johnson, 1979 цит. по Beacham et al., 1985). Эта модель была популярна среди американских исследователей в 60—70-е годы.

3. "Модель флуктуирующих стад", согласно которой границы и количество самовоспроизводящихся стад горбуши не являются константными, а подвержены периодическим изменениям во времени (Глубоковский, Животовский, 1986). Эти изменения обусловлены регулярными, иногда значительными, флуктуациями миграционных потоков между локальными стадами.

Рассмотрим фактический материал, характеризующий основные черты внутривидовой дифференциации горбуши. В 1980-1984 гг. методами морфометрического и генетического анализа были исследованы 83 выборки производителей дальневосточной горбуши (более 4,5 тыс. особей), отловленные в реках основных районов воспроизводства данного вида на Дальнем Востоке: Приморье (10 выборок), Южных Курилах (43 выборки), Сахалине (26 выборок). Камчатке (2 выборки), Охотоморском побережье материка (2 выборки). Соотношение полов в выборках подбирали примерно равным. У каждой особи измеряли 11 экстерьерных признаков. Морфологические признаки далее преобразовывали в 12 индексов Хаксли (см. раздел 1.2) с целью нивелировать эпигенетическую компоненту морфологической изменчивости,

обусловленную размерной изменчивостью, а также аллометрическим ростом в связи с приобретением брачного наряда. Были получены оценки средних значений морфологических индексов у 37 демов горбуши в 1981-1984 гг. Здесь и далее понятие "дем" мы используем в операциональном смысле, как это предлагает В.А. Красилов (1977), понимая под ними группировки особей, выделяемые по географическим (топодемы) или хронологическим (хронодемы) критериям. Данные по морфологическим признакам 43 южнокурильских и 3 сахалинских демов горбуши любезно предоставил Л.А. Животовский. Кроме морфологических признаков у тех же особей регистрировали генотипы 4 полиморфных ферментов: фосфоглюкомутазы (ФГМ), малатдегидрогеназы (МДГ), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-ФГД), глицерол-3-фосфатдегидрогеназы (ГФД). Данные по частотам аллелей названных маркеров генов у исследованных демов горбуши приведены в совместной публикации (Животовский и др., 1989). В этой же статье приведены литературные данные по генетическим особенностям других, в том числе североамериканских, демов горбуши - всего по 135 выборкам, добытым в 1979-1984 гг.

Первые исследования по морфологической дифференциации дальневосточной горбуши начаты в 20-е годы И.Ф. Правдиным (1929, 1932), исследовавшим западнокамчатскую горбушу и предложившим схему промеров, состоящую из 172 признаков. Эти работы были продолжены в 50-х и 60-х годах (Двинин, 1950, 1952; Енютина, 1954, 1972; Ricker, 1962; Pearson, 1964; Иванков, 1967а; Воловик, 1968). Важной целью цитированных исследований было выделение "географических рас" - локальных группировок горбуши. Однако позже интерес к популяционно-морфологическим исследованиям горбуши, впрочем, как и других видов тихоокеанских лососей, заметно угас, что, видимо, можно объяснить низкой эффективностью методов одномерной статистики, применявшихся для дифференциации группировок. В 80-е годы было опубликовано несколько работ по морфологии горбуши. В обстоятельном морфометрическом и краниологическом исследовании И.А. Черешнева (1981) рассмотрена внутривидовая таксономия горбуши. Автор пришел к выводу, что подвиды у азиатской горбуши отсутствуют. В работе С.А. Горшкова и Г.В. Горшковой (1988) отмечаются статистически существенные различия по критерию Стьюдента смежных поколений горбуши р. Утки (Западная Камчатка) по числу позвонков, жаберных лучей и тычинок, длине и высоте хвостового стебля, длине и высоте спинного плавника. Установлено, что морф⁰ логическая изменчивость горбуши обусловлена различиями размеров особей, степенью выраженности брачного наряда, а также половым диморфизмом. Единственная работа, где использованы многомерные методы анализа морфологических данных, была выполнена Т. Бичемом (Beacham, 1985). Автор изучил взаимосвязи 24 демов горбуши юга Британской Колумбии по пяти пластическим и двум меристическим признакам. Оказалось, что по исследованным пластическим признакам* масштаб различий между поколениями четных и нечетных лет меньше, чем между топодемами. Таким образом, современные методы много-

Таблица 5.4. Значения коэффициентов аллометрии морфологических индексов у самок и самцов горбуши в 1981-1984 гг

N	Индекс	Самцы. 1981	Самки. 1981	Самцы, 1982	Самки, 1982
1	O	0,36	0,63	0,32	0,30
2	OP	1,14	0,60	0,76	0,31
3	C	1,79	1,06	0,99	0,53
4	HM	1,14	0,97	0,85	0,61
5	PD	0,95	1,02	0,91	0,87
6	AA	1,26	0,94	1,02	0,90
7	PL	1,23	2,00	0,91	0,88
8	AC	1,19	1,01	1,00	0,90
9	HD	1,12	1,18	0,86	0,64
10	HA	1,18	1,39	0,75	0,33
11	LA	0,95	0,95	0,98	0,89
12	DA	0,99	0,77	0,84	0,88

N	Индекс	Самцы. 1983	Самки, 1983	Самцы, 1984	Самки. 1984
1	O	0,34	0,34	0,28	0,25
2	OP	1,04	0,88	1,10	0,57
3	C	1,53	1,01	1,35	0,59
4	HM	1,14	1,14	1,15	0,94
5	PD	0,92	0,90	0,94	1,01
6	AA	1,21	1,06	1,14	0,82
7	PL	0,98	0,86	0,98	1,76
8	AC	1,13	1,00	1,09	0,92
9	HD	1,26	1,36	0,92	0,74
10	HA	1,08	0,81	1,06	0,76
11	LA	1,03	0,95	0,98	0,66
12	DA	1,02	1,17	1,05	0,77

мерного статистического анализа для изучения морфологической дифференциации азиатской горбуши не применялись.

Анализ коэффициентов аллометрии морфологических индексов горбуши (табл. 5.4) показывает, что у линии нечетных лет аллометрия выражена в большей степени, чем у линии четных лет. В целом у самцов и самок горбуши коэффициенты аллометрии гомологичных морфологических индексов достаточно сходны, хотя амплитуда изменчивости коэффициентов у самцов больше, чем у самок. В то же время наблюдается некоторая изменчивость коэффициентов аллометрии из года в год. Так, у самок горбуши в 1981 г. наблюдались высокие значения коэффициентов по индексам: диаметр глаза (O) и длина хвостового стебля (PL); у самцов в 1982 г. - низкие значения коэффициентов по индексам заглазничное расстояние (OP) и высота анального плавника (HA). Средние значения морфологических индексов, вычисленных с учетом размерной изменчивости и аллометрического роста особей, оказались достаточно близки у всех изученных демов горбуши.

Анализ матрицы многомерных показателей сходства по комплексу 2 морфометрических индексов (табл. 5.5) показывает, что сходство Демов горбуши в 1981-1984 гг. варьировало от 0,98 до 0,38. Попарное

Таблица 5.5. Оценки многомерного парного сходства (ниже диагонали 10^{-3}) и величины (в %) перекрытия демов (выше диагонали) азиатской горбуши в 1981-1984 гг

1. Максимовка 81		18,8	9,7	5,4	2,1	5,6
2. Желтая 81	978		15,2	11,6	13,4	2,5
3. Самарга 81	971	978		13,7	9,8	12,7
4. Ботчи81	967	985	985		14,2	9,7
5. Коппи81	964	979	986	990		8,6
6. Фирсовка 81	948	956	986	975	979	
7. Очепуха 81	933	926	965	943	964	972
8. Ола 81	762	765	823	810	809	865
9. Авача 81	758	784	812	796	790	848
10. Коппи 82	536	492	558	529	536	588
П.Тумнш 82	533	489	559	531	536	589
12. Таежная 82	576	648	585	569	466	619
13. Кема82	564	630	566	544	544	600
14. Новоселовка 82	478	509	496	501	549	558
15. Фирсовка 82Р	513	495	543	522	520	573
16. Ола 82	503	486	535	518	523	577
17. Авача 82	547	508	567	546	553	605
18 Фирсовка 82П	581	532	577	563	564	611
19. Бахура83	769	740	776	759	757	807
20. Фирсовка 83Р	697	696	730	715	714	772
21. Перевальная 83	773	750	776	772	763	814
22. Красногорка 83	766	711	747	751	758	770
23. Новоселовка 83	747	802	750	750	740	791
24. Покосная 83	777	736	781	771	770	816
25. Фирсовка 83П	739	704	744	725	723	786
26. Очепуха 83	745	709	727	723	720	766
27 Б. Такой 83	716	675	697	694	685	738
28. Тумнин 83	736	709	737	717	703	753
29. Бахура 84А	220	204	222	214	211	242
30. Фирсовка 84Р	278	256	281	271	265	305
31. Бахура 84Б	328	245	331	318	313	360
32. Бахура 84В	267	249	272	261	257	297
33. Очепуха 84	269	251	275	265	260	301
34. Бахура 84Г	253	235	256	248	242	280
35. Бахура 84Д	256	236	256	248	245	279
36. Фирсовка 84П	265	243	266	257	253	290
37. Бахура 84Е	187	173	190	185	179	207
	1.	2.	3.	4.	5.	6.

сравнение демов по критерию Хотеллинга, многомерному аналогу критерия Стьюдента, показало, что в большинстве случаев (663 из 666) они статистически существенно различаются с вероятностью $(P) <$ превышающей 99,9%. Исключение составили лишь три пары демов. Ботчи 81-Коппи 81 ($P = 94,7\%$), Очепуха 83-Большой Такой 83 ($P^s = 93,8\%$), Бахура Б-Бахура В в 1984 г. ($P = 99,5\%$). На графике распределения многомерных показателей сходства (рис. 5.5) отчетливо выявляются три моды: 1)0,95; 2)0,78-0,73; 3)0,57-0,47. Можно

Продолжение таблицы 5.5

11.	¹ _-7	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12.	³ _-9	0,7	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13.	13,8	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
14.	6,8	0,6	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
15.	¹⁶ >9	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
16.	¹⁴ _-5	2,2	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
17.		1,9	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
18.	810		26.2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
19.	780	978		0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
20.	598	537	533		24,6	2,5	3,4	0,8
21.	599	521	518	994		1,7	0,0	0,0
22.	621	556	530	925	909		230	3,6
23.	606	533	508	908	890	988		0,9
24.	558	571	530	897	867	920	897	
25.	570	584	561	942	914	940	917	975
26.	590	588	550	934	914	926	901	983
27.	626	559	539	983	978	947	929	931
28.	629	531	513	944	934	976	975	898
29.	804	764	739	864	849	903	880	937
30.	760	786	738	822	795	895	874	894
31.	808	731	689	821	812	912	900	824
32.	799	593	581	801	816	810	790	693
33.	781	691	639	764	758	886	886	789
34.	826	661	637	828	838	866	857	741
35.	801	694	647	800	795	887	897	792
36.	782	661	611	754	748	863	874	756
37.	745	623	578	737	739	840	853	716
38.	731	738	721	814	788	867	847	804
39.	248	247	224	676	647	749	760	774
40.	307	301	279	747	721	829	837	811
41.	363	359	332	780	750	868	880	849
42.	300	300	274	721	694	814	826	810
43.	301	302	278	744	719	824	829	818
44.	280	276	252	700	676	800	814	779
45.	289	265	240	699	679	794	815	771
46.	294	262	242	709	692	815	837	758
47.	207	185	170	590	574	692	716	662
	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14

Полагать, что первая мода охватывает внутригрупповые различия Демов, тогда как вторая и третья - межгрупповые. Иными словами, у Рбуши должны наблюдаться два уровня внутривидовой иерархии - Первый, более высокий, связанный с третьей модой коэффициентов Многомерного сходства и второй, более низкий уровень, связанный со второй модой коэффициентов сходства.

Для проверки данной гипотезы мы превратили матрицу сходства Демов в матрицу их смежности при пороге сходства 0,65, соответствующую

Продолжение таблицы 5.5

1.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
8.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10.	5,1	2,8	8,8	4,7	0,0	0,0	0,0	0,0
П.	0,9	1,4	10,8	0,8	0,8	0,0	0,9	0,0
12.	4,0	0,0	4,6	10,8	0,0	0,0	0,0	0,0
13.	1,0	0,0	3,8	11,7	0,0	0,0	0,0	0,0
14.	14,5	9,6	0,0	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0
15.		9,7	2,3	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0
16.	978		7,1	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0
17.	949	964		5,7	0,0	0,0	0,0	0,0
18.	915	915	969		0,0	0,0	0,0	0,0
19.	870	861	880	888		12,5	8,9	2,9
20.	897	889	850	851	955		5,0	0,0
21.	838	845	860	898	965	944		3,0
22.	712	738	834	862	873	760	883	
23.	789	798	810	867	916	913	983	846
24.	765	785	854	887	937	852	957	955
25.	797	818	845	887	938	910	977	864
26.	753	775	809	872	910	870	968	879
27.	719	746	788	853	887	830	951	868
28.	855	814	813	831	969	944	919	766
29.	747	754	714	732	541	571	553	440
30.	803	796	774	802	640	660	642	512
31.	841	836	809	839	705	729	707	556
32.	792	791	754	780	622	655	630	488
33.	806	804	772	791	631	657	635	501
34.	763	761	735	771	593	621	613	479
35.	746	756	746	785	579	595	608	505
36.	739	743	750	801	582	595	616	518
37.	624	648	644	690	446	477	499	412
	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.

щего "впадине" между третьей и второй модами. Далее, на основе матрицы смежности, провели ординацию демов методом главных компонент. Из графика первых трех главных компонент (рис. 5W-описывающих 91,96% всей изменчивости, видно, что все изученные демы" четко разделяются по второй компоненте на две группы - поколение четных лет и поколение нечетных лет. Таким образом, по морФ^{олс}гическим признакам установлен первый, более высокий уровень^б внутривидовой иерархии горбуши. Отметим, что генетики ранее У*^с

Продолжение таблицы 5*5

1.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
8.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
№	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
П	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0
13.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
14.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0
15.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0
16.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,6	0,0
17.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
18.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0
19.	1,0	3,8	2,9	0,0	0,0	12,4	0,0	0,0
20.	2,9	0,0	1,0	1,0	0,0	4,8	0,0	0,0
21.	17.2	6,9	8,1	2,0	2,0	2,0	0,0	0,0
22.	0,0	14,4	1,0	3,0	3,0	0,0	0,0	0,0
23.		3,9	15,0	8,1	5,1	0,0	0,0	0,0
24.	934		9,8	9,9	11,9	1,0	0,0	0,0
25.	973	957		15,2	9,1	0,0	0,0	0,0
26.	976	948	983		17,3	0,0	0,0	0,0
27.	962	950	947	990		0,0	0,0	0,0
28.	869	858	880	844	820		0,0	0,0
29.	543	483	548	541	528	531		10,0
30.	630	579	642	621	616	641	961	
31.	693	6,36	712	687	678	706	937	990
32.	623	558	633	613	605	620	972	993
33.	623	568	631	610	604	628	968	996
34.	612	544	613	601	597	589	973	989
35.	609	549	615	615	605	554	975	956
36.	622	565	625	621	614	555	944	946
37.	510	450	512	516	512	435	946	907
	23.	24.	25.	26,	27.	28.	29.	30

отмечали рельефные и устойчивые во времени различия между линиями горбуши четных и нечетных лет в конкретных районах ареала "о маркерам генов (Aspinwall, 1974; Utter et al., 1980; Салменкова и др., 1981; Ермоленко и др., 1983; Beacham et al., 1985; Животовский и др., 1989), а также по особенностям кариотипа (Горшкова, Горшков, 1983). Очевидно, наблюдается сходство в структуре изменчивости горбуши по мутационным и некоторым полигенным признакам. Пластические Индексы горбуши, использованные в работе Т. Бичема (Beacham, 1985),

Окончание таблицы 5.5

1.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
8.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
11.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13.	0,0	0,0	1,0	3,0	0,0	2,2	1,4
14.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0
15.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
16.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0
17.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
18.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
19.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
20.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
21.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
22.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
23.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
24.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
25.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
26.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
27.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
28.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
29.	16,0	11,9	12,9	14,0	11,8	2,2	9,5
30.	25,0	0,0	6,9	4,90	0,0	0,0	2,7
31.		25,7	26,7	19,0	13,7	15,2	5,4
32.	986		4,9	5,0	0,0	0,0	1,3
33.	985	996		4,0	0,0	0,0	0,0
34.	972	992	990		0,0	0,0	13,5
35.	939	966	958	976		3,2	22,4
36.	929	953	946	968	987		24,2
37.	874	921	909	947	979	969	
31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	

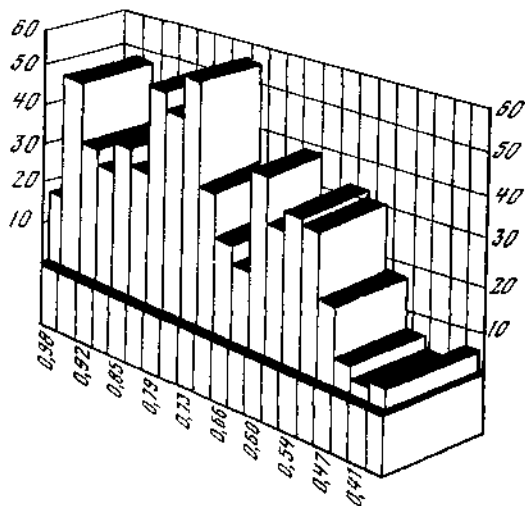
Примечание. Две цифры в названии демов - год, П - поздняя (осенняя) раса, Р - ранняя (летняя) раса.

подобного сходства в структуре изменчивости не обнаруживают, что, видимо, можно объяснить их неудачным подбором и малым числом.

Несомненно существование горбуши в виде двух темпорально изолированных популяционных группировок - линий четных и нечетных лет - обусловлено уникальной эпигенетической структурой данного вида, представленной на всем нерестовом ареале единственной возрастной группой (исключения из этого правила столь редки, что

ряс 5.5. Распределение мно-
гочисленных показателей сход-
ства по морфологическим «н-
м» между демами горбу-
ши в 1981-1984 гг.

По оси абсцисс - значения пока-
зателя сходства, по оси ординат -
число показателей



могут в расчет не приниматься). Численность этих группировок в одних локальностях может быть близка, в других - резко различаться (Кагановский, 1949; Ricker, 1962; Бирман, 1985). Значительные различия численности темпоральных популяций горбуши в одной и той же локальности объясняли спецификой пищевых отношений между смежными поколениями (Никольский, 1952). Однако этому объяснению противоречит тот факт, что темпоральные популяции горбуши симпатричны на всем огромном протяжении своих нагульных ареалов (Ishida, 1962; Manzer, Shepard, 1962). Более предпочтительной представляется гипотеза И.Б. Бирмана (1985), предполагающего воздействие квазидвухлетнего цикла солнечной активности как климатообразующего фактора, определяющего различия условий воспроизводства темпоральных популяций горбуши.

Морфологическая дифференциация горбуши внутри линии четных или нечетных лет, т.е. на более низком уровне внутривидовой иерархии, имеет, по нашим данным, принципиально другой характер: группировки, формирующиеся на этом уровне, не удастся связать с какой-либо известной пространственно-временной подразделенностью вида. Как уже отмечалось выше, среди сторонников концепции локальных стад горбуши нет единого мнения об их привязанности к элементам пространственно-временной структуры вида. Часть исследователей объединяет в рамках локального стада горбушу, воспроизводящуюся в реках одного крупного региона. Важнейшими региональными стадами азиатской горбуши считают: восточнокамчатское, западносахалинское, восточносахалинское, южнокурильское (Кагановский, 1949; Ishida, 1967; Бирман, 1985). Другие ихтиологи полагают, что у азиатской горбуши наиболее крупными являются локальные группировки, связанные с конкретными районами морского нагула: япономорским, охотоморским, берингоморским (Грищенко, 1981;

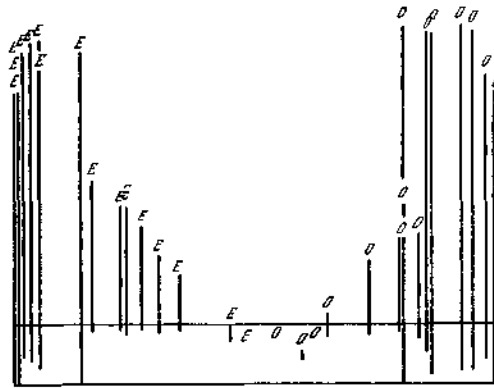


Рис. 5.6. График первых 37 главных компонент 37 демографических индексов горбуши в пространстве главных компонент. Обозначения демографических индексов: E - линия нечетных лет, O - линия четных лет

Takagi et al., 1981). Наконец, есть точка зрения, что сезонные расы азиатской горбуши (летняя и осенняя) представляют собой самостоятельные крупные темпоральные группировки (Иванков, 1967; 1986; Алтухов и др., 1983; Ефанов, 1983, 1989; Ионов, 1987). Проведем тестирование этих трех гипотез на нашем материале по популяционной морфологии горбуши.

Из графика первых двух главных компонент 43 топодемов горбуши поколения нечетных лет (рис. 5.7) следует, что выборки разделяются на несколько отчетливых групп. Однако в состав каждой группы входят топодемы из разных регионов. Например, в группу, где доминирует южнокурильская горбуша, также попадают приморские и восточносахалинские топодемы. Другие восточносахалинские демографические индексы оказываются близки к североохотоморским, или к восточнокамчатским, или к западносахалинским.

Аналогичную картину отсутствия строгой дифференциации топодемов по регионам воспроизводства демонстрирует горбуша 40 топодемов поколения четных лет (рис. 5.8). У этой линии приморские топодемы группируются с восточнокамчатскими, а также формируют самостоятельные группировки: восточносахалинские - объединяются, с одной стороны, с южнокурильскими и западносахалинскими, а с другой - образуют четыре самостоятельные группы; южнокурильские демографические индексы также формируют несколько самостоятельных групп. Таким образом, гипотеза о региональной приуроченности локальных стад на нашем материале не подтверждается.

Теперь тестируем гипотезу о приуроченности локальных стад горбуши к районам морского нагула, для чего промаркируем те же демографические индексы четных лет и 40 демографических индексов нечетных лет не по регионам воспроизводства, а по морям нагула. Из графика главных компонент следует, что популяция нечетных лет, хотя и разделяется на несколько самостоятельных группировок, но не формирует кластеров, строго приуроченных к Японскому, Охотскому или Берингову морям (рис. 5.9). Аналогичные выводы можно сделать из графика главных компонент

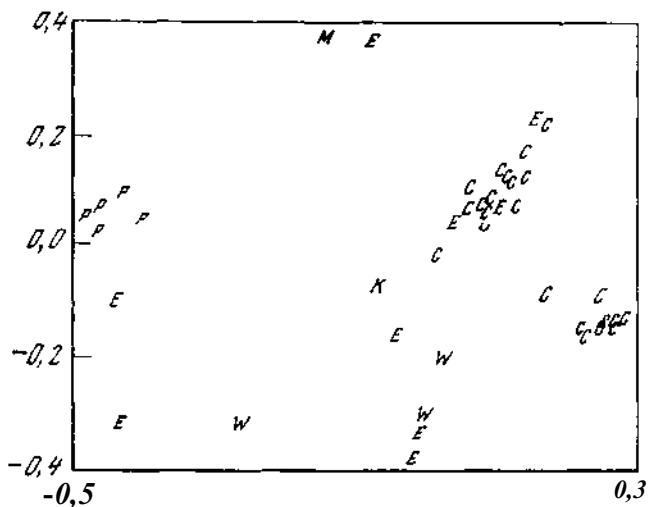
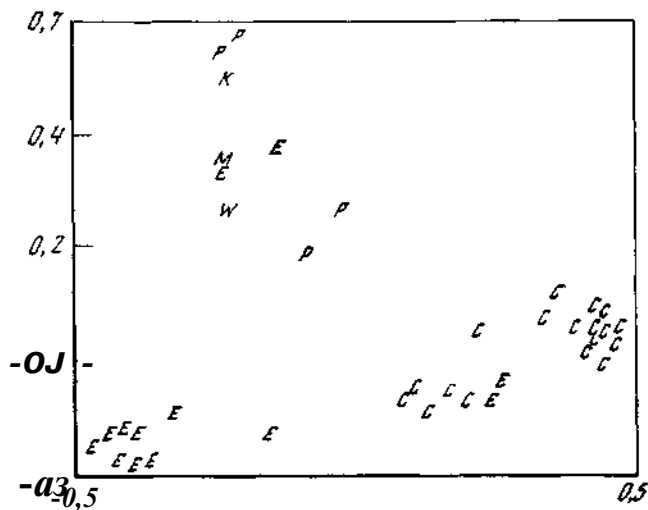


Рис 5.7. График первых двух главных компонент 43 топодемов горбуши линии нечетных лет в пространстве 12 морфологических индексов

Обозначения топодемов: С - южнокурильские; В - восточносахалинские; К - восточнокамчатские; М-североохотоморские. Р - приморские, W- западносахалинские



*»«. 5.8. График первых двух главных компонент 40 топодемов горбуши линии четных лет в пространстве 12 морфологических индексов

^означения топодемов см. рис. 5.7

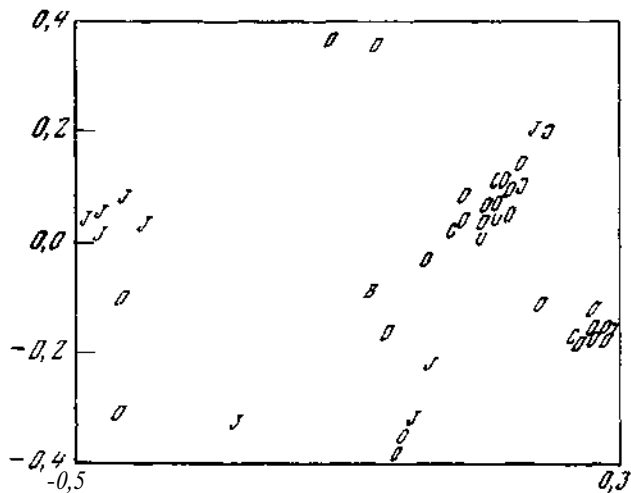


Рис. 5.9. График первых двух главных компонент 44 топодемов горбуши линии нечетных лет в пространстве 12 морфологических индексов

Обозначения топодемов В - берингоморские / - япономорские О - охотоморские

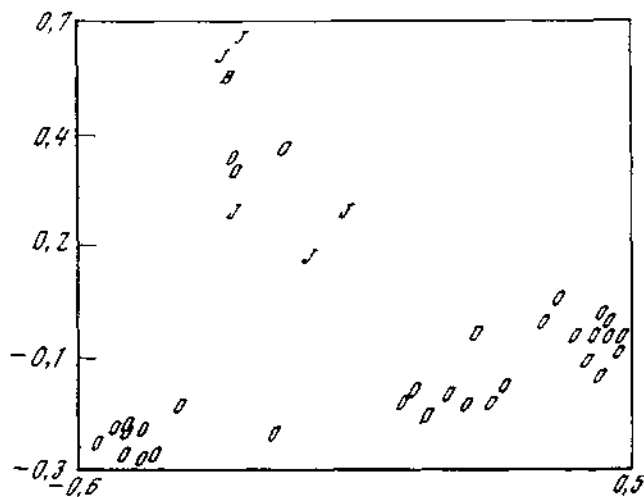


Рис. 5.10. График первых двух главных компонент 40 топодемов горбуши линии четных лет в пространстве 12 морфологических индексов

Обозначения топодемов см на рис 5.9

популяции четных лет охотоморские, япономорские и берингоморские топодемы располагаются вперемешку (рис 5.10)

Наконец, проверим гипотезу о приуроченности тех же демов горбуши поколений нечетных и четных лет к темпорально обособленным сезонным расам. Из графиков главных компонент хронодемов горбуш

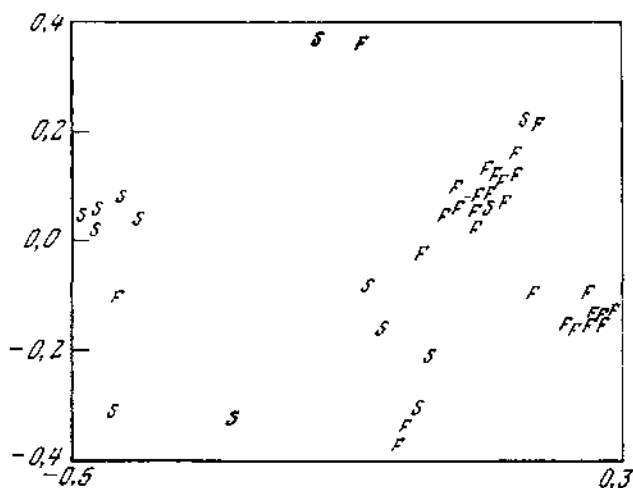


Рис. 5.11. График первых двух главных компонент 44 хронодемов горбуши линии нечетных лет в пространстве 12 морфологических индексов

Обозначения хронодемов F - осенняя раса S - летняя раса

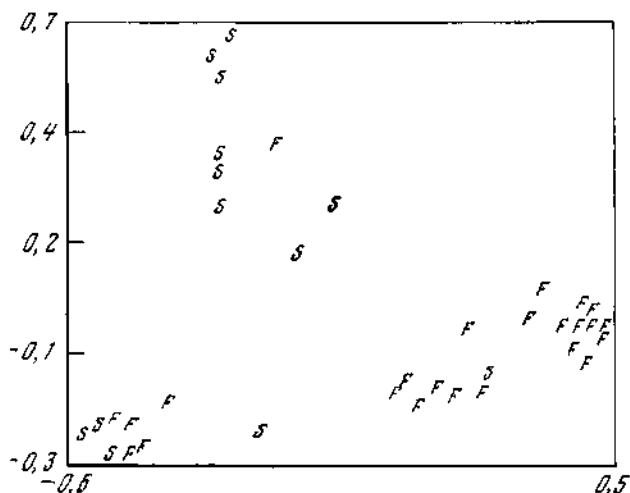


Рис. 5.12. График первых двух главных компонент 40 хронодемов горбуши линии четных лет в пространстве 12 морфологических индексов

Обозначения хронодемов см на рис 5.11

Маркированных по принадлежности к летней (ранней) или осенней (поздней) расе, видно, что ни у популяции нечетных лет (рис 5.11), ни у Популяции четных лет (рис. 5.12) не наблюдается обособленности Мастеров сезонных рас Хронодемы и в этом случае располагаются

Перемешку Таким образом, наши исследования популяционной морфо-

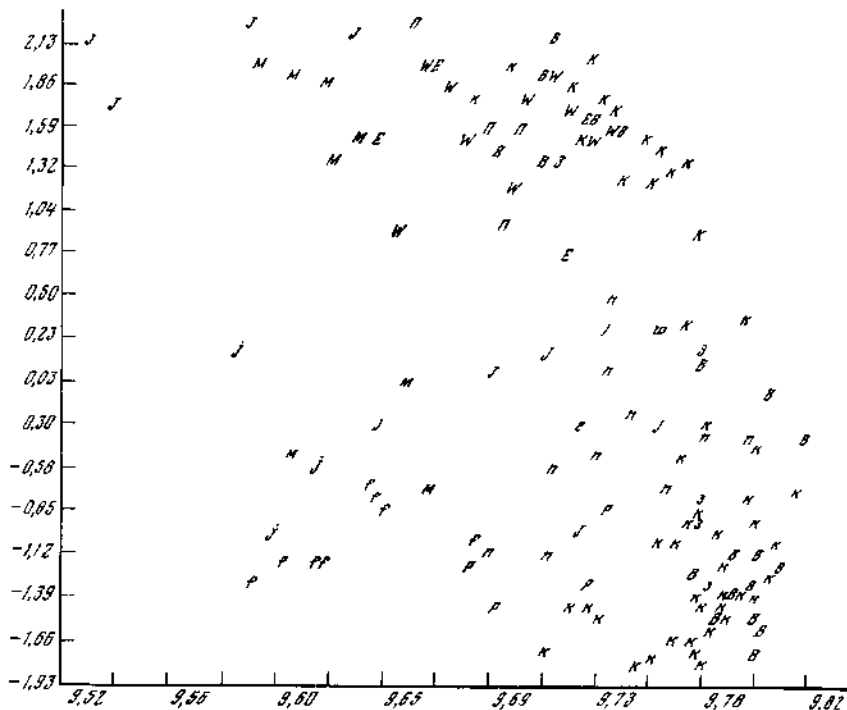


Рис. 5.13. График первых двух главных компонент 135 демов горбуши в пространстве 4 маркеров демов

Обозначения демов В - восточносахалинские, З - западносахалинские; К - курильские; М - охотоморские; Я - приморские. Е - восточнокамчатские; W - западнокамчатские; J, F, P - североамериканские (соответственно пролива Джонстон, реки Фрейзер, п-ова Пьюджет Саунд) Заглавные буквы - линия четных лет. прописные - линия нечетных лет

логии горбуши Дальнего Востока не подтверждают ни одной из известных в настоящее время гипотез подразделенное™ горбуши на локальные стада: не наблюдается какого-либо морфологического своеобразия и четкой обособленности ни у региональных стад, ни у морских стад, ни у сезонных рас горбуши.

Фактический материал, характеризующий основные черты внутривидовой генетической дифференциации горбуши, опубликован ранее (Глубоковский, Животовский и др., 1979; Животовский, Глубоковский и др., 1989). Прежде всего укажем, что все исследователи отмечают рельефные различия между линиями горбуши четных и нечетных лет в конкретных районах ареала, что уже отмечалось выше. Однако устойчивость этих различий на всем ареале и в ряду поколений не демонстрировалась, поскольку суммарно такие данные ранее не рассматривались. Ординация всех 135 выборок горбуши по частотам генов в пространстве главных компонент показывают рельефное подразд™

ление на два кластера линий четных и нечетных лет (рис. 5.13). Каждая из линий горбуши однозначно идентифицируется во второй компоненте одной выборкой, взятой в любом районе любой части ареала в любой год (единственное исключение - выборка из р. Курилки (о-в Итуруп). Устойчивые генетические различия между дийнами горбуши четных и нечетных лет объясняются, на наш взгляд, действием естественного отбора (Глубоковский, Животовский, 1986, [1989]. Гипотезы, объясняющие эти различия дрейфом генов (принципом основателя) (Aspinwall, 1974; Алтухов и др., 1983; Beacham et al., 1985), представляются малообоснованными, поскольку экспериментально показано действие отбора по изученным аллозимным локусам (Алтухов и др., 1987; Животовский и др., 1987), а эффективная численность демоов горбуши велика вследствие значительных миграций.

Генетическая дифференциация группировок горбуши внутри линий четных или нечетных лет, судя по ординации выборок, имеет принципиально другой характер (см. рис. 5.13). Не наблюдается обособленных кластеров выборок, четко приуроченных к определенным участкам ареала (районам воспроизводства или морского нагула). Однако в расположении выборок в пространстве главных компонент нет и хаотичности: имеется определенная клина от сахалино-курильских выборок через северо-приморские, северо-охотоморские и восточно-камчатские - к американским выборкам. Вместе с тем существует значительный разброс выборок: даже на краях клины среди выборок американской горбуши встречаются азиатские, и наоборот. Таким образом, в каждой линии горбуши имеется цепь переходов по частотам генов между азиатской и американской группировками горбуши. Заметим, что не только выборки Восточной Камчатки (которых, к сожалению, в нашем материале мало), но и отдельные выборки северо-охотоморской горбуши сближены с американскими выборками.

Возможно, отмеченная выше клина в расположении выборок в пространстве главных компонент, в частности, тенденция к большей генетической близости выборок, взятых из географически близких регионов, обусловлены двумя популяционно-генетическими факторами. Один из них - миграция генов между данными региональными группировками (в частности, между американской и азиатской горбушей — через "алеутский мостик"). Представляется вполне вероятным, что такая структура миграций обусловлена не столько географической близостью регионов самой по себе, сколько существующей системой поверхностных течений в субарктической зоне Тихого океана. Действительно, по мнению ряда исследователей (Royce et al., 1968. Бирман, 1985), именно течения являются одним из глобальных ориентиров, определяющих нерестовую миграцию тихоокеанских лососей из мест морских нагульных скоплений в реки. Миграция генов при "Высокой численности группировок (т.е. отсутствии генного дрейфа) не может обеспечить стабильности клины в чреде поколений без систематического фактора, "растаскивающего" региональные группировки по Частотам генов. Таким фактором является, на наш взгляд, дифференцирующий отбор, приводящий к различию генных частот у мальков

горбуши разных регионов (Животовский и др., 1987). Возможно, именно дифференцирующим отбором обусловлена отмеченная ранее (Beach et al., 1985) значительная неоднородность американской горбуши (рис. 5.13), которая формирует три взаимопроникающие локальные группировки: бассейна р. Фрейзер, рек пролива Джонстон и рек п-ова Пьюджет Саунд. В связи с этим обращает на себя внимание тот факт, что в пространстве главных компонент горбуша Британской Колумбии соседствует с приморской. Это можно объяснить, в первую очередь сходным направлением отбора в южных частях ареала вида. Сходство вектора отбора можно отчасти объяснить и большую генетическую близость регионально смежных группировок, например, южнокурильской и восточносахалинской горбуши, хотя здесь большую роль может играть также и значительный обмен особями между этими группировками. Таким образом, наблюдаемую картину расположения выборок горбуши в пространстве главных компонент по частотам генов мы объясняем совокупным действием двух факторов: дифференцирующего на ареале (локального) отбора и потока миграций, снижающего рельефность дифференциации локальных группировок горбуши и приводящего к разбросу выборок. Данный вывод противоречит мнению (Алтухов и др., 1983; Алтухов и др., 1987) о единообразии векторов отбора на всем ареале горбуши в малом вкладе миграций в популяционную структуру этого вида. Окончательно прояснить рассмотренные вопросы можно, лишь детально изучив структуру миграционных потоков горбуши, оценив характер отбора по аллозимным локусам в разных, в том числе южных, частях ареала вида, и проведя исследования по генетике горбуши из аляскинской, чукотской и восточнокамчатской группировок, формирующих "алеутский мостик".

Таким образом, ординация 135 выборок горбуши показала качественную дифференциацию вида на ряд группировок: хорошо обособленные линии четных и нечетных лет, а также взаимосвязанные американскую и азиатскую группы, которые в свою очередь, внутренне неоднородны. Как уже отмечалось, азиатскую горбушу подразделяют и на более мелкие локальные группировки. Выделяют крупные региональные стада, приуроченные к районам нереста: южнокурильское, восточносахалинское, западносахалинское, приморское, материкового побережья Охотского моря, западнокамчатское и восточнокамчатское. Другие исследователи различают группировки, имеющие разные районы морского нагула: япономорскую, охотоморскую и беринговоморскую. Кроме того, в качестве внутривидовых группировок азиатской горбуши выделяют летнюю и осеннюю сезонные расы.

Любая из перечисленных группировок может вызвать отмеченную нами генетическую дифференциацию горбуши в пространстве главных компонент. Для проверки имеющихся взглядов на внутривидовую дифференциацию горбуши оценим масштабы и значимость генетических различий между этими группировками путем разложения общегенного разнообразия на компоненты (Chakraborty, 1980). Следует указать, что этот метод разложения имеет ряд недостатков. Одним из них - иерархичность группирования выборок, что не всегда адекватно

Таблица 5.6. Величина относительной генной дифференциации (G) по локусам МДГ, ФГД, ГФД, ФГМ на различных уровнях подразделения горбуши (в % к общему генному разнообразию Ht)

Группировка горбуши	Общее генное разнообразие (Ht)	Уровни подразделения		
		Особи	Выборки	Реки внутри региона
Линия четных лет - все выборки	0,114+0,053	96,66+0,71	0,54+0,19	0,70+0,12
Линия нечетных лет - все выборки	0,150+0,028	97,05+0,33	0,43+0,13	0,77+0,17

Группировка горбуши	Общее генное разнообразие (Ht)	Уровни подразделения		
		Регионы	Реки внутри морского бассейна	Морские бассейны
Линия четных лет - все выборки	0,114+0,053	2,10+0,42	2,17+0,50	0,63+0,08
Линия нечетных лет - все выборки	0,150+0,028	1,75+0,31	1,49+0,43	1,03+0,43

популяционной организации видов с миграционно взаимодействующими структурными компонентами. Другой - игнорирование ошибки выборочности, что приводит к завышению оценки доли изменчивости на нижних уровнях иерархии, в нашем случае - между выборками. Однако этим методом получены данные о структуре генного разнообразия у разных видов лососевых рыб, и мы воспользуемся им в целях сравнительного анализа.

Согласно полученным оценкам (табл. 5.6), основная доля генного разнообразия (96-98%) обусловлена индивидуальными различиями; Дифференциация между выборками и различными их группами, весьма незначительна - не более 1-2%. И при столь малых генетических различиях выявляются основные тенденции в дифференциации горбуши. Мы здесь обсудим вопросы, связанные с выделением группировок горбуши. Для генного разнообразия, обусловленного Различиями между горбушей, нагуливающейся в разных морских бассейнах (япономорском, охотоморском, берингоморском), в среднем По линиям составила 0,83%, что в 2,3 раза меньше различий между Региональными группировками (1.93%). Отметим, что в нашем Материале в берингоморской группе преобладают выборки американской горбуши (25 из 30). Следовательно, в генетические Различия между горбушей разных морских бассейнов в данном случае

вошли и различия между азиатской и американской группировки горбуши, которые, как уже отмечалось, относительно велики. Если оценить долю генных различий, исключив американскую группировку, то различия между дифференциацией региональных группировок (1,11%) и "бассейновых" группировок (0,29%) станут еще больше - в 3,8 раза. Таким образом, подразделение горбуши на группировки по районам морского нагула по генетическим данным представляется малооправданным, по сравнению с подразделением горбуши по районам нереста. Что касается различий, вносимых летней и осенней сезонными расами, то его мы оценивали лишь в тех локальностях Восточного Сахалина, где отмечены обе расы (Алтухов и др., 1983, Ефанов, 1989). Такая редукция набора выборок проведена для исключения отмеченных выше межрегиональных различий горбуши. При такой оценке доля генного разнообразия, связанная с различиями сезонных рас горбуши, составила незначительную величину 0,14%. Следует также отметить отсутствие генного разнообразия, вносимого межгодовыми различиями горбуши в пределах линий четных и нечетных лет - оценки дисперсий этих групп нулевые. Следовательно, объединение данных за разные годы, как это сделано при ординации выборок горбуши (см. рис 5.13), в нашем случае допустимо.

Итак, можно утверждать, что структура генетической дифференциации горбуши в пределах линий четных и нечетных лет определяется в целом различиями между нерестовыми (а не "бассейновыми" или сезонными) группировками. Это, в свою очередь, хорошо объясняется гипотезой дифференцирующего отбора у горбуши, по которой основной отбор по аллозимным локусам проходит на ранних стадиях развития горбуши (соответственно условиям данных нерестовых рек, включая, возможно, ранний морской период), формируя генетические различия между локальностями (Животовский и др., 1987). В то же время у горбуши внутри линий четных и нечетных лет не удастся выделить генетически однозначно маркируемые границы, которые отделяли бы репродуктивно обособленные самовоспроизводящиеся локальные стада, если они реально существуют.

Судя по структуре генетического разнообразия, внутривидовая дифференциация горбуши значительно ниже, чем у других видов лососевых рыб. Так, по данным Н. Римана (Ryman, 1983), доля межгрупповых различий у кумжи составляет 36,7%, у атлантического лосося - 21,4%, у стальноголового лосося - 15,0%. У нерки эта доля составляет 9,6% (Utter et al., 1983), у чавычи - 5,9% (Gharret et al., 1987). В то же время, согласно результатам нашего анализа, доля внутривидовой дифференциации горбуши, обусловленной суммарными различиями линий четных и нечетных лет, группировок азиатского и американского континентов, регионов и рек, составляет всего 4,0%. Слабая генетическая дифференциация группировок горбуши в пределах линий четных и нечетных лет может быть объяснена значительной миграцией генов и, возможно, более узким, чем у других лососевых рыб, диапазоном варьирования коэффициентов отбора на ареале. Генетические различия между темпорально изолированными линиями горбуши четны*

„счетных лет заметно меньше (0,96%), чем различия, по данным Рупмана (Ryman, 1983), между локальными популяциями других видов лососей: у кумжи - 15,3%, у стальноголового лосося - 7,3%, у атлантического лосося - 6,1%. у нерки - 2,5%. Вероятно, это связано с тем обстоятельством, что ареалы и биотопы обеих линий горбуши в значительной степени совпадают, что обуславливает сравнительно небольшие различия усредненных по ареалу коэффициентов отбора. Эти различия, тем не менее, достаточны для сохранения, хотя и небольшой, но стабильной, дифференциации генных частот между ЛИНИЯМИ горбуши четных и нечетных лет.

Обсуждая полученные сравнительные данные по генетической подразделенности лососевых рыб, отметим, что горбуша, как показано в главе 3, филогенетически наиболее продвинутый и молодой вид тихоокеанских лососей. Она же и наиболее многочисленный вид лососей. В то же время генетическая дифференциация горбуши минимальна. Следовательно, горбуша — это пример, противоречащий существующему мнению (Алтухов, 1974. 1983), будто значительная подразделенность является обязательным условием приспособленности популяций и видов.

Возникает вопрос, на какую из теоретических моделей лучше всего ориентироваться для описания наблюдаемой генетической дифференциации горбуши. Очевидна непригодность "панмиктической" модели, так как гомогенности частот аллелей у производителей горбуши не наблюдается. Модель "изоляции расстоянием" (Wright, 1943), "ступенчатая" модель (Kimura, Weiss, 1964) также неадекватны, поскольку согласно данным мечения молоди горбуши (Pntchard, 1939; Золотарева, 1980, Рухлов, Любаева, 1980). нет ограничений на дальность генных миграций - помеченные половозрелые особи встречались в разных регионах, отстоящих друг от друга на сотни и тысячи километров. Не соответствуют фактическим данным и те варианты моделей, которые приводят к наличию четкой клинальной изменчивости частот генов. У горбуши хотя и наблюдается цепь переходов от сахалино-курильской группировки к американской, однако она нечеткая: имеется значительный разброс выборок (см. рис. 5.13). Что касается "островной" модели С. Райта в разных вариантах (Kailin, 1982), то она предполагает равную численность составляющих ее структурных компонентов и одинаковые миграционные потоки в пределах системы. Очевидно, условия этой модели нереальны для горбуши, численность локальных стад которой сильно варьирует (Bull. INPFC, 1979), а миграционные потоки неоднородны (Pntchard, 1939, Золотарева, 1980; Рухлов. Любаева, 1980). Отметим, наконец, что все перечисленные выше модели фактически не учитывают гетерогенности векторов отбора по ареалу. По нашему мнению, особенности внутривидовой дифференциации горбуши можно объяснить, лишь рассмотрев проблему динамики формирования популяционно-генетической структуры и определяющие факторы.

Рассмотрим фактический материал, характеризующий основные черты генетической дифференциации горбуши в ряду поколений внутри

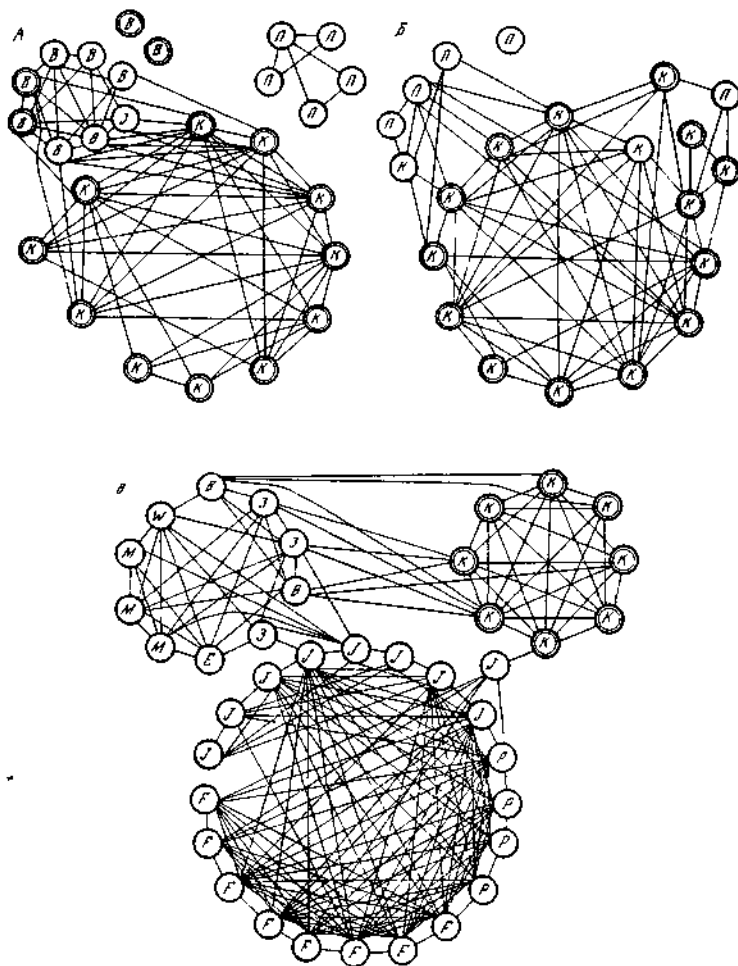


Рис. 5.14. Сетевой граф демов горбуши линии нечетных лет в пространстве 4 маркеров генов

А - 1979 г В - 1981 г В - 1981 г Обозначения демов см на рис " П В двойном круге - хронодемы осенней расы

линий четных и нечетных лет. Кластеризацию выборок проводили отдельно для каждого года исследования на основе полученной матрицы генетического сходства. В качестве пороговой для сетевого графа выбирали величину, промежуточную между максимальным значением, равным 1, и модой гистограммы всех показателей сходства данного года исследований. Анализ сетевых кластеров, построенных по методу С. Рао (1980), показывает, что выборки горбуши в линия* как нечетных, так и четных лет из года в год формируют разные по 256

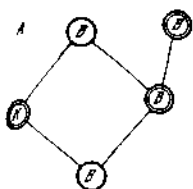
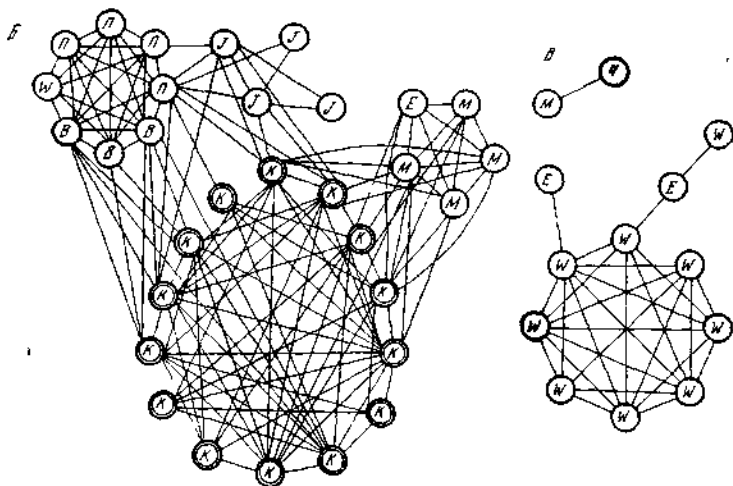


Рис. 5.15. Сетевой граф демонов горбуши линии четных лет в пространстве 4 маркеров генов

А - 1980 г, Б - 1982 г, В - 1984 г. Обозначения демонов см на рис 5.13



составу кластеры (рис. 5.14, 5.15). Общей особенностью всех графов является определенная (хотя неполная и флуктуирующая из года в год) приуроченность кластеров к конкретным районам воспроизводства, а также полное отсутствие связи кластеров с морскими бассейнами, где происходит нагул, и с сезонными расами горбуши. Так, в 1979 г. выделяется 3 больших регионально приуроченных кластера выборки: приморский из 5 демонов, южнокурильский из 11 демонов и южносахалинский, состоящий из 7 демонов с восточного побережья острова, и одного - с западного (см. рис. 5,14, А). Две выборки горбуши осенней расы из рек Восточного Сахалина образуют одиночные кластеры. Для этого года характерно, что приморский кластер обособлен, тогда как Южнокурильский и южносахалинский имеют 3 общих дедов из рек Восточного Сахалина и о-ва Итуруп.

В 1981 г. также исследовали приморскую, южнокурильскую и восточносахалинскую горбушу. Однако структура графа у потомков оказалась иной, чем у родителей: сформировался один компактный, т.е. с большим числом внутренних связей, кластер из 9 демонов с о-ва Итуруп и Восточного Сахалина, к которому с двух сторон примыкают демы приморской горбуши; кроме того, одна приморская выборка образует "диночный" кластер (см. рис. 5 14. Б). В 1983 г у потомков горбуши от Череста 1981 г. выделяется три больших кластера демонов: компактный

© М К Глубоковский

южнокурильский из 8 демов; более "рыхлый" североазиатский кластер куда вошли 10 демов горбуши из рек Восточного и Западного Сахалина, охотоморского побережья материка, Западной и Восточной Камчатки; американский кластер из 21 дема, в котором формируются 2 субкластера - компактный из 8 выборок р. Фрейзер и более рыхлый из девяти демов пролива Джонстон. Все три кластера имеют общие элементы: южнокурильский и североазиатский - 8 демов из рек о-ва Итуруп, Восточного и Западного Сахалина: североазиатский и американский - 7 демов из рек материкового побережья Охотского моря, Западной Камчатки, Западного Сахалина и пролива Джонстон южнокурильский и американский — 2 дема из рек о-ва Итуруп и пролива Джонстон.

По результатам сетевого кластер-анализа в линии горбуши нечетных лет можно было бы выделить несколько, в большей или меньшей степени компактных, кластеров демов, которые соотносятся с определенными районами воспроизводства. Однако границы этих кластеров расплывчаты (имеются общие демы) и, кроме того, флуктуируют из года в год как в линии горбуши четных, так и нечетных лет. Например, к довольно компактному южнокурильскому кластеру в одни годы тесно примыкают южносахалинские (1979, 1981 г.) и приморские (1981 г.) демы (см. рис. 5.14). В другие годы взаимодействие южнокурильской и южносахалинской горбуши - менее тесное (1983 г.). Аналогично ведут себя западнокамчатские демы в линии четных лет (см. рис. 5.15), которые либо объединяются с горбушей материкового побережья Охотского моря в один кластер (1982 г.), либо формируют самостоятельный кластер (1984 г.)

Обращает на себя внимание тот факт, что выборки из южнокурильского кластера неэквивалентны друг другу: число и направление их связей с выборками из других кластеров существенно различаются (см. рис. 5.14, 5.15). Видимо, это можно трактовать как указание на гетерогенность южнокурильской горбуши и большую роль этой группировки в осуществлении миграционных связей. В связи с этим заметим, что Южные Курилы - важнейший центр воспроизводства этого вида. Здесь отмечается высокая и достаточно стабильная численность горбуши, а также значительный приток мигрантов из других регионов, т.е. Южные Курилы являются зоной экологического оптимума, где, по нашему предположению (Глубоковский, Глубоковская, 1981), горбуша сформировалась как вид.

Итак, кластер-анализ подтверждает ранее сделанный по главным компонентам вывод о существовании определенной клины частот генов у горбуши. С другой стороны, вся совокупность полученных здесь генетических данных, а именно: отсутствие четких границ у локальных стад горбуши, неполная региональная приуроченность кластеров, флуктуация границ кластеров из года в год внутри линий нечетных и четных лет определенно указывают на неадекватность модели региональных стад для горбуши.

Генетические данные не подтверждают также гипотезы о разделении горбуши на внутривидовые группировки по районам

кого нагула. Так, в 1982 г. часть горбуши из охотоморского бассейна (Восточный Сахалин и Западная Камчатка) объединилась в один кластер с япономорской, а другая часть - сформировала два самостоятельных кластера (Южные Курилы и материковое побережье Охотского моря), в один из которых вошла также выборка восточнокамчатской группировки. В 1983 г. охотоморская горбуша разбилась на два кластера - южнокурильский и ссевероазиатский, каждая из которых включает в свой состав выборки из беринговоморского и япономорского бассейнов (см. рис. 5.14, В).

Ни один из полученных нами графов (см. рис. 5.14, 5.15) не дает оснований считать летнюю и осеннюю сезонные расы горбуши генетически обособленными совокупностями. Например, в 1980 г. (см. рис. 5.15, А) летняя горбуша из восточносахалинских рек Большой Такой и Пороной тесно связана с горбушей осеннего хода из этих же рек и р. Курилки о-ва Итуруп. В 1981 г. приморская летняя горбуша формирует общий кластер с осенней южнокурильской и восточносахалинской группировками (см. рис. 5.14, А). Таким образом, кластер-анализ генетических данных подтвердил ранее сделанные нами по морфологическим материалам выводы о неправомочности выделения сезонных рас горбуши и группировок, связанных с районами морского нагула в качестве самостоятельных внутривидовых единиц. Одновременно эти результаты показывают непригодность для объяснения популяционной структуры горбуши крайнего взгляда - модели "перемешивающихся стад", согласно которой стада горбуши регулярно обмениваются столь большим количеством мигрантов, что являются панмиксными (Aspinwall, 1984). Картина кластеризации выборок все же не хаотична в пространстве и во времени (см. рис. 5.14, 5.15).

С другой стороны, выявленный характер морфологической и генетической дифференциации горбуши хорошо согласуется с моделью "флуктуирующих стад" (Глубоковский, Животовский, 1986). Согласно этой модели, как отмечалось выше, границы, количество и объем локальных стад горбуши не являются константными, а подвержены периодическим изменениям. Эти изменения обусловлены регулярными, иногда значительными, флуктуациями миграционных потоков между локальными стадами. В соответствии с моделью флуктуирующих стад локальное стадо имеет определенную региональную приуроченность — в смысле происхождения составляющих его особей. Но степень региональной приуроченности локального стада (т.е. процент особей с происхождением из рек этого региона) может значительно меняться из года в год: от полной приуроченности (около 100%) до частичной (80-60% и менее).

По этой причине популяционная структура вида у горбуши представляется нам двухуровневой. Первый уровень составляют линии Четных и нечетных лет, каждая из которых является самовоспроизводящейся популяцией. Второй уровень представлен системой флуктуирующих стад (субизолятов), взаимодействующих друг с другом. Субизоляты внутри каждого поколения горбуши могут образовывать еще более крупные группировки (например, американскую и азиат-

скую). Популяционно-генетические следствия из модели флуктуиру^, щих стад рассмотрены в работе Л.А. Животовского и М.К. Глубоковского (1989а).

Отметим, что модель флуктуирующих стад далека от гипотезы панмиксии: флуктуации миграционных потоков могут происходить асинхронно в разных районах ареала. Следствием этого будет сохранение существовавшей ранее популяционной структуры в одних районах ареала вида и перестройка в других. Иными словами, в одних частях ареала популяционная структура может временно соответствовать модели со значительным обменом особей. Со временем ситуация может измениться на противоположную. Важнейшими параметрами модели флуктуирующих стад являются интенсивность миграций и периодичность изменения миграционных потоков (соизмеримая с длительностью нескольких генераций). Таким образом, модель флуктуирующих стад в отношении жесткости субпопуляционных границ является как бы промежуточной между моделью локальных стад и моделью перемешивающихся стад. Однако практические следствия из модели флуктуирующих стад (относящиеся к теории прогнозирования численности, оценке запасов, стратегии рациональной эксплуатации, динамике популяционного состава и т.п.) не будут "промежуточными" и поэтому требуют разработки соответствующей теории (Животовский, Глубоковский, 1989б). Модель "флуктуирующих стад" является по своему характеру динамической.

Возникает вопрос, какой характер имеют основные факторы популяционно-генетической динамики у горбуши? Оценим значимость следующих факторов: миграции, отбора и дрейфа генов.

Ряд авторов считают, что нет оснований рассматривать миграцию как важный фактор популяционно-генетической динамики горбуши (Алтухов, 1983; Алтухов и др., 1983; Гагальчий, 1985. 1986; Кирпичников, 1989, 1990). В настоящее время единственным прямым методом оценки величины миграционных потоков является мечение.

В 60-70-х годах на лососевых рыбозаводах Сахалинской области проводили крупномасштабное мечение молоди горбуши для оценки эффективности ее разведения (помечено более 9,5 млн. экз. молоди). Возврат меток оценивали в разных регионах, в основном в Сахалинской области (Золотарева, 1980; Рухлов, Любаева, 1980; Roukhlov et al., 1980). Судя по данным мечения, сведенным в табл. 5.7, величина межрегиональных обменов между заливом Анива, Западным и Восточным Сахалином, о-вом Итуруп в отдельные годы может достигать 40-60%, тогда как в другие годы быть близкой к нулю. Более того, из года в год наблюдаются флуктуации интенсивности миграций для одних и тех же локальностей. Например, горбуш^а-помеченная на Соколовском рыбозаводном заводе (бассейн ре^{кн} Найба) в 1977 г., была обнаружена в большом количестве в заливе Анива (28,7%) и в сравнительно меньшем - на о-ве Итуруп (3,8%). В 1979 г. картина оказалась противоположной: в заливе Анива обнаружено сравнительно мало меток (1,7%), тогда как на о-ве Итуруп^н оказалось 61,6% меток. Обратим внимание также на асимметричность 260

Таблица 5.7. Межрегиональные мтрацни юрбуши в разные годы (%) по данным результатов мечения молодежи на рыбопроизводных заводах Сахалинской области

Рег. ион поимки меченных рыб	Год возврата и место выпуска молодежи											
	Западный Сахалин				Анива		Восточный Сахалин			о-в Итуруп		
	1961-У ²	1962-У ²	1963-У	1964-У	1977 Л	1979-Т	1977-Л	1977-С	1979-С	1974-К	1977-К	1979-К
Западный Сахалин	62,60	24,24	99,89	6,31	43,01	0,48	1,06	2,38	2,26	-	0,05	0,01
Залив Лнива	21,20	7,07	0,05	46,85	-	92,54	6,02	28,71	1,71	0,18	0,01	-
Восточный Сахалин	7,90	28,29	0,06	31,53	41,27	6,82	52,15	65,12	34,43	11,22	0,05	0,07
о-в Итуруп	7,70	34,34	-	-	15,72	0,16	40,77	3,78	61,60	88,60	99,89	99,92
Помечено молодежи, тыс экз.	1999	232	1330	320	500	300	1000	1000	500	1020	1000	306
Возврат меток, %	0,038	0,043	0,905	0,035	0,110	0,624	10,430'	0,092	3,059	2,887	4,660	5,675

¹Обозначения рыбопроизводных заводов, выпустивших меченую молодежь. Л- Айнский (река Ново-Айнка). К - Курильский (р. Курилка), Л - Лесной (р. Очепуха), С - Соколовский (р. Найба). 'Т - Таранайский (р. Таранай) У - Урожайный (р. Черная)

²В ЛТН годы часть меток обнаружена в других регионах' в 1961 г. -0,09% меток в Приморье и 0,51% меток на Камчатке, в 1962 г. -6,06% меток в Приморье, в 1963 и 1964 гг. метки в Приморье и на Камчатке не обнаружены, в другие тды учет меток в этих регионах не проводили.

³Эта цифра может быть сильно завышенной, поскольку молодежь горбуши на Лесном заводе метили отрезанием жирового плавника. Аналогичное устройство известно у лососей из природных популяций.

миграционных потоков. Так, горбуша о-ва Итуруп возвращалась в годы исследования преимущественно к своим берегам, в то время как горбуша о-ва Сахалин в большом количестве мигрировала к берегам о-ва Итуруп (см. табл. 5.7). Что касается внутрирегиональных миграционных потоков горбуши, то они также значительны по величине и флуктуируют из года в год (Золотарева, 1980; Рухлов, Любаева, 1980; Roukhlov et al., 1980). Средняя величина межрегионального обмена (стрейнга) в Сахалино-Курильском бассейне по данным меченая составила около 36% с колебаниями от 0 до 62%. Период флуктуации миграционных потоков минимален - вплоть до 1-2 генераций. Очевидно, эти оценки можно рассматривать как предварительные, поскольку слишком малы ряды наблюдений (особенно для поколений четных лет). Кроме того, учет меток проводили преимущественно в Сахалинской области, хотя имеются указания на поимку сахалинских меток в Приморье и на Камчатке (Золотарева, 1980). Несомненно, продолжение, расширение и совершенствование работ по мечению горбуши позволит уточнить оценки параметров миграционных потоков.

Своеобразным экспериментом по мечению можно считать акклиматизацию горбуши в бассейнах Белого и Баренцева морей. Результаты этого эксперимента широко известны: большое число производителей акклиматизируемой горбуши зашло на нерест, кроме бассейнов Белого и Баренцева морей, в реки Гренландии, Исландии, Британских островов, Скандинавского полуострова, бассейнов Балтики и Карского моря (Дягилев, Маркевич, 1979; Svetovidov, 1984). Примечательно, что в Норвегии эта горбуша сформировала самовоспроизводящиеся популяционные группировки (Berg, 1977). Аналогичная ситуация отмечена и при вселении горбуши в систему Великих Озер (Kwain, Lawrie, 1981). Сведения о величине миграционных потоков горбуши из природных популяций более фрагментарны. Широко распространено мнение о сравнительно низком хоминге у горбуши (Кагановский, 1949; Helle, 1966; Леванидов, 1969; Ricker, 1972; Пушкарева, 1975; Смирнов, 1975; Quinn, 1984). Заметим, что количественные оценки параметров миграционных потоков горбуши из природных популяций практически отсутствуют. Тем не менее, имеются данные, свидетельствующие о высоком стрейнге горбуши (Merrill, 1962; Vemon, 1962; Aspinwall, 1974; Takagi et al., 1981; Quinn, 1984).

С другой стороны, известны отдельные ситуации, казалось бы свидетельствующие о высоком хоминге горбуши (Кляшторин, 1989; Омельченко, Вялова, 1990). Так, К. Аро и М. Шепард (Aro, Shepard, 1967) отмечают, что в реках Фрейзер и Индиана (юг ареала американской горбуши) линия горбуши четных лет практически отсутствует, тогда как нечетных лет - достаточно многочисленна; для островов Королевы Шарлотты ситуация с численностью поколений - противоположная. Подобного подавляющего доминирования одного поколения горбуши над другим больше нигде не наблюдается. Вместе с тем отмечен значительный стрейнг горбуши в бассейне той же р. Фрейз'Р (Vemon, 1962). По данным А. Притчарда (Pritchard, 1939), помеченная в

Таблица 5.8. Величина взаимного перекрытия (в %) региональных стад горбуши в 1981-1983 гг., оцененная по результатам дискриминантного анализа комплекса морфологических признаков (по диагонали - точность дифференциации стад. %)

1. Восточнокамчатское	(57.6)	23.0	6,1	0	13,3
2. Североохотоморское	11,9	(65.7)	12,7	6,7	3,0
3. Восточносахалинское	2,2	1,7	(69,0)	17,3	9,8
4. Западнсахалинское	0	2,3	29,8	(66,5)	1,4
5. Приморское	3,5	0,9	17,3	0,7	(77,6)
	1.	2.	3.	4.	5.

Таблица 5.9. Величина взаимного перекрытия (в %) морских стад горбуши в 1981-1983 гг., оцененная по результатам дискриминантного анализа комплекса морфологических признаков (по диагонали - точность дифференциации стад, %)

1. Берингоморское	(57.6)	29,1	13,3
2. Охотоморское	4,6	(72,7)	22,7
3. Япономорское	2,7	21,4	(75,9)
	1.	2.	3.

реках островов Королевы Шарлотты горбуша возвращалась в реки, расположенные за сотни миль от места выпуска. Поэтому нельзя исключить, что эти уникальные случаи подавляющего доминирования поколений горбуши на юге американского ареала вида связаны не с жестким хомингом, а с экологическими причинами. В работе А.Бэмса (Bams, 1976) хоминг горбуши о. Ванкувер оценен в 96,6%, а в статье А. Блэира (Blair, 1968) по горбуше, акклиматизированной на о-ве Ньюфаундлен - в 97,8%. Однако в этих обоих случаях возврат меток регистрировали преимущественно в месте выпуска горбуши, тогда как наблюдения в соседних реках были фрагментарны.

Обобщая результаты по мечению горбуши, можно заключить, что величина стрэнга из локальных группировок может колебаться от 62 почти до 0%. Заметим, при применении метода "морфологической метки" (см. раздел 5.1) демам горбуши также показывает значительное колебание перекрытия подмножеств, которое может быть интерпретировано как стрэнг - от 26,2 до 0%, в среднем - 6,5% (см. табл. 5.2). Если эти демы сгруппировать по регионам воспроизводства или по морям, где происходит нагул горбуши, то можно методом "морфологической метки" получить оценки стрэнга региональных и Морских стад соответственно. Согласно таким оценкам, стрэнг горбуши из региональных стад в другие локальности в 1981-1983 гг. колебался от 29,8 до 0%, а величина хоминга составляла от 57,6 до 77,6% (табл. 5.8). Стрэнг горбуши из морских стад в те же годы колебался от 29,1 до 4,6%, а величина хоминга составляла от 57,6 до 75,9% (табл. 5.9). Стрэнг горбуши из летней и осенней рас составил 12,8 и 44,9% соответственно. Таким образом, хотя оценки стрэнга горбуши, полученные методом мечения и методом "морфологической метки", различаются, порядок величин в обоих случаях одинаков.

Возникает вопрос, какой из трех моделей популяционной организации вида у горбуши соответствуют рассмотренные фактические данные по хомингу горбуши? Очевидно, случаи высокого хоминга горбуши не укладываются в рамки модели "перемешивающихся стад". Примеры высокого стрейнга горбуши противоречат модели "локальных стад". Лишь концепция "флуктуирующих стад" способна объяснить и объединить факты как высокого, так и низкого хоминга горбуши.

Можно полагать, что величина хоминга и стрейнга у лососевых рыб обусловлена несколькими факторами. Во-первых, в эволюционном аспекте хоминг лососевых является адаптацией, благодаря которой поддерживается специализация локального стада к условиям конкретных пресноводных нерестово-выростных водоемов. В филогенетическом ряду тихоокеанских лососей уменьшалась связь с пресными водами и увеличивалась связь с океаном, причем максимально продвинутый в этом отношении вид - горбуша (Глубоковский, Глубоковская, 1981). Таким образом, хоминг у горбуши ослаблен. Во-вторых, современные данные о механизмах ориентации взрослых лососей в море и при заходе в реки (Чурмасов и др., 1983, 1985; Hasler, Scholz, 1983; Stabell, 1984) свидетельствуют, что нарушения хоминга могут возникать из-за исчезновения локальных навигационных ориентиров на различных этапах нерестовой миграции. Поэтому в разных частях ареала горбуши, различающихся по обилию и стабильности локальных навигационных ориентиров, величина стрейнга может сильно варьировать. В-третьих, можно полагать, что величина стрейнга зависит от численности популяций: вероятно, при оптимальной плотности лососей стрейнг минимальный. В-четвертых, изменять хоминг лососей могут и различные антропогенные воздействия: рыбозаводный процесс, загрязнение окружающей среды и т.п.

Теперь перейдем к оценке роли другого фактора популяционно-генетической динамики - естественного отбора. Роль отбора по количественным, в том числе морфологическим, признакам в поддержании популяционной структуры видов едва ли подвергается сомнению (Фолкнер, 1985; Veatch, 1985), хотя непосредственная оценка адаптивности этих признаков не проста. Что касается отбора по ферментным локусам, то долгое время считали, что биохимический полиморфизм у горбуши по природе нейтрален (Aspinwall, 1974; Utter et al., 1980). Однако есть прямые указания на селективную значимость наблюдаемых генетических различий, обнаруживаемую как по различию в частотах аллелей между личинками и производителями (Алтухов, 1983; Алтухов и др., 1987), так и по отклонению расщепления в потомстве, полученном от скрещивания гомо- и гетерозиготных производителей (Животовский и др., 1987). Однако трактовка отбора как популяционно-генетического фактора неоднозначна. Ю. Алтухов и соавторы (Алтухов, 1983; Алтухов и др., 1983; Алтухов и др., 1987) полагают, что отбор у горбуши является стабилизирующим и он лишь незначительно отличается по направлению и интенсивности в разных частях ареала, т.е. стабилизирующий отбор — это основной фактор поддержания единообразия частот аллелей в ареале вида. Согласно др^{ой}

точке зрения (Животовский и др., 1986, 1987; Глубоковский и др., 1989), отбор у горбуши носит дифференцирующий характер и формирует генетические различия между локальностями. При этом то единообразие, что в пределах определенного региона наблюдается по генным частотам, объясняется в основном миграцией. Отметим, что гипотеза дифференцирующего по локальностям отбора косвенно подтверждается данными о таком отборе у других видов тихоокеанских лососей (Кирпичников, 1987, 1990).

Первая из точек зрения - о единообразии направления и интенсивности отбора в разных частях ареала горбуши - выглядит маловероятной. Трудно представить, что направление и интенсивность отбора у горбуши окажутся сходными, например, в столь различающихся регионах, как Южные Курилы, Сахалин, Камчатка, Чукотка и Аляска. Гораздо проще наблюдаемое относительно единообразие частот аллелей по ареалу горбуши объяснить миграцией генов (что находит подтверждение в рассмотренных выше данных по величине междомовых миграционных потоков особей), которая нивелирует действие отбора, дифференцирующего локальности. Для окончательного прояснения вопроса о форме отбора у горбуши следует сопоставить, например, степень генетической дифференциации покатной молодежи, взрослых неполовозрелых рыб и производителей горбуши из разных регионов. Подчеркнем, что в таком исследовании объем выборок должен быть достаточно велик, чтобы уловить хотя бы небольшой сдвиг в частотах аллелей, который может отличать молодежь от производителей.

Гипотеза дифференцирующего отбора позволяет подойти также к выявлению причин различий между линиями (поколениями) горбуши четных и нечетных лет по частотам генов. Первой гипотезой о причинах различий между линиями, предложенной Н. Эспинволом (Aspinwall, 1974), была гипотеза случайного дрейфа генов. Однако эта точка зрения являлась чисто умозрительной и основывалась на теории нейтральности М. Кимуры. Трудно, во-первых, дать оценку эффективной численности (N_e) у демов горбуши: вследствие значительных миграций ее величина (при расчете дрейфа за длительный промежуток времени) будет приближаться к численности вида. Во-вторых, с обнаружением отбора уже нельзя пользоваться простыми расчетными схемами теории нейтральности, а следует учитывать коэффициенты отбора, которые при большом N_e могут оказать решающее влияние на динамику частот аллелей у горбуши. В-третьих, трудно представить, что генетические различия поколений горбуши, возникшие, согласно Н. Эспинволу, в момент формирования вида, могли сохраниться в течение столь длительного времени, вопреки действию естественного отбора.

Другой, более предпочтительной, представляется гипотеза В.С. Кирпичникова (1989), объясняющая генную дифференциацию смежных поколений различиями линий четных и нечетных лет. По сути дела речь идет о дизруптивном отборе, однотипном на всем ареале вида. Фактором экологической дифференциации поколений в этом случае мог бы быть плотностно-зависимый отбор, по-разному действующий на высокочисленное и малочисленное поколения горбуши, на-

пример, в нерестовый период (Гагальчий, 1986). Однако такой эффект у горбуши пока не показан. К тому же подобному механизму дифференциации поколений противоречат данные (Ricker, 1962; Bull, INPFC, 1979) о достаточно частой смене доминанты поколений горбуши и о различиях регионов по доминирующему поколению.

Наряду с этой гипотезой, можно предложить иную, не требующую обязательного допущения об однотипной по ареалу экологической дифференциации смежных поколений горбуши. Она основана на трех допущениях: 1) распространение доли вклада конкретных локальностей в общую численность поколения отличается друг от друга в линиях четных и нечетных лет; 2) имеется отбор, дифференцирующий горбушу по локальностям; 3) имеются миграции, которые выравнивают частоты аллелей внутри поколения. При справедливости этих допущений основной вклад в численность линий четных и нечетных лет будут вносить разные группы локальностей. Тогда различия между этими группами локальностей по коэффициентам отбора и определяют различия между поколениями четных и нечетных лет. Таким образом, гипотеза дифференцирующего отбора совместно с представлением о флуктуирующих миграционных потоках является достаточно гибкой для объяснения как генетических различий между поколениями горбуши четных и нечетных лет, так и для интерпретации характера дифференциации, отмечаемого внутри поколений. Еще один фактор, который предполагается существенным — случайный дрейф генов. Однако как причина генных различий между линиями четных и нечетных лет он едва ли значим, что обсуждалось выше. Дрейф не может привести и к дифференциации между регионами из-за миграций. Действительно, теоретически достаточно в среднем одной мигрировавшей особи на генерацию, чтобы (в случае нейтральности полиморфизма) выровнять частоты аллелей и ликвидировать последствия дрейфа (Моран, 1973) При наличии отбора генетический дрейф в условиях высокой эффективной численности демонов горбуши не играет никакой роли.

Итак, рассмотренные нами данные по внутривидовой морфологической и генетической дифференциации, а также факторам популяционно-генетической динамики горбуши свидетельствуют о том, что модель "флуктуирующих стад" наиболее адекватна для описания популяционной структуры этого вида. Из концепции флуктуирующих стад следует ряд теоретических и практических выводов.

1. Локальное стадо горбуши представляет собой фрагмент (субпопуляцию) самовоспроизводящейся популяции четных или нечетных лет. Оно связано миграционными потоками с другими стадами и поэтому не может выступать в качестве самостоятельной единицы популяционных исследований. Изучение популяционной структуры горбуши должно строиться по единой программе, проводиться одновременно в разных регионах и включать сбор данных по комплексам моногенных и полигенных признаков, а также по особенностям биологии вида.

2. Ключевой задачей исследования популяционной организации горбуши является изучение факторов популяционной динамики. В пер-

ую очередь необходимо количественно оценить направления, интенсивность и периодичность изменения миграционных потоков, а также обуславливающие их средовые и антропогенные факторы. Кроме того, следует изучить закономерности действия отбора на разных этапах жизненного цикла горбуши и в разных локальностях.

3. Локальное стадо горбуши не может служить самостоятельной единицей прогнозирования и планирования промысла из-за пульсаций (иногда крупномасштабных) его границ и численности. Для эффективного решения вопросов рационального использования запасов горбуши, необходимо рассматривать систему взаимодействующих флуктуирующих стад в целом. В частности, прогнозирование подходов горбуши должно иметь глобальный характер, т.е. следует исходить из общей оценки запасов рыб данного поколения в море и учитывать гидрологические, синоптические, антропогенные и другие факторы среды, определяющие наиболее вероятные в этот год потоки нерестовых миграций из нагульных скоплений

4 В отдельные годы, когда миграционные барьеры сильно перестраиваются, следует ожидать значительного изменения миграционных потоков горбуши из районов нагула к местам нереста. Это должно приводить к большим изменениям мощности подходов горбуши в отдельные районы промысла, против ожидаемого по концепции локального стада.

5. Морской промысел, основанный на нагульных скоплениях, оказывает менее разрушительное влияние на воспроизводство горбуши, чем на другие виды лососей, популяционная структура которых отвечает концепции локального стада. Интенсивность морского промысла в конкретном районе должна определяться характером миграционных потоков горбуши и учитывать систему взаимодействий флуктуирующих стад.

6 Эффективность искусственного разведения горбуши на конкретном рыболовном заводе не может оцениваться величиной возврата производителей в базовую реку без учета особенностей миграционных потоков из нагульных скоплений в море. В целом эффективность пастбищного выращивания горбуши будет ниже, чем видов лососей, популяционная структура которых соответствует концепции локального стада.

7. Успех восстановления локальных стад горбуши определяется не столько генетическими особенностями популяций-доноров, сколько наличием или отсутствием барьеров на путях нерестовых миграций из нагульных скоплений в море, а также экологическими особенностями интродуцентов (например, сроками и направлениями нерестовых миграций), которые определяют успех в преодолении таких барьеров.

5.3. Эпигенетическая дифференциация лососевых

Эпигенетическая дифференциация лососевых рыб обусловлена тремя обстоятельствами. Во-первых, существованием на постларвальном этапе жизненного цикла трех последовательных фаз - пестрятки, себрянки, лоха, которые достаточно резко разграничиваются по эко-

логическим, этологическим, морфо-физиологическим и размерно-возрастным особенностям. При этом имеется возможность полового созревания рыб в разном возрасте как на фазе пестрятки, так и на фазе лоха. Это фактор эпигенетической дифференциации можно назвать онтогенетическим. Во-вторых, наличием у большинства видов лососевых рыб как жилых пресноводных, так и проходных морских форм, которые нагуливаются и (или) воспроизводятся в различных биотипах - речных или озерных. Этот фактор дифференциации назовем биотопическим. В-третьих, существование у проходных (как морских, так и озерных) форм лососевых дискретных в рамках одного года периодов воспроизводства, что приводит к формированию сезонных нерестовых рас, которые не являются популяционными группировками. Данный фактор эпигенетической дифференциации можно назвать темпоральным.

Рассмотрим названные направления эпигенетической дифференциации. Карликовые или, точнее, неотенические (Иванков, Броневский, 1978) производители известны у многих видов лососевых рыб (Берг, 1937. 1948а). Так, среди тихоокеанских лососей карликовые неотенические самцы и самки встречаются у сими и нерки (Берг, 1948а; Ricker, 1959; Крохин, 1967; Foerster, 1968; Горшкова, Горшков, 1977; Иванков и др., 1981). Во многих популяциях кижуча и чавычи известны неотенические самцы, но неотенические самки не обнаружены (Смирнов, 1975; Леванидов, 1976). Кроме того, неотенические производители (как самцы, так и самки), созревающие на фазе пестрятки, отмечены у ряда видов гольцов - американской палии, арктического гольца, кунджи, мальмы (Гриценко, 1969; Иванков, Броневский, 1975; Глубоковский, 1980; Valon, 1980), а также у европейских благородных лососей и некоторых других лососевых рыб (Берг, 1948а; Campbell, 1977; Myers et al., 1986). Известно, что у большинства видов лососевых карликовые производители всю жизнь проводят в пресной воде, тогда как у некоторых видов, например, у атлантического лосося, карликовые самцы после нереста могут скатываться в море, проходить смолтификацию и повторно возвращаться на нерест уже лохами (Митанс, 1973; Bohlin et al., 1986). В ряде случаев карликовые неотенические производители объединены с лохами в рамках единой популяции, в других случаях они формируют самостоятельные пространственные и популяционные группировки (Барач, 1952; Панов, 1958; Ricker, 1959; Kubo, 1967; Foerster, 1968; Campbell, 1977; Глубоковский, 1980а, б; Савваитова, 1989).

Другая группа эпигенетических группировок, также возникающих благодаря онтогенетическому фактору дифференциации, связана с разной продолжительностью периода морского нагула лососей. Например, у производителей нерки оз. Азабачьего выделяют в зависимости от длительности периода морского нагула три группы (морфотипа) самЦ^{оп} (один, два или три года жизни в море) и две группы (морфотипа) само* (два или три года морского нагула). Эти эпигенетические группы рельефно различаются размерами тела, морфо-физиологическими особенностями, экологией, а также этологией нереста (Коновалов, 1981).

Островский, 1985; Паренский, 1985; Семенченко, 1985). Генетических различий между данными эпигенетическими группировками не обнаружено (Ильина, 1987). Однако морфологические, в частности, краниологические различия между ними весьма существенны, часто носят качественный характер и по масштабу превышают величину различий между субизолятами нерки (Рассадников, Глубоковский, 1978; Рассадников, 1981). Последнее обусловлено растянутым постларвальным морфогенезом и разновременным половым созреванием различных особей нерки после одного, двух или трех лет морского нагула.

Аналогичные, дискретно различающиеся рядом фенотипических особенностей, эпигенетические группировки имеются и у других видов тихоокеанских лососей (Смирнов, 1975). Например, самцы-каюрки, проводящие в море один год, имеются также у симы, кижуча и чавычи (Семенченко, 1984, 1985; Berghe et al., 1986; Nordeng, 1989). У кеты отмечено пять размерно-возрастных эпигенетических группировок, имеющих от двух до шести лет морского нагула; у чавычи таких группировок насчитывается четыре (от одного до четырех лет морской жизни) (Коновалов, Щербинин, 1973; Смирнов, 1975; Ricker, 1981; Николаева, 1987; Nordeng, 1989). Лишь у горбуши, как отмечалось в разделе 5.2, эпигенетическая дифференциация, обусловленная онтогенетическим фактором, минимальна, поскольку практически все производители представлены одним возрастным классом. Подчеркнем, что у всех видов тихоокеанских лососей различные размерно-возрастные эпигенетические группировки производителей объединены потоками генов в рамках единой популяции конкретного вида.

Аналогичные эпигенетические группировки отмечены у проходных гольцов и европейских благородных лососей (Campbell, 1979; Balon, 1980; Глубоковский, 1980; Савваитова, 1989). Эти группировки в рамках конкретных видов отличаются экологическими и морфо-физиологическими особенностями, однако генетические различия между ними не обнаружены (Reist, 1989).

М. Гросс (Gross, 1985) выдвинул гипотезу, что формирование альтернативных жизненных циклов у кижуча (разносозревающих каюрок и нормальносозревающих самцов) связано с дизруптивным отбором на разные тактики нерестового поведения. Однако в обстоятельном исследовании репродуктивного поведения тихоокеанских лососей, выполненном В.А. Паренским (1990), убедительно показано, что тактики нерестового поведения самцов различного размера и возраста изменяются в зависимости от плотности производителей и соотношения полов на нерестелищах. Это, на наш взгляд, противоречит гипотезе М. Гросса. С другой стороны, установлено, что формирование альтернативных жизненных циклов и соответственно эпигенетических группировок у благородного лосося и кунджи обусловлено скоростью роста рыб в критические периоды онтогенеза, что, в свою очередь, связано как с наследственной предрасположенностью к высокому темпу роста, так и с обилием кормовой базы рыб (Caswell et al., 1984; Броневский, 1985). Переключение альтернативных жизненных циклов опосредуется перестройками гормональной системы организма лосося (Folmar, Dickhoff,

1980) и инициируется изменением фотопериода (McCormick, Naiman, 1984; Scott et al., 1984).

Биотопическая эпигенетическая дифференциация среди видов тихоокеанских лососей наиболее отчетливо выражена у проходной нерки, которая имеет генеративно реофильные и генеративно лимнофильные формы (Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Grant et al., 1980; Wilmot, Burger, 1985). Кроме того, у нерки, как отмечалось в разделе 5.1, достаточно обычны жилые популяции кокани. Известные из многих локальностей Азии и Северной Америки (Крохин, Крогиус, 1936; Ricker, 1940; Берг, 1948; Vernon, 1957; Forster, 1968; Nelson, 1968; Остроумов, 1977). Эти популяции используют для нагула после смолтификации не морские, а пресные воды озер; их нерест происходит как в реках, так и на литорали озер. Морфо-физиологические особенности эпигенетических группировок нерки, воспроизводящихся и (или) нагуливающих в разных биотопах, достаточно резко различаются (Ricker, 1940; Vernon, 1957; Куренков, 1977). Аналогичные жилые популяции отмечены также у симы и кижуча (Берг, 1948а; Двинин, 1949; Моисеев, 1957; Куренков и др., 1982; Цыгир, Иванков, 1987). В.Н. Иванков (1985) изучил морфо-физиологические признаки в популяциях симы, кеты и горбуши, размножающихся в водоемах различного типа, и установил, что размеры тела, темп роста, возраст созревания и выраженность брачного наряда у рыб зависят от величины нерестовых рек.

У гольцов спектр эпигенетических группировок, обусловленных биотопическим фактором дифференциации, наиболее разнообразен (табл. 5.10). Так, во многих районах ареала у мальмы, белого и арктического гольцов проходные формы могут нагуливаться как в море, так и в озерах ("озерно-речные" формы) (Глубоковский, 1977а, б, 1980б; Balon, 1980). У кунджи, американской палии, мальмы и белого гольца нагул рыб происходит как в море, так и в реках, а у последних трех видов также в озерах. Нерест мальмы, арктического и белого гольцов наблюдается во многих локальностях как в реках, так и в озерах (Глубоковский, 1977б, 1980б; Balon, 1980). В рамках одного биотопа гольцы могут дифференцироваться по более дробным суббиотопам. Например, в оз. Сикарибетсу (Хоккайдо) озерная мальма нагуливается в пелагиали и в бентали, потребляя соответственно планктон и бентос (Kubo, 1967). Арктический голец в одном из озер Исландии также занимает пелагический и бентический биотопы (Snorrason et al., 1989). В свою очередь, каждая из этих форм дифференцирована по темпу роста на тугорослую и быстрорастущую эпигенетические группировки. Пелагическая тугорослая форма питается планктоном, а быстрорастущая - рыбой. Обе придонные формы - бентофаги. Генетических различий между указанными четырьмя формами гольцов не установлено (Magnuson, Ferguson, 1987). Аналогичная картина, когда биотопическая дифференциация сопровождается трофической специализацией, что в свою очередь обуславливает различия в темпе роста и полового созревания, наблюдается и у некоторых других видов гольцов (Balon, 1980).

Во всех случаях, когда проводилось изучение репродуктивных взаимоотношений симпатричных эпигенетических группировок гольцов одного вида, был установлен факт их совместного нереста, т.е. генетической интеграции в рамках единой популяции, несмотря на экологические и морфо-физиологические различия форм (Kubo, 1967; Савваитова, Максимов, 1975; Викторовский, 1978; Глубоковский, 1977а, 1980а). Генетических различий между симпатричными проходными и ясылыми формами гольцов одного вида не установлено, тогда как гольцы одного вида из разных локальностей статистических существенно различаются по маркерам генов (Reist, 1989). Эти факты, по нашему мнению, противоречат гипотезам А.Н. Пробатова (1946) и К.А. Савваитовой (1973, 1989), что биотопически и трофически различающиеся экотипы гольцов служат элементарными эволюционирующими единицами при видообразовании.

Отметим, что некоторые виды гольцов (боганидская и малоротая палии, гольцы Черского и Крогиус, длинноголовый голец) необратимо сократили исходно широкий спектр экотипов до одного-двух, вероятно, в процессе видообразования, сопровождавшегося экологической специализацией. Однако как среди эволюционно примитивных, так и среди филогенетически продвинутых гольцов имеются виды, сохранившие многокомпонентную эпигенетическую структуру. Это - американская палия, арктический голец, кунджа, голец Таранца, белый голец, мальма (см. табл.5.10). У названных видов гольцов эпигенетический состав популяций различается в разных локальностях. Например, по нашим наблюдениям, на нерестилищах в верховьях р. Кроноцкой, которые из-за высоких порогов труднодоступны для совершающих анадромную миграцию лососевых, преобладают производители речной мальмы, а проходная морская мальма встречается единично и представлена в основном крупными самцами. Напротив, на нерестилищах в низовьях этой реки преобладают производители проходной мальмы. На нерестилищах в среднем течении р. Кроноцкой (район ручья Безмянного) численность производителей речной и проходной мальмы примерно одинакова. В озере Кроноцком встречается только проходная озерная форма белого гольца, а в бассейне р. Камчатки - только проходная морская форма этого вида. Таким образом, в конкретной локальности широта спектра биотопических эпигенетических группировок, генерализованных в экологическом отношении видов гольцов и тихоокеанских лососей определяется географическими барьерами, а также спецификой биотопов и трофических лимитирующих факторов. Каждая популяция формирует максимально широкий для данной локальности и данного вида спектр биотопических эпигенетических группировок.

Темпоральные эпигенетические группировки наиболее отчетливо выражены среди видов лососевых рыб, имеющих длительный период Размножения. По данным Г. Норденга (Nordeng, 1989), длительность Пребывания производителей тихоокеанских лососей в пресных водах колеблется от семи месяцев у чавыча до полутора месяцев у нерки. Сезонные нерестовые расы среди видов тихоокеанских лососей из-

Таблица 5.10. Эпигенетические группировки, обусловленные онтогенетическим и биотопическим факторами дифференциации у различных видов голецов Голарктики

Вид	Неотенические формы	Размерно-возрастные формы	Проходные морские формы
Озерная паalia	-	-	-
Боганидская паalia	-	-	-
Американская паalia	+	+	+
Малоротная паalia	+	-	-
Арктический голец	+	+	+
Гонец Черского	+	-	-
Гонец Таранца	-	+	+
Гонец Крогиус	-	-	-
Кунджа	+	+	+
Длинноголовый голец	-	-	-
Гонец Шмидта	-	-	-
Белый голец	-	+	+
Мальма	+	+	+

Вид	Проходные озерные формы	Речные формы	Озерные формы
Озерная паalia	+	-	+
Боганидская паalia	+	-	+
Американская паalia	-	-	-
Малоротная паalia	-	-	+
Арктический голец	+	+	+
Гонец Черского	-	-	+
Гонец Таранца	-	-	+
Гонец Крогиус	-	-	+
Кунджа	-	+	-
Длинноголовый голец	+	-	-
Гонец Шмидта	+	-	+
Белый голец	+	+	+
Мальма	+	+	+

Примечание. + имеется. - отсутствует.

вестны в различных локальностях у симы, чавычи, кеты, нерки и горбуши (Берг, 1934, 1948а; Абрамов, 1948; Григо, 1953; Rounsefell, 1958; Иванков, 1967; Foerster, 1968; McPhail, Lindsey, 1970; Иванков, Свирский, 1976; Леванидов, 1976). У кижуча отмечают лишь сезонные нерестовые ходы, выделяемые по большей или меньшей интенсивности

анадромной миграции рыб (Леванидов, 1976). Известны сезонные нерестовые расы у атлантического и стальноголового лососей, а также у некоторых видов осетровых и миноговых рыб (Берг, 1934, 1948а; Гербильский, 1957а; McPhail, Lindsey, 1970). Сезонные нерестовые группировки одного вида, как показано в цитированных выше работах, рельефно отличаются экологическими и морфо-физиологическими особенностями.

Л.С. Берг (1934, 1953) считал основным фактором дифференциации сезонных рас различия в температуре пресных вод, определяющих скорость созревания половых продуктов рыб. Н.Л. Гербильский (1957а, б) большее значение придавал гидрографическим и гидробиологическим особенностям нерестовых рек. П.Ю. Шмидт (1947), а позже Р.С. Вольские (1986) полагали, что "озимые" расы возникли в ледниковый период, когда реки оставались свободны от льда короткий период и потому рыбы не успевали достигнуть нерестилищ и созреть; "яровые" расы возникли позже, в период потепления климата как адаптация к новой гляциологической ситуации в нерестовых реках. В.А. Абакумов (1961) связывал дифференциацию сезонных рас проходных рыб с крупными колебаниями уровня Мирового океана, обусловившими изменение длины миграционного пути рыб в нерестовых реках. И.Б. Бирман (1981) считал, что сезонные расы у проходных лососей возникли в связи с разной длительностью миграций рыб из различных мест морского нагула к общей нерестовой реке.

Взгляды исследователей на эволюционную роль сезонных нерестовых рас лососей различны. Л.С.Берг (1934, 1948а, 1977). Н.Л. Гербильский (1957б) и Г.В. Никольский (1980) считали сезонные расы обратимыми и потому не играющими роли в видообразовании. П.Ю. Шмидт (1947), В.А. Абакумов (1961), И.Б. Бирман (1981) придерживались по этому вопросу противоположной точки зрения. Как показали последние исследования популяционной генетики тихоокеанских лососей, справедливы, видимо, обе гипотезы. Дело в том, что сезонные расы у различных видов тихоокеанских лососей генетически неравноценны. У нерки и чавычи сезонные нерестовые расы оказались во всех хорошо изученных случаях темпорально изолированными популяциями (Grant et al., 1980; litter, et al., 1980; Wilmot, Burger, 1985: см. также раздел 5.1). В то же время у кеты, симы и горбуши, а также у стальноголового лосося, сезонные расы генетически не обособлены и, видимо, не могут считаться самостоятельными популяционными группировками (Utter et al., 1980; Okazaki, 1981, 1983, 1986; Салменкова и др., 1986; Berg, Gall, 1988; Викторовский и др., 1989; Глубоковский и др., 1989; см. также раздел 5.2). Соответственно темпорально изолированные популяции (расы) нерки и чавычи являются самостоятельно эволюционирующими единицами, которые при благоприятных условиях могут дать начало новому виду. У кеты, симы и горбуши сезонные нерестовые расы, по-видимому, являются фрагментами, интегрированными в рамках единых популяционных систем и потому не имеют самостоятельной эволюционной судьбы. Во избежание путаницы, представляется целесообразным в первом случае использовать термин

"темпоральная популяция", а во втором - "сезонная раса, или темпоральная эпигенетическая группировка". Важнейшим фактором дифференциации темпоральных эпигенетических группировок у лососевых рыб мы считаем дизруптивный отбор, обусловленный сезонными изменениями гидрологического режима нерестилищ, в первую очередь - их обводненности и доступности для производителей. Благодаря такому отбору при формировании вида возникает исходное разнообразие сезонных нерестовых эпигенетических группировок. В дальнейшем, при адаптации расселяющейся популяции к конкретной нерестовой реке, может происходить большая или меньшая редукция исходного спектра темпоральных эпигенетических группировок, отвечающая специфике гидрологических условий нерестилищ данной локальности. Эта редукция, видимо, обратима и потому не препятствует популяции восстанавливать исходный спектр сезонных нерестовых рас в случае изменения гидрологических условий нереста.

Необходимо подчеркнуть, что, несмотря на различный генезис, все эпигенетические группировки лососевых имеют ряд общих фундаментальных особенностей. Во-первых, их существование не связано с известными факторами популяционно-генетической динамики (естественным отбором, миграциями и дрейфом генов). Поэтому эпигенетические группы нельзя отождествлять с популяциями. Во-вторых, они представляют собой дискретные модификации онтогенетической программы, благодаря которым в рамках одного вида существует пучок онтогенетических траекторий (эпигенетических креодов, по терминологии К. Уоддингтона (1970)), связанных в общем случае свободным потоком генов. В-третьих, время перестройки эпигенетической структуры популяции очень мало и может быть сопоставимо по масштабу с длительностью жизни особи, что, видимо, обеспечивает быструю адаптацию локальной популяции к изменившимся условиям среды. В-четвертых, гомологичные эпигенетические группировки (например, неотенические производители или каюрки) возникают политопно и поллхронно в рамках одного вида, а также параллельно у разных видов лососевых рыб. Различные эпигенетические группировки могут возникать симпатрично в рамках одной популяции, причем поток генов между ними не нарушается, несмотря на дискретные различия их фенотипических особенностей.

Формирование спектра эпигенетических группировок у разных популяций лососевых рыб подчиняется закону гомологических рядов наследственной изменчивости, сформулированному Н.И. Вавиловым в 1920 г. В данном случае, однако, мы имеем дело не с сопряженными рядами отдельных признаков фенотипа, как в большинстве примеров, приводимых Н.И. Вавиловым, но с гомологическими рядами дискретных фенотипов, различающихся ансамблем признаков. Вслед за Р. Блэкитом (1968) можно полагать, что такой ряд дискретных фенотипов формируется, благодаря существованию у каждого вида нескольких сопряженных схем роста, контролируемых регуляторными генами. Строго говоря, закон Н.И. Вавилова (1967) состоит из двух те-

зисов' 1) виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов; 2) чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивое™.

Первый тезис наиболее строго выполняется для разных популяций одного вида лососевых (заметим, что Н И Вавилов популяционный уровень организации при создании закона гомологических рядов не учитывал). По мере повышения таксономического уровня сопоставления гомологических рядов эпигенетических группировок лососевых до видового и, далее, родового, точность закона падает. Это обусловлено тем, что второй тезис закона Н И Вавилова, предполагающий передачу в филогенезе от вида к виду гомологических рядов наследственной изменчивости у лососевых рыб выполняется не строго. Действительно, спектр эпигенетических форм у таких близкородственных видов, как нерка и горбуша, различается гораздо сильнее, чем у нерки и филогенетически более примитивных и далеких чавычи, кижуча и симы. Аналогичный вывод можно сделать, рассматривая спектры эпигенетических групп у филогенетически близких видов гольцов, например, гольцов Таранца и Черского или гольца Шмидта и белого гольца (см табл. 5 10). Очевидно, при видообразовании редукция спектра гомологических рядов эпигенетических форм может происходить независимо в разных филумах лососевых рыб, что и приводит к неполноте таких рядов даже у филогенетически близких видов. В процессе внутривидовой дифференциации популяций необратимой редукции гомологических рядов эпигенетических группировок, видимо, не происходит

ПРОБЛЕМА ВИДА У ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Опираясь на результаты нашего исследования родственных взаимосвязей лососевых в районах симпатрии видов и форм, уместно обсудить некоторые общие проблемы разграничения видов у рыб. Безусловно, в данном случае нет необходимости давать детальный анализ теории вида, поскольку на эту тему написано достаточно обзоров (Dobzhansky, 1937; Майр, 1947, 1968, 1971, 1974; Завадский, 1968; Scudder, 1974; Расницын, 1975; Старобогатов, 1977, 1958; Рьюз, 1977; White, 1978; Воронцов, 1980; Грант, 1980. Гриценко и др., 1983; Рубцова, 1983; Шаталкин, 1983, 1984, Полянский, 1986; Steen, 1986), часть которых посвящена проблеме вида у рыб (Svaidson, 1979; Никольский, 1980; Барсуков, 1986; Мина, 1980, 1986; Савваитова, 1983, 1989). Мы затронем лишь ряд ключевых вопросов теории вида, наиболее часто дискутирующихся применительно к лососевым рыбам

Во-первых, некоторые авторы сомневаются в реальности вида как биологической категории и эволюционного понятия (Мина, 1980, Красилов, 1986, 1988), что, с позиций философии, восходит к номиналистской концепции (Майр, 1971), а с эволюционных позиций - к градуализму Ч.Дарвина (1939), А.А. Любищев (1982) справедливо, на наш взгляд, отмечал, что существуют различные критерии "реальности" таксономических категорий, обусловленные природой разобщенности соседних элементов системы, а) чисто физическая разобщенность индивидов; б) генетическая разобщенность, вызванная репродуктивной изоляцией; в) систематическая разобщенность в пространстве таксономических признаков (наличие хиатуса). Последний критерий, по мнению А.А. Любищева, является высшей формой разобщенности таксонов - разобщенности идеи (в смысле философской школы Платона), лежащей в основе системы. Таким образом, биологические виды могут быть реальны по критерию генетической разобщенности и по критерию систематической разобщенности. Существование двух критериев реальности вида привело систематику лососевых рыб к теоретическому кризису, обусловленному противопоставлением рядом авторов (Мина, 1986; Савваитова, 1989; Behnke, 1989) "таксономической" и "биологической" концепций вида. Такое противопоставление восходит к позиции Э. Майра (1968, 1971), рассматривающего генетическую разобщенность как атрибут вида, а наличие хиатуса - как практический критерий для разделения видов.

Напомним, что крупнейшие отечественные ихтиологи, напротив, рассматривали критерий систематической разобщенности как **важн**

нейший атрибут вида, обусловленный скачкообразностью процесса видообразования (Берг, 1922, 1948а, 1977; Никольский, 1980). Эта точка зрения до сих пор имеет своих сторонников в ихтиологии (Дорофеева и др., 1980; Барсуков, 1986; Мина, 1986; Савваитова, 1989), которые, однако, оговариваются, что хиатус- атрибут таксономического, но не биологического вида. М.В. Мина (1986) считает, что таксономический вид "никакой имманентной биологической спецификой не обладает" (с. 33) Кроме того, М.В. Мина (1986, с. 33) настаивает, что хиатус между таксономическими видами необходимо демонстрировать только по отдельным признакам, а не их комплексам. С последней позицией вряд ли можно согласиться, поскольку выделение отдельных признаков у рыб проводится достаточно произвольно (см. раздел 4.1), а плодотворность использования "комплексных признаков" для диагностики видов хорошо известна (Любищев, 1982).

С другой стороны, начиная с работы Ф. Добжанского (Dobzhansky, 1937). в качестве важнейшего атрибута вида стали рассматривать критерий генетической (репродуктивной) разобщенности. Сейчас данная точка зрения, получившая название биологической концепции вида, наиболее популярна среди биологов благодаря в основном усилиям Э. Майра (1947, 1968, 1971, 1974). Поток генов, согласно этой концепции, является важнейшим фактором, интегрирующем особей в рамках одного вида (Рьюз, 1977; Грант, 1985). Р. Бигелов (Bigelow, 1965) подчеркнул, что понятие репродуктивной изоляции видов следует выводить именно из отсутствия потока генов, а не из отсутствия интербридинга. Генетическая изоляция обеспечивает замкнутость генофонда и независимость эволюционного развития вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Ряд исследователей, вслед за Д. Симпсоном (1948), возвели независимость эволюционного развития в важнейший атрибут вида (Wiley, 1978, 1980; Hull, 1978; Wiley, Brooks, 1982; Шаталкин, 1984). Согласно Е. Вайли (Wiley, 1978, р. 18), эволюционный вид- упорядоченная прямыми генеалогическими связями последовательность популяций, поддерживающая свою тождественность и обладающая эволюционными тенденциями и исторической судьбой Основываясь на тезисе, что вид в логическом смысле есть объект индивидуальной, т.е. неразделимой без потери индивидуальности, природы, а не класс, т.е. не множество заданных объектов (Ghiselin, 1974), последователи данной концепции противопоставляют эволюционный вид таксономическому (Шаталкин, 1983, 1984). Д. Симпсон также противопоставляет концепции эволюционного и биологического видов, поскольку первый имеет реальное временное измерение, а биовид представляет собой только сечение во времени эволюционного вида. Однако позже признали, что обмен генами между популяциями является важной категорией системообразующих (интегрирующих) связей эволюционного вида, которые, впрочем, проявляются во времени лишь периодически (Wiley, Brooks, 1982). Другой категорией системообразующих связей эволюционного вида, по мнению ряда исследователей, служат его взаимодействия с окружающим биоценозом (Шаталкин, 1984).

Ключевая роль экосистем, как экзогенного фактора, интегрирующего особей в рамках одного вида, показана в монографии Я.И. Старобогатова (1985). Этот исследователь, кроме известных понятий фундаментальной и реализованной экологических ниш (Hutchinson, 1965; MacArthur, 1968), ввел в теорию вида важнейшее, на наш взгляд, понятие - экологической лицензии. В данном случае лицензия - место и функции, которые предоставляет виду экосистема в целом. Лицензия может либо совпадать с реализованной экологической нишей, либо быть шире ее. По образному выражению Я.И. Старобогатова, фундаментальная ниша - это "профессия" вида, реализованная ниша - "должность" видовой популяции в конкретной экосистеме, а лицензия - ее "штатная единица". В последние годы Э. Майр, наряду с критерием репродуктивной изоляции, использовал при определении биологического вида экологический критерий - занятие видом специфической ниши в природе (Hengeveld, 1988). Некоторые исследователи считают, что экологический критерий - главный атрибут вида (Van Valen, 1976).

Таким образом, в настоящее время существует несколько самостоятельных концепций вида:

1) репродуктивная (популяционно-биологическая, по терминологии Э. Майра), которая акцентирует внимание на замкнутости генофонда вида, степени скрещиваемости организмов и наличии репродуктивной изоляции между их группами;

2) эволюционная, подчеркивающая сохранение преемственности фенотипического облика группы из поколения в поколение и независимости эволюции вида;

3) экологическая, указывающая на сходные реакции составляющих вид особей при их взаимодействии со средой обитания в рамках, задаваемых экологической лицензией;

4) типологическая (морфологическая, таксономическая), которая обращает внимание на степень фенотипических (в первую очередь морфологических) различий организмов и наличие hiatus между их группами.

Вместе с тем нам представляется, что особи, слагающие вид у лососевых рыб, формируют репродуктивное, экологическое и эволюционное единство, которое обуславливает существование фенотипической (в том числе морфологической) обособленности одних видов от других. Таким образом, каждая из перечисленных выше концепций отражает лишь какую-то одну грань такого достаточно сложного явления, как "биологический вид" и потому, по нашему мнению, нет оснований их противопоставлять. Действительно, видообразование, как показал Я.И. Старобогатов (1985), обусловлено как генетическими процессами в популяциях (эндогенный фактор), так и эволюцией экосистем (экзогенный фактор). Заметим, что Л.С. Берг еще в 1922 г. писал: "...каждая таксономическая единица... прежде всего характеризуется морфологическими признаками, но морфология - то есть результат как внутренних (автономических), так и внешних (географических) причин" (Берг. 1977. С. 307). Таким образом, Уже

д.С. Берг прекрасно отдавал себе отчет в двойственности факторов, являющихся к формированию таксонов. Поэтому противопоставлять репродуктивную и экологическую концепции вида неправомерно.

О связанности двух критериев реальности вида - критерия генетической разобшенности и критерия систематической разобшенности писал М. Рьюз (1977), который полагал, что организмы с общим генофондом будут иметь и общий "морфофонд", отграниченный от "морфофондов" других видов. Как обнаружить hiatus "морфофондов" видов-двойников - это уже вопрос не теории, а методов систематики. //Л. Рьюз также предложил критерий "научной реальности Максвелла": если упорядоченность, полученная исходя из одного множества особенностей совпадает с упорядоченностью, полученной из другого множества, то такая классификация будет реальной. Автор предлагает критерий Максвелла по двум независимым аспектам - морфофонд-генофонд- как решение проблемы вида (Рьюз, 1977).

В настоящее время большинство генетиков считают, что поток генов между популяциями является единственным фактором, интегрирующим особей в рамках вида (Avisе, 1976; Dobzhansky, 1976; Айала. 1984). Однако, на наш взгляд, имеются свидетельства, что особей внутри вида интегрируют не только эндогенный, но также и экзогенный фактор - стабилизирующий отбор, задающий границы видо-специфичной экологической ниши на экосистемном уровне. Яркий пример такого свидетельства у лососевых рыб - горбуша. Этот вид широко распространен в северной Пацифике и на всем ареале представлен двумя темпорально изолированными популяциями - линиями четных и нечетных лет. Это обусловлено уникальной особенностью биологии горбуши - подавляющее число особей созревают на втором году жизни. Соответственно горбуша, воспроизводящаяся в четные годы, репродуктивно изолирована от горбуши, размножающейся в нечетные годы, что подтверждается данными генетики (Животовский и др., 1989). С позиций репродуктивной концепции, эти популяции горбуши являются самостоятельными биологическими видами. Вместе с тем "морфофонды" указанных линий горбуши не обособлены (Черешнев, 1981а; Глубоковский, Животовский, 1989), хотя и различаются по средним значениям морфологических признаков (см. раздел 5.2). Данное обстоятельство можно объяснить тем, что нерестовый и нагульный ареалы темпорально изолированных популяций горбуши совпадают почти полностью, т.е. они взаимодействуют с одними и теми же экосистемами, стабильность которых и обуславливает отсутствие Дивергенции "морфофондов", т.е. незавершенность по критерию Реальности Максвелла процесса видообразования. Таким образом, только совокупность действий эндогенных и экзогенных факторов является достаточным условием интеграции системы вида у лососевых Рыб. Результатом действия этих интегрирующих факторов в пространстве и во времени будет общность и замкнутость генофонда всех особей данного вида, а также сходство их фенотипического облика.

Следовательно, биологически вид можно определить как **группу** скрещивающихся особей, формирующих в пространстве и во времени благодаря действию генетических и экосистемных факторов, **общий** генофонд и общую экологическую нишу. Мы полагаем, что данное определение в известной степени синтезирует различные концепции вида, поскольку в качестве атрибутов указаны репродуктивные, эволюционные и экологические черты, а также позволяет обосновать выбор критериев для разграничения видовых таксонов. Представляется необходимым различать с методологических позиций атрибуты и критерии вида. Атрибуты указывают на существенные и неотделимые свойства вида естественно с точки зрения той или иной концепции вида. Критерии вида - это признаки, на основании которых производится практическая оценка определенного атрибута вида. Так, атрибут репродуктивной концепции вида (замкнутость генофонда) обычно оценивают практическим критерием видового статуса — наличием репродуктивной изоляции форм в случае их симпатрии (Майр, 1968). Этот критерий указывает на видовой ранг нейвы, мальмы и кунджи в бассейне р. Охоты.

Другим практическим критерием замкнутости генофонда может быть отсутствие в зоне симпатрии интерградации форм по любому фенотипическому признаку (морфологическому, экологическому, этологическому и др.), который маркирует изолирующие барьеры. По особенностям брачного наряда, маркирующего прекопуляционные изолирующие барьеры, различаются нейва, мальма и кунджа. Заметим, что, поскольку возможны ситуации, когда контакты между разными популяциями двух видов происходят независимо и почти одновременно в различных районах, изолирующие барьеры (а значит и маркирующие их признаки) могут различаться в каждом отдельном случае. Поэтому фенотипические признаки, на основе которых установлено отсутствие потока генов между симпатричными популяциями (например, признаки брачного наряда), вовсе не обязательно должны входить в состав комплекса, используемого для классификации видов.

Для симпатрических популяций рыб, кроме перечисленных, пригоден также критерий "фенотипической обособленности", согласно которому виды, при условии отсутствия потока генов между ними в районе совместного обитания формируют полностью обособленные фенофонды (или "морфофонды", по терминологии М. Рьюза). Иными словами, у симпатричных видов при отсутствии гибридизации можно разграничить по фенотипическим признакам 100% особей. Если воспользоваться приведенной выше антропологической классификацией степени различимости (диакритичности) форм, то, как следует из анализа фенотипических взаимоотношений гольцов р. Камчатки, симпатрические виды будут относиться к пандиакритическому типу, а их внутривидовые формы - к макро-, мезо- и микродиакритическим типам. Заметим кстати, что "большие расы" гоминид также различаются на пандиакритическом уровне, но в зонах симпатрии их диагностические признаки интерградируют (Бунак, 1980). Данный видовой критерий

^ожно обосновать тем, что в районах симпатрии при сходном давлении биотических факторов среды происходит экологическая дифференциация и "смещение" признаков близкородственных видов. Заметим, что критерий "фенотипической обособленности" устанавливает более жесткие требования к масштабу дифференциации группировок, нежели критерий, предложенный Е.Д. Васильевой. Согласно этому автору, для признания видового статуса двух групп достаточно обнаружить статистически достоверные различия между ними по частоте встречаемости фенотипических вариантов (Васильева, 1980б, с. 1673). Определение видового статуса форм возможно по любому из названных выше критериев, однако одновременное использование нескольких критериев дает более надежные результаты.

Практическое применение критерия "фенотипической обособленности" определяется возможностью обнаружения среди разнообразных фенотипических особенностей гольцов группы признаков, по которым идет "смещение" в зоне симпатрии. Таким образом, проблема идентификации и разграничения видов гольцов во многом обусловлена проблемой качества описания особенностей их строения в широком смысле (т.е. как морфологических, так и краниологических, молекулярных и других особенностей). Как показано в главе 3, качество описания фенотипических особенностей определяет также успешность разграничения видов тихоокеанских лососей.

При изучении гольцов р. Камчатки полный набор количественных краниологических индексов позволил разграничить виды на уровне пандиаκριтичности, а внутривидовые экологические формы - на уровне макро- и мезодиаκριтичности. Следовательно, критерий "фенотипической обособленности" указывает на видовой статус кунджи, мальмы и белого гольца относительно друг друга. Редуцированные наборы краниологических индексов дифференцируют виды гольцов р. Камчатки на уровнях от макро- до микродиаκριтичности, т.е. в этих случаях видовой критерий "фенотипической обособленности" не срабатывает из-за низкого качества описания фенотипических особенностей. Однако те же редуцированные наборы краниологических индексов, так же как краниологические признаки в шкале баллов, не хуже, чем полный набор количественных индексов, выявляют филогенетические связи видов, а именно: большую близость мальмы к белому гольцу и их обособленность от кунджи. Таким образом, краниологические признаки гольцов можно отнести к маркерам родства (см. раздел 4.1).

По экстерьерным индексам виды гольцов р. Камчатки, включая общепризнанный вид - кунджу, разграничиваются на уровне мезо- и макродиаκριтичности. Близость форм эти признаки выявляют не по родству, а по экологическому сходству: проходная мальма оказывается ближе к проходному белому гольцу, чем к туводной мальме. Однако в других районах ареала гольцов, например, на Чукотке и Аляске, экстерьерные признаки оказались весьма эффективны для разграничения видов на пандиаκριтическом уровне (Черешнев, 1978, 1982; McCart, 1980; Борисовец, 1982). Следовательно, в одних районах

ареала (Камчатка) экстерьерные признаки гольцов служат маркера^ среды, тогда как в других районах (Чукотка, Аляска)- маркера^ родства. Такая смена "роли" экстерьерных признаков, видимо, обусловлена тем, что на Чукотке и Аляске сравнивали филогенетически более далекие виды гольцов, чем на Камчатке. Поэтому для выявления таксономического статуса криптических симпатрических форм гольцов (видов-близнецов) из морфологических признаков лучше выбрать комплекс краниологических индексов. В более простых случаях хорошим^ маркерами родства гольцов могут оказаться и экстерьерные признаки

Как отмечалось ранее (Глубоковский, Буторина, 1978), для объединения или разграничения близкородственных аллопатрических популяций лососевых рыб пригодны 4 критерия вида: типологический, популяционный, репродуктивных отношений, филетических взаимоотношений. Я.И. Старобогатов (1977, 1985) справедливо указал, что, с позиций репродуктивной концепции вида, опирающейся на один атрибут, существование критериев вида для аллопатрических форм невозможно в принципе. Однако в принятой нами для лососевых рыб концепции вида использовано несколько атрибутов, что расширяет выбор критериев вида. Поскольку обособленность видов лососевых рыб определяется, на наш взгляд, не столько их репродуктивной изоляцией, сколько различиями их фундаментальных экологических ниш, которые отражаются в фенотипах сравниваемых популяций, можно предложить следующие критерии вида для аллопатрических популяций лососевых.

1. Типологический критерий видоспецифичных признаков, основанный на существовании особенностей, генетически мономорфных у всех представителей данного вида. Этот критерий издавна используется в практике систематиков-морфологов (Берг, 1948. 1977; Майр, 1968, 1971; Старобогатов. 1977; Никольский. 1980); несколько позже его приняли цитологи (Ушаков. 1958, 1959а, б; Жирмунский, 1969). биохимики (Tsuyuki, Roberts, 1963, 1965. 1966; Tsuyuki et al., 1965а, b) икариологи (Викторовский, 1978). Правомочность данного критерия вида, с позиций популяционной генетики, была обоснована Ю.П. Алтуховыми Ю.Г. Рычковым (Алтухов. 1969, 1974; Алтухов, Рычков, 1972), ас позиций эволюционной теории, Р. Голдшмидтом, Р. Элриджем и С. Гулдом (Goldschmidt. 1940, Elredge, Gould, 1972). Возможность применения типологического критерия вида в биохимической систематике гольцов в тихоокеанских лососей была продемонстрирована Х. Цуюки с соавт (Tsuyuki et al., 1965b, 1966) и В.Т. Омельченко (1974, 1975)

2. Популяционный критерий пороговых различий, основанный на более значительных различиях комплексов фенотипических признаков при сравнении видов, чем при сравнении внутривидовых форм. Этот критерий может быть обоснован, а его пороговое значение определено только при условии предварительного сравнения направлений и диапазона внутривидовой изменчивости с масштабом межвидовых отличий модельных популяций рыб в нескольких районах симпатрии видов. Как показано в разделе 4.1, пороговое значение евклидова расстояния по унифицированному комплексу краниологических признаков составляет для гольцов $E = 70$.

3. Критерий репродуктивных отношений, основанный на изучении репродуктивных взаимосвязей представителей разных фенонов в районах их симпатрии. Применение данного критерия возможно лишь в том случае, если при формировании фенонов используются методические приемы, обеспечивающие их компактность. Это позволяет определять неизвестные свойства (таксономический ранг) любой популяции, входящей в данный фенон на основе оценок репродуктивных связей популяций в районах симпатрии фенонов. Обстоятельство, затрудняющее использование критерия репродуктивных отношений для оценки ранга аллопатрических популяций - существование "кругов форм" или "цепных видов" (Медников, 1984; Скурихина и др., 1985; Мина, 1986). Однако существование подобных связей популяций у лососевых рыб, на наш взгляд, скорее декларируется, чем подтверждается фактами. Показательно в этом отношении, что считавшиеся ранее классическими примеры кольцевых ареалов у птиц (группы *Parus major*, *Larus argentatus*), опровергнуты более поздними исследованиями (Степанян. 1978).

4. Критерий филетических взаимоотношений, основанный на анализе последовательности и направлений дивергенции различных форм гольцов. Этот критерий может быть применен на основе кладисткой методологии филогенетического анализа (Шаталкин, 1988) и исходит из положения, что популяции различных филогенетических стволов скорее всего принадлежат разным видам.

Заметим, что ни один из перечисленных критериев не может претендовать на роль универсального и абсолютно надежного. Поэтому необходимо подчеркнуть, что объективность оценок таксономического ранга сравниваемых аллопатрических популяций, так же как в случае с симпатрическими формами, значительно повышается при одновременном использовании нескольких независимых критериев вида

Подводя итог анализу проблемы вида у лососевых рыб и, в частности, у гольцов, еще раз подчеркнем ключевые положения нашей позиции по данному вопросу.

1. Виды лососевых рыб реальны в популяционно-биологическом, экосистемном (экологическом), эволюционном и таксономическом аспектах. Противопоставление концепций биологического и таксономического вида непродуктивно, поскольку приводит к разрыву теории и практики таксономии и как следствие к кризису систематики лососевых рыб на уровне вида.

2. Концепция вида у лососевых рыб должна сочетать в себе атрибуты репродуктивной, экосистемной и эволюционной концепций, которые только в совокупности отражают действие как эндогенных (генетических), так и экзогенных (экосистемных) факторов, интегрирующих особей в пространстве и времени в рамках вида. Отсутствие потока генов между группировками необходимое, но не достаточное условие для установления видового статуса форм. Другим необходимым критерием является фенотипический хиатус (по простому или комплексному признаку) между данными группировками, который отражает экосистемный и эволюционный аспекты дифференциации видов

3 На основе репродуктивного, экосистемного и эволюционного атрибутов вида можно предложить ряд практических критериев видового статуса. В районах симпатрии форм это критерии репродуктивной изоляции, разрыва по маркерам изолирующих барьеров, фенотипической обособленности. Для аллопатрических группировок это типологический и пороговый популяционный критерии, а также критерии репродуктивной обособленности и филетических взаимоотношений. Совместное свидетельство нескольких критериев в пользу видового статуса форм (критерий научной реальности Максвелла по терминологии М. Рьюза) является достаточно надежным указанием, тогда как использование лишь одного критерия снижает объективность оценки таксономического статуса форм.

ФАКТОРЫ, МЕХАНИЗМЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Опираясь на результаты проведенного нами исследования филогении и классификации лососевых и привлекая данные по биогеографии, палеонтологии и палеоэкологии, можно определить основные черты эволюционной биологии лососевых рыб. Проблемы эволюционной биологии этой группы рыб целесообразно, на наш взгляд, рассмотреть в трех аспектах: 1) особенности дифференциации различных по качеству признаков (морфологических, экологических, генетических), 2) наиболее вероятные механизмы и факторы дивергенции форм, 3) эволюционный сценарий возникновения, формирования таксономического разнообразия и расселения лососевых рыб.

Разработанные нами новые представления о филогении и классификации лососевых рыб позволяют на более надежной основе проследить особенности эволюционной дифференциации их признаков. Как следует из анализа краниологических данных, представленных в главах 2-4. элементный состав черепа лососевых оказался достаточно стабильным в пределах семейства. Исключение составляют лишь две замещающие кости хондрокраниума - гипэтноид и орбитосфеноид. Гипэтноид, как показано в главе 2, претерпел независимую редукцию во всех главных фимулах лососевых рыб. Орбитосфеноид редуцирован (у некоторых особей полностью, у других - частично) лишь у представителей одного вида лососевых - длинноперой палии (Черешнев, Скопец, 1990). Однако форма и относительные пропорции хондрокраниума, а также большинства костей черепа различаются как у высших таксонов, так и у видов лососевых рыб. Наибольшее число диагностических признаков из элементов черепа несет хондрокраниум вместе с конструктивно входящими в него костями, а также сошник, парасфеноид, челюстные кости, супраэтноид. Сравнительно стабильна форма костей жаберной крышки и висцерального скелета.

Интегральные оценки морфологического сходства форм по комплексу признаков дают возможность оценить масштабы их дифференциации на разных уровнях таксономической иерархии. Как показывает анализ многомерных показателей сходства по комплексу количественных признаков, их распределение у тихоокеанских лососей и форелей имеет многовершинный характер, а диапазоны морфологических различий субпопуляций, популяций, видов и родов в большей или меньшей степени перекрываются (рис. 7.1). Тем не менее, моды Распределения показателей сходства для большинства видов и для Популяций достаточно рельефно различаются (0,85 и 0,47) соответ-

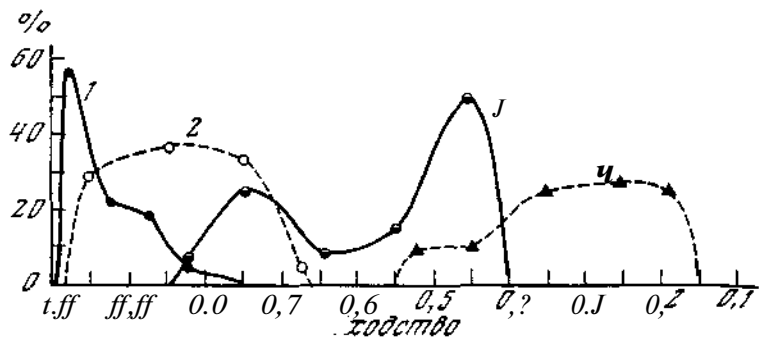


Рис. 7.1. Распределения многомерных показателей сходства по морфологическим признакам между разными субпопуляциями (1), популяциями (2), видами (3) и родами (4) тихоокеанских лососей и форелей

По оси абсцисс - покупатель сходства, по оси ординат - до 1Я в И

ственно). Правда, существует еще одна мода (0,74) показателей сходства, характерная для близких видов тихоокеанских форелей (микижи и камчатской семги), которая перекрывается правой частью диапазона распределения межпопуляционных показателей сходства тихоокеанских лососей (см. рис. 7.1). Эти результаты подтверждают возможность применения "популяционного" критерия видового ранга не только для гольцов (см. раздел 4.2), но и для большинства других лососевых рыб. Заметим, что аналогичная картина наблюдается для распределения интегральных оценок сходства объектов различного таксономического уровня по маркерам генов (Nei, 1975; Avise, 1976; Воронцов, 1980). Таким образом, характер дивергенции лососевых рыб по генетическим и морфологическим признакам в общих чертах оказывается сходным. Соответственно нет оснований противопоставлять эти две группы признаков, как предлагает Б.М. Медников (1980).

Существует мнение, что масштабы межвидовых морфологических различий гольцов в целом меньше, чем у других лососевых рыб (Савваитова, 1989). Наши исследования не подтверждают этой позиции. Как следует из табл. 4.14, интегральное сходство видов гольцов Голарктики по комплексу морфологических признаков колеблется в диапазоне от 0,940 (голец Крогиус - голец Таранца) до 0,535 (мальма - малоротая палия). Характерно, что величины сходства хороших видов гольцов находятся в левой части указанного диапазона. Так, многомерное сходство американской и озерной палий составляет 0,803; кунджи и арктического гольца - 0,830; кунджи и мальмы - 0,732; арктического гольца и мальмы - 0,717. В то же время интегральное морфологическое сходство видов тихоокеанских лососей и форелей находится в пределах от 0,950 до 0,400 (см. рис. 7.11), т.е. практически в том же диапазоне, что и у гольцов.

Наряду с дифференциацией морфологических признаков в эволюции лососевых рыб можно отметить параллельное формирование некоторых морфологических особенностей. Выше уже рассматривалась

независимая в разных подсемействах утрата гипэтомиды. Процессы параллельной редукции в разных стволах лососевых можно проследить 0 для других предковых признаков — отростков сфенотикума, нижнечелюстной и межчелюстной костей, зубов на базибранхиале. Кроме параллельной редукции предковых особенностей в эволюции лососевых рыб наблюдалось также конвергентное возникновение сходных морфологических новообразований. Так, у ленков и представителей балканского рода *Salmathymus*, относящихся к разным трибам, происходило независимое уменьшение относительных размеров верхнечелюстной и нижнечелюстной костей, а также сдвиг в ростральном направлении места приращения нижней челюсти. В главе 2 достаточно подробно рассмотрена гипотеза о конвергентном возникновении в подсемействах *Salmoninae* и *Oncorhynchinae* продольного ряда зубов на рукоятке сошника. Отметим также параллельное у разных видов лососевых рыб выпрямление и грацилизацию верхнечелюстной кости, изменение числа жаберных тычинок и пилорических придатков. Указанные случаи конвергентного возникновения морфологических новообразований у лососевых обусловлены, на наш взгляд, необходимостью выработки сходных адаптации (связанных, как правило, с особенностями питания) при ограниченной возможности конструктивных решений.

В целом в эволюции лососевых рыб процессы морфологической дифференциации признаков заметно превалируют над параллелизмами. Поэтому детальное сравнение форм по большому числу признаков, сопровождаемое соответствующими интегральными количественными оценками, позволяет достаточно надежно выявить большинство случаев морфологических параллелизмов.

Величину морфологической продвинутости различных форм можно оценить по количеству новообразований, возникших в ходе филогенеза, т.е. по числу апоморфных признаков у данного таксона. Отметим, что следует различать понятия продвинутый и специализированный таксон. В первом случае для оценок мы используем кладисткий анализ признаков, учитывая отдельно предковые (плезиоморфные) и производные (апоморфные) состояния. На этой основе мы устанавливаем "вертикальное" сходство форм и определяем как продвинутые, так и архаичные таксоны. Во втором случае мы проводим фенетический анализ признаков, не разделяя их состояния на предковые и производные. Этот подход позволяет установить только "горизонтальное" сходство форм и на этой основе определить степень отклонения (специализации) таксона от некоторой генерализованной (реальной или гипотетической) формы. Необходимость разграничения указанных понятий можно проиллюстрировать на простом примере. Как известно (см главу 3), головка супраэтомиды у пяти видов тихоокеанских лососей в той или иной степени редуцирована и только у сими Достаточно хорошо выражена, т.е. сохраняет архаичное состояние, характерное для общего предка тихоокеанских лососей и форелей. Таким образом, с позиций кладизма, сима будет архаичным таксоном, а остальные пять видов тихоокеанских лососей - продвинутыми. Однако с позиций фенетики, именно симу следует считать специализированным

таксоном (если судить только по признакам супраэтноиды), а остальные виды тихоокеанских лососей - более генерализованными формами. По-видимому, именно смешением понятий "архаичный" и "генерализованный" можно объяснить неверную, на наш взгляд, оценку полярности некоторых морфологических признаков в работах ряда исследователей (Дорофеева и др., 1980; Дорофеева, 1985).

Возвращаясь к вопросу о степени морфологической продвинутости лососевых рыб можно заключить, что среди высших таксонов наименее продвинуто сем. *Parahuchoninae*, а наиболее - подсем. *Oncorhynchinae* (особенно сильно - тихоокеанские лососи). Представители подсем. *Salmoninae* занимают в целом промежуточное положение между указанными полюсами. Это обусловлено тем, что триба *Huchonini* в морфологическом отношении продвинута почти в той же степени, что и тихоокеанские лососи, тогда как большинство представителей трибы *Salmonini* отличаются сравнительно низкой морфологической продвинутостью (см. главу 2). Заметим, что морфологически наиболее продвинутые таксоны - виды рода *Oncorhynchus* и трибы *Huchonini* - являются одновременно и максимально специализированными в экологическом отношении формами: тихоокеанские лососи освоили морские экосистемы, а ленки и таймени, напротив, полностью утратили связь с океаном и живут исключительно в пресных водах, особенно процветая в крупных реках Сибири. Анализ филограммы высших таксонов лососевых рыб (см. рис. 2.20 в главе 2) в экологическом аспекте позволяет заключить, что наиболее архаичные формы - дальневосточные таймени, многие виды гольцов и европейских лососей - связаны с морем и пресными водами примерно в равной степени. Если считать данную экологическую особенность предковой чертой, характерной для всех лососевых рыб, можно сделать вывод о том, что наиболее высокие, чем у других таксонов лососевых, темпы морфологических преобразований подсем. *Oncorhynchinae* и трибы *Huchonini* были обусловлены существенными по масштабу (хотя и разными по направлению) изменениями адаптивных зон, произошедшими, видимо, на ранних этапах эволюции семейства. Данный вывод противоречит ранее высказанной гипотезе (Norden, 1961; Дорофеева, 1977, 1989; Holcik, 1982a), что прогрессивная эволюция лососевых рыб была направлена от облигатно пресноводных форм (ленки, таймени) к таксонам, тесно связанным с морем (тихоокеанские и благородные лососи).

Различия в степени морфологической продвинутости видов тихоокеанских лососей и гольцов (см. главы 3 и 4) менее масштабны, чем у высших таксонов лососевых рыб. Характерно, что морфологическая продвинутость гольцов, как показано в разделе 4.3, практически не определяется теснотой связи видов с морем; среди продвинутых форм имеются как проходные (мальма, белый голец), так и облигатно пресноводные (гольцы Шмидта и длинноголовый). Наиболее архаичные в морфологическом отношении виды гольцов (озерная, американская и боганидская палии, арктический голец) концентрируются в бассейне Арктики, тогда как наиболее продвинутые - в бассейне Пацифики. Эти факты дают основание предположить, что прогрессивная эволюция

гольцов была обусловлена их проникновением из Арктики в Пацифику (а не в противоположном направлении, как полагает Е.А. Дорофеева (1989)), что сопровождалось довольно резким изменением их биотического окружения в пресных водах. Напомним, что Г.У. Линдберг (1972) подчеркивал поразительную бедность пресноводных ихтиоценов в северной части Тихоокеанского бассейна.

Рассматривая главные направления экологической эволюции лососевых рыб, отметим также, что в пределах трибы Salmonini переход от проходного-морского к облигатно пресноводному образу жизни происходил независимо при формировании многих видов европейских лососей и гольцов. Необходимо отметить, что параллелизмы играют гораздо более заметную роль в эволюции экологических особенностей, чем морфологических признаков. Это обстоятельство затрудняет построение "морфобиологической" классификации лососевых рыб в понимании К.А. Юдина (см. раздел 1.1). В трофологическом отношении большинство представителей архаичных таксонов лососевых являются неспециализированными хищниками. В разных филетических линиях трибы Salmonini при формообразовании возникала параллельная специализация к нише облигатных бентофагов, планктофагов или хищников. Нерест у архаичных таксонов всех трех подсемейств лососевых рыб - дальневосточных тайменей, тихоокеанских форелей и некоторых гольцов, а также у сибирских тайменей и ленков происходит весной. Однако в филогенезе тихоокеанских лососей произошел сдвиг сроков нереста с весны на лето. У большинства представителей трибы Salmonini сроки нереста также сдвинулись на позднее лето и осень. Изменение сроков нереста сопровождалось в обоих стволах резким увеличением длительности эмбрионального развития (Павлов, 1989). Кроме того, в эволюции всех филумов лососевых рыб прослеживаются параллельные тенденции к смене репродуктивной стратегии с так называемого (MacArthur, Wilson, 1967; Пианка, 1981) К-типа на г-тип. Действительно, наиболее архаичный из ныне живущих таксонов семейства - дальневосточный таймень - отличается сравнительно большими размерами тела (длина более 2 м, масса - более 80 кг), высокой продолжительностью жизни (несколько десятков лет) и сравнительно поздним возрастом полового созревания (Holcik, 1982a). Эти же особенности сохранили и сибирские таймени. Однако у более продвинутых в филогенетическом отношении ленков, а также у всех представителей трибы Salmonini и подсем. Oncorhynchinae произошло резкое уменьшение размеров тела, продолжительности жизни и сроков достижения репродуктивного возраста. Аналогичная тенденция, но с меньшим масштабом изменений, наблюдается в филогенезе Тихоокеанских лососей: наиболее продвинутый вид - горбуша - является типичным представителем г-стратегии выживания. Согласно Э. Пианке (1981), виды, использующие К-стратегию, обычно обитают⁸ в условиях менее изменчивого климата и более острой межвидовой Конкуренции за ресурсы, чем виды с г-стратегией. Таким образом. Рыб были климатические изменения среды обитания и межви-

© М.К. Глубоковский

довая конкуренция в ихтиоценах, приводившие к диверсификации экологических ниш.

Из генетических признаков у лососевых рыб наиболее полно изучены основные параметры кариотипа - число хромосом и хромосомных плеч, метацентрических и акроцентрических хромосом. Как следует из материалов раздела 2.2, лососевые по трем основным признакам кариотипа (при довольно стабильном числе хромосомных плеч) достаточно рельефно дифференцируются на две группы. Одна из них включает представителей подсемейств *Parahuchoninae* и *Oncorhynchinae* (2n обычно около 60, А больше, чем М), другая - представителей подсем. *Salmoninae* (2n обычно около 80-84, М больше, чем А). Таким образом, кариологическая дифференциация лососевых рыб лишь частично совпадает с морфологической и экологической. Мы полагаем (Глубоковский, 1984), что подобные контрасты в эволюционной дифференциации признаков разного качества обусловлены не только методическими артефактами, но также реальными различиями факторов и механизмов диверсификации фенотипических структур, принадлежащим разным уровням биологической организации (молекулярному, клеточному, органному, организменному). Известно, что эволюция кариотипов подчиняется внутренней системе ограничений, обуславливающей существование кариологического ортогенеза (White, 1973). Кариологический ортогенез в определенном направлении предполагался и у лососевых рыб, а именно: строгая направленность робертсоновских перестроек в сторону хромосомных слияний (Викторовский, 1978). Если принять эту гипотезу, то наиболее архаичными в кариологическом отношении являются представители трибы *Salmonini*. Однако некоторые авторы высказывают обоснованные, на наш взгляд, сомнения в строгой однонаправленности робертсовского процесса у лососевых (Черненко, 1978; Васильев, 1985). Поэтому вопрос о масштабах контрастов в эволюции кариологических и морфологических признаков остается пока открытым.

Теперь рассмотрим проблему взаимосвязей между микроэволюционными процессами и видообразованием, которая является ключевой для понимания механизмов дивергенции лососевых рыб. Как известно (Habbe, 1986), для описания последовательных стадий микроэволюционной дифференциации организмов в настоящее время используют достаточно детальную терминологию: популяция, подвид, полувид, паравид, алловид, надвид, супервид и др. При этом исходят из представления об однонаправленном и "нарастающем" характере микроэволюционной дифференциации, которая в итоге приводит к видообразованию. Однако микроэволюционные процессы у лососевых рыб, на наш взгляд, не укладываются в эту простую схему. При изучении особенностей внутривидовой изменчивости лососевых (см. главу 5) установлены два независимых направления дифференциации-популяционное и эпигенетическое.

Популяционная дифференциация обусловлена известными факторами популяционно-генетической динамики (естественным отбором-миграциями и дрейфом генов, системой скрещивания) и имеет ха-

ракторное время перестроек популяционной организации, значительно превышающее среднюю продолжительность жизни особей. Особенности популяционной дифференциации могут существенно различаться даже у близкородственных видов (наглядный пример - нерка и горбуша), что вызвано различиями вкладов каждого из названных выше факторов популяционно-генетической динамики. Возникновение каждой новой популяции с позиций генетики - событие уникальное.

Эпигенетическая дифференциация обусловлена существованием внутри вида нескольких качественно различающихся онтогенетических программ (эпигенетических креодов), каждая из которых приводит особь к половозрелому состоянию. Следствием этого является возникновение дискретных внутривидовых группировок, различающихся морфологическими, физиологическими, экологическими и этологическими особенностями, т.е. дискретных адаптивных норм в понимании И.И. Шмальгаузена (1968). Эпигенетическая дифференциация лососевых рыб, как показано в разделе 5.3, обусловлена тремя факторами: онтогенетическим, биотопическим, темпоральным. Механизм переключения онтогенетических программ у лососевых пока недостаточно ясен. Можно полагать, что большую роль здесь играют как эндогенные (переключения генов-регуляторов), так и экзогенные (изменения среды обитания) механизмы. Однако несомненно, что перечисленные выше факторы популяционно-генетической динамики не имеют в данном случае существенного значения: беспрепятственный поток генов и однонаправленный отбор не размывают границ дискретных эпигенетических групп. Перестройки эпигенетической структуры имеют характерное время, сопоставимое со средней продолжительностью жизни особи, что обеспечивает сравнительно быстрое изменение адаптивного облика популяции в рамках видоспецифичного диапазона морфобиологической толерантности.

Таким образом, популяционная и эпигенетическая дифференциация являются принципиально различными (по движущим силам, направлениям, механизмам и характерному времени протекания процессов) путями микроэволюции лососевых рыб. Это определяет двойственный характер взаимосвязей микроэволюции и видообразования. С одной стороны, имеется популяционная дифференциация, которая при определенных условиях, как известно, может привести к уникальному событию - видообразованию. С другой стороны, происходит эпигенетическая дифференциация, приводящая к политопному и полихронному, в рамках одного вида, возникновению гомологичных дискретных группировок. Эти группировки, как правило, объединены потоком генов в конспецифичных популяциях. Безусловно, известны случаи, когда популяции лососевых рыб состоят из одной эпигенетической группы, например, неотенических производителей. Однако большинство популяций в этом отношении поливалентно. Так как микроэволюционная Дифференциация лососевых рыб происходит в двух независимых Направлениях, мы приходим к выводу о необходимости использования Двух автономных систем внутривидовых категорий: одной - для Популяционных группировок, второй - для эпигенетических. Заметим,

что терминология для описания эпигенетических группировок в настоящее время разработана очень слабо и совершенно не унифицирована.

Поскольку формирование новых видов является каждый раз уникальным событием, которое сопровождается генетической изоляцией форм, мы полагаем, что в силу своего генезиса эпигенетические группировки не могут быть основой для видообразования. Видимо, их роль ограничивается обеспечиванием быстрого адаптиогенеза на внутривидовом уровне. Данная позиция противоречит точке зрения Б.М. Медникова (1987), который считает, что эпигенетические группировки (по терминологии автора - "дискретные адаптивные нормы") играют ключевую роль в видообразовании, в том числе - симпатрическом. К.А Савваитова (1985, 1989) также предполагает, что симпатрическая дивергенция внутривидовых экологических форм гольцов (в нашем понимании — эпигенетических группировок) может привести к формированию нового вида.

В настоящее время различают несколько способов видообразования (Майр, 1968; Bush, 1975; Старобогатов, 1985). Однако всегда, согласно представлениям популяционной генетики, первым необходимым шагом при возникновении новых видов служит строгое ограничение обмена генов между дивергирующими популяциями (Dobzhansky, 1970). По классической схеме такое ограничение осуществляется путем географической изоляции (Майр, 1968; Левонтин, 1978). Под действием разнонаправленного естественного отбора между географически изолированными популяциями за длительный срок накапливаются генетические различия, сопровождаемые экологической и морфологической дивергенцией. Предполагают, что в случае симпатрического видообразования дивергенция форм происходит в одной локальности без географической изоляции популяций. Рассмотрим возможные механизмы видообразования на примере тихоокеанских лососей - группы, таксономический состав которой не вызывает дискуссий, а экология хорошо изучена.

В настоящее время между внутривидовыми группировками тихоокеанских лососей существует несколько форм репродуктивной изоляции, которая поддерживается географическими барьерами, хомингом и некоторыми другими факторами. Нерка, сима и кижуч - виды с длительным пресноводным периодом жизни - формируют в пределах своих ареалов чисто пресноводные, озерные популяции, которые зачастую полностью отделены от других популяций вида географической преградой (Крохин, Крогиус, 1936; Берг, 19486, Двинин, 1949, Ricker, 1940. 1972; Nikita, 1962; Scott, Crossman, 1973). Если проходные лососи все же заходят в водоемы, где обитают пресноводные популяции этих видов, то они обычно нерестятся на других нерестилищах и в другое время (Ricker, 1940, 1959, 1972)

Для большинства видов тихоокеанских лососей, как и для остальных лососевых, характерен достаточно строгий возврат потомков к местам нереста их родителей - хоминг. Благодаря этой особенности соседние субпопуляции нерки в рамках одного локального стаД^а

обмениваются не более чем 15% особей, в среднем 4-5% (см. раздел 5.1). Обмен производителями между разными изолятами одного вида, очевидно, еще более затруднен и по некоторым оценкам составляет всего доли процента (Коновалов, 1980). Популяции горбуши существуют в виде двух смежных неперекрывающихся в репродуктивный период поколений, которые приурочены к четным и нечетным годам. Эта форма репродуктивной изоляции возникла благодаря тому, что почти все особи горбуши нерестятся и погибают на втором году жизни. У нерки, имеющей по сравнению с горбушей более сложную возрастную структуру репродуктивного стада, обмен производителями между смежными поколениями также ограничен и составляет несколько более 20% (Крогиус. 1975, 1978). Существующие в рамках одного водоема разные темпоральные популяции нерки и чавычи нерестятся в разные сроки и в различных биотопах (Смирнов, 1975), что также указывает на репродуктивную обособленность между ними.

Все виды тихоокеанских лососей, за исключением сими, широко распространены в северной части Тихого океана (до п-ова Корея, и Калифорнии на юге) и в восточном секторе Арктики (до рек Лена и Маккензи) (Dymond, Vladikov, 1934. Берг, 1948а; Scott, Crossman. 1973). Районы обитания стад одного вида весьма различаются по лимитирующим лососей абиотическим и биотическим особенностям (Андриевская, 1966; Бирман, 1967. Леванидов, 1979, 1981) Эти обстоятельства предполагают, что разные популяции вида подвергаются воздействию естественного отбора в существенно различных направлениях. И действительно, исследования электрофоретической подвижности белков продемонстрировали значительные генетические различия между разными географическими изолятами одного вида тихоокеанских лососей (Алтухов, 1974, 1977; Кирпичников, 1979; Allendorf, Utter, 1979; Utter et al., 1980). а также между смежными поколениями горбуши (см раздел 5.2). Статистически существенные генетические различия наблюдаются между субпопуляциями внутри одного локального стада (Алтухов и др., 1975а, б) и между смежными поколениями нерки (Кирпичников. 1977. 1990), репродуктивная обособленность которых сравнительно низка.

Таким образом, эффективная репродуктивная изоляция, а также длительное (возможно, еще со времени формирования видов) и разнонаправленное действие естественного отбора привели к заметной дивергенции внутривидовых группировок тихоокеанских лососей. Тем не менее все виды тихоокеанских лососей, за исключением сими (Behnke et al. 1962), таксономически монолитны и, несмотря на широкое географическое распространение, не имеют подвидов. Предположения о возможном подвидовом ранге анадырской кеты (Куликова, 1972; Смирнов, 1975) не подтвердились при более тщательных исследованиях (Горшков, 1979а; Черешнев, 1980). Аналогичные выводы были сделаны относительно подвидового ранга озерной нерки-кокани (Nelson, 1968; McPhail, Lindsey, 1978; Ricker. 1972). Морфологические различия между сезонными расами лососей также невелики - они не превышают различий между географически удаленными стадами (Чер-

навин, 1918; Берг, 1948а, 1953; Vladykov, 1962; Горшков, 1979а; Черешнев, 1980). Неразумно также рассматривать смежные поколения горбуши как самостоятельные виды, что обсуждалось в главе 6. Таксоны, сформированные из смежных поколений, рас и стад лососей не будут различаться стойкими во времени и единообразными по всему ареалу биоморфологическими особенностями, как у видов рода *Oncorhynchus*. Следовательно, подобная классификация не будет прогностичной.

Репродуктивная изоляция между внутривидовыми группировками тихоокеанских лососей не может считаться продуктом их дивергенции, так как существует благодаря хомингу, который изначально был характерен для всех лососевых. В связи с этим расы, стада и темпоральные популяции лососей, в противоположность биологическим видам, в случае нарушения существующей между ними в настоящее время репродуктивной обособленности будут полностью интергратированы. Поэтому их выделение в качестве самостоятельных таксонов представляется неоправданным. Таким образом репродуктивная изоляция и разнонаправленное длительное действие естественного отбора еще не могут служить достаточными условиями для видообразования у тихоокеанских лососей. К сходным выводам пришел ранее Ф. Нив (Neave, 1958). Это заключение в известной мере перекликается с идеями Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), Ю.П. Алтухова и Ю.Г. Рычкова (1970, 1972) о том, что условия образования внутривидовых структурных компонентов принципиально отличаются от видообразования. В этой связи заметим, что особенности биологии видов тихоокеанских лососей - обычно сильно выраженный хоминг, различия сезонных рас по срокам и биотопам нереста, исключительно прекопуляционные изолирующие барьеры - казалось бы, служат идеальными предпосылками, которые достаточны для завершения внутривидовой дифференциации и симпатричного формирования новых видов (Bush, 1975; Горшков и др., 1985; Riget et al., 1986). Однако симпатричное видообразование в настоящее время у тихоокеанских лососей не отмечено и поэтому вряд ли происходило в прошлом. Скорее всего, такой путь видообразования вообще не свойствен лососевым (Викторовский, 1978; Глубоковский, 1979).

Согласно другой схеме видообразования - стасипатрической модели М. Уайта (White, 1968), дивергенция форм может происходить на основе посткопуляционной репродуктивной изоляции, которая возникает благодаря хромосомным перестройкам, закрепляющим разные генные порядки у отдельных популяций без их географической изоляции в границах ареала предкового вида. Однако, по данным И. Голда (Gold, 1979), эволюция хромосом лососей не всегда приводит к видообразованию, и, наоборот, видообразование у них не всегда сопровождается видимыми хромосомными перестройками. Более того, эксперименты по межвидовой гибридизации тихоокеанских лососей (Hubbs, 1961) опровергают мнение, что хромосомные различия могут служить в данном случае надежным посткопуляционным изолирующим барьером.

Так, горбуша и кета среди других видов рода максимально различаются по структуре кариотипа (Simon, 1963; Викторковский, 1978; Васильев, 1979, 1985). В то же время в эксперименте горбуша и кета легко скрещиваются и дают жизнеспособных гибридных производителей, тогда как развитие гибридов между другими видами рода происходит гораздо менее успешно (Foerster, 1935; Aim, 1955; Terao, Havashinaka, 1961; Смирнов, 1969). Эти факты свидетельствуют в пользу точки зрения Н.Н. Николюкина (1972), согласно которой успешность гибридизации зависит, как правило, от степени родства скрещиваемых форм. Таким образом, стасипатрическая модель М. Уайта, видимо, не может объяснить начальные этапы видообразования тихоокеанских лососей.

Для понимания возможных путей возникновения видов тихоокеанских лососей весьма перспективной представляется гипотеза Г. Карсона (Carson, 1970, 1971, 1973, 1975). Этот исследователь связывает видообразование с быстрой и кардинальной перестройкой генного пула - генетической революцией, которая происходит благодаря рекомбинации предкового генетического материала. Генетическая революция может приводить или не приводить к радикальным перестройкам структурных генов (и соответственно, к появлению новых особенностей), но всегда ее побочным продуктом будет выработка случайных изолирующих барьеров между популяциями. Необходимыми и достаточными, без учета стохастической компоненты, условиями генетической революции служат строгое ограничение потока генов, эффект основателя, интенсивные генетико-автоматические процессы и ослабление воздействия естественного отбора по традиционным направлениям. Возникновение репродуктивных барьеров и приспособление к другой экологической нише у нового вида, согласно Г. Карсону, происходит очень быстро - всего за несколько десятков поколений. Тогда как окончательная адаптивная дивергенция и совершенствование репродуктивной изоляции происходят в результате длительной совместной филетической эволюции уже после вторичного контакта нового и старого видов. По мнению Г. Карсона, популяционно-генетические предпосылки для видообразования возникают в тех случаях, когда реализуется последовательная цепь циклов, каждый из которых включает изоляцию небольшого числа особей в новых районах, последующее увеличение их численности и новую экспансию в следующих поколениях. Эффективность такого механизма видообразования продемонстрирована экспериментально, когда за 50-60 поколений у *Drosophila* была выработана прекопуляционная изоляция популяций (Powell, 1978).

На наш взгляд, аналогичные по генетическим последствиям преобразования популяции лососевых могли происходить во время кардинальных изменений климата и уровней водоемов, отмечаемых в плейстоцене. Резкие трансформации косной среды обитания разрушали исторически сложившиеся биоценотические связи и вызывали быструю Перестройку экосистем. Такие экосистемные катастрофы, несомненно, Страгивали и популяции лососей. В частности, они, скорее всего,

вызывали целый ряд популяционно-генетических преобразований в границах ареала ранее единого предкового вида:

- нарушали сложившуюся сеть репродуктивных отношений, что способствовало полной изоляции отдельных популяций:

- изменяли направления и интенсивность воздействия естественного отбора, что в ряде случаев могло сопровождаться его ослаблением по традиционным направлениям;

- изменяли направления и интенсивность миграций, что способствовало реализации эффекта основателя;

- значительно снижали численность многих популяций, что существенно усиливало дрейф генов.

Таким образом, именно в данные периоды одновременно возникали все необходимые и достаточные, по Г. Карсону, генетические условия для видообразования. Если трансформации косной среды носили глобальный характер (оледенения, регрессии океана), то подобным преобразованиям подвергались сразу многие популяции вида. Это во много раз повышало вероятность успешного видообразования. Неудивительно, что периоды глобальных катастрофических перестроек биогеоценозов сопровождались интенсивным формообразованием во всех группах организмов, в том числе у гидробионтов (Линдберг, 1972, 1976; Голиков, 1976; Юрцев, 1976; Красилов, 1977; Жерихин, 1979). Ведущую роль перестроек экосистем в видообразовании отмечал Я.И. Старобогатов (1985).

Предложенная модель видообразования позволяет по-новому взглянуть на возникновение некоторых черт тихоокеанских лососей. Известно, что виды рода *Oncorhynchus* отличаются друг от друга рядом особенностей экологии, брачного наряда, краниологии, кариологии и биохимии, которые весьма стабильны по всему ареалу. Каждый из таких видовых маркеров, рассмотренный в отдельности, как правило, может встречаться у некоторых других видов рода. Однако сама комбинация маркеров весьма специфична и создает неповторимую картину для каждого вида (см. главу 3). Можно полагать, что большинство комбинативных видоспецифичных черт сформировалось именно в периоды генетической революции на раннем этапе возникновения видов. Однако среди таких черт разные компоненты фенотипа, скорее всего, формировались под воздействием различных факторов. Так, видоспецифические особенности биологии, видимо возникли благодаря действию естественного отбора, который сдвигал адаптивную норму предковой популяции в сторону максимального соответствия природным условиям, существовавшим в то время в районе возникновения вида. Видоспецифичные мономорфные белки, кариологические и краниологические особенности могли возникнуть на основе принципиально другого типа отбора, который действовал в сторону улучшения функциональной совместимости генных комплексов (Майр, 1974). Видоспецифичный брачный наряд мог сложиться как побочный продукт рекомбинации предковых генных блоков. Случайно возникший брачный наряд и был, вероятно, первоначальным и единственным репродуктивным барьером, который эффективно препят-

ствовал потоку генов между неовидами при их вторичном контакте и тем самым сыграл решающую роль в сохранении уникальных видовых адаптации и дальнейшей дивергенции видов тихоокеанских лососей. К такому же выводу пришел ранее Ф. Нив (Neave, 1958). Что касается различия между видами в биотопах нереста и летальных нарушений, которые возникают при развитии межвидовых гибридов (Смирнов, 1969, 1975), то эти репродуктивные барьеры возникли, скорее всего, уже после вторичного контакта неовидов как результат их взаимной адаптации и последующей дивергенции. Именно поэтому данные особенности весьма различаются у разных стад одного вида по ареалу. Весьма возможно, что и другие известные черты, которые различают внутривидовые группировки тихоокеанских лососей - особенности биологии и морфологии, частоты аллелей некоторых белковых локусов, представляют собой продукты более поздней адаптивной дивергенции, происходившей уже после контакта неовидов. Поскольку число и состав близкородственных видов-конкурентов, а также биоценотическая обстановка могли существенно различаться в разных районах вторичного контакта, адаптивная дивергенция нового вида лососей по таким особенностям шла в различных направлениях и разными темпами.

Опираясь на результаты филогенетических и классификационных исследований лососевых рыб и привлекая разработанные нами гипотезы об особенностях дифференциации их признаков и наиболее вероятных механизмах дивергенции, можно приступить к разработке эволюционного сценария, описывающего возникновение и расселение таксонов во времени, т.е. пути адаптиогенеза данной группы рыб.

Палеонтологические данные о лососевых рыбах весьма фрагментарны. Древнейшие ископаемые остатки лососей ныне вымершего рода *Eosalmo* известны из среднего эоцена Британской Колумбии (Wilson, 1977). Сравнительно недавно Е.К. Сычевская (1986) обнаружила хорошо сохранившихся ископаемых рода *Eo.salmo* из среднего эоцена Камчатки. Анализ фотографий скелетов рыб из цитированных выше источников приводит нас к выводу, что род *Eosalmo* наиболее близок к филетической линии подсем. *Oncorhynchinae*, а именно к современному роду *Parasalmo*. На это указывают важные диагностические признаки: сравнительно большие посторбитальные кости, соприкасающиеся с предкрышкой, верхняя лопасть которой удлиненная, а нижняя - укороченная; число лучей в анальном плавнике 15-17. Таким образом, принимая во внимание схему филогенеза (см. рис. 2.20). можно заключить, что уже в Палеогене, около 45 млн. лет назад, если использовать абсолютные датировки (Subdivision..., 1982), произошло обособление главных филумов лососевых рыб, представляющих современные подсемейства *Oncorhynchinae*, *Salmoninae*, *Parahuchoninae*. К сожалению, ископаемые остатки эоценового возраста Двух последних подсемейств пока не обнаружены. Только в верхнем олигоцене Приморья Е.К. Сычевская (1986) обнаружила фрагменты Ископаемого скелета лосося, которые, по мнению автора, относятся к роду *Brachymystax*. Однако данное определение вызывает у нас со-

мнения, поскольку в скелете этой рыбы отсутствуют хвост и передняя часть черепа до середины орбиты, что не позволяет с уверенностью судить о таксономической принадлежности объекта. Из позднего миоцена и раннего плиоцена тихоокеанского побережья Северной Америки были отмечены ископаемые остатки родов *Hucho*, *Salvelinus* и ныне вымершего рода *Smilodonichthus*, который, по мнению исследователей, близок к современному роду *Oncorhynchus* (Uyeno, Miller, 1963; Cavender, Miller, 1972; Smith, 1981). Однако позже было установлено, что все эти ископаемые объекты имеют четвертичный возраст (Allison, 1983). В.И. Владимиров (1946) обнаружил в плиоцене Армении представителя рода *Salmo*, таксономическую принадлежность которого, впрочем, оспаривал Л.С. Берг (19486). Достаточно многочисленные плиоценовые ископаемые остатки лососевых тихоокеанского побережья Северной Америки сближают с родами *Hucho* и *Oncorhynchus* (Kimmel, 1975; Smith, 1975). Достоверные палеонтологические данные по гольцам (озерная паalia) появляются только в середине четвертичного периода в бассейне р. Миссисипи (Миллер, 1969).

Вопреки имеющимся фактическим данным, некоторые палеонтологи считают, что формирование большинства современных родов лососевых рыб произошло в среднем-позднем миоцене (Cavender, 1986) или даже на границе олигоцена и миоцена (Сычевская, 1983). По-видимому, можно согласиться с палентологами лишь в том, что лососевые рыбы возникли в эоцене, в горных областях северной части Тихоокеанского бассейна (Сычевская, 1983; Cavender, 1986). На это достаточно надежно указывают ископаемые остатки, обнаруженные как в Британской Колумбии, так и на Западной Камчатке. Что касается сроков возникновения большинства современных родов, то более обоснованной представляется точка зрения В.Н. Яковлева (1961, 1964), который связывал вспышку фаунистического разнообразия у лососевых рыб с плиоценовым похолоданием климата.

Современное географическое распространение родов лососевых достаточно своеобразно (Dymond, Vladykov, 1934; Берг, 1948; Vaparescu, 1975). В бассейне Тихого океана обитают *Parahucho*, *Parasalmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Cnstivomer*, *Salvethymus*, *Hucho*, *Brachymystax*. но отсутствуют *Salmo* и *Salmothymus*. Последние два рода, а также гольцы и таймени имеются в бассейне Атлантики. В реках Ледовитого океана воспроизводятся представители родов *Salmo*, *Salvelinus*, *Cristivomer*, а также *Oncorhynchus* (последние - только в восточном секторе Арктики). На Североамериканском континенте не встречаются *Parahucho*. *Hucho*, *Brachymystax*, *Salvethymus*, на Евразийском - *Cristivomer*. Ареал тайменей и ленков расположен в основном в Сибири. Наиболее архаичные представители рода *Salvelinus* обитают в Полярном бассейне, а рода *Salmo* - в Понто-Каспийском и Средиземноморском.

Данные по современному распространению лососевых рыб в соединении с концепцией "мобилистской биогеографии" (Nelson, Platnik-1980; Еськов, 1984; McAllister et al., 1986) позволяют определить первичные центры происхождения основных таксонов группы. Се-

мейство лососевых, видимо, возникло на тихоокеанском побережье Палеарктики. Именно здесь в настоящее время обитают наиболее архаичные таксоны двух подсемейств из трех (*Parahucho*, *Parasalmo*) Подсемейства *Parahuchoninae* и *Oncorhynchinae* сформировались в Пацифике, тогда как *Salmoninae* — в бассейнах Арктики и Атлантики. Возникновение родов *Parahucho* и *Oncorhynchus* связано с азиатским побережьем Тихого океана, а *Parasalmo* - с американским побережьем, *Salmo* — с водоемами юго-востока Европы, *Cnstivomer* и *Salvehnnus* - с Арктическим бассейном, *Hucho* и *Brachymystax* - с реками Сибири.

Опираясь на палеоклиматические реконструкции, а также на данные по геологической истории Северного полушария в Кайнозое (Атлас..., 1967; Воронов, 1968; Плейстоцен, 1968, Линдберг, 1972; Зубаков, 1975, 1977; Палеогеография СССР, 1975; Хопкинс, 1976; Ясаманов, 1985; Briggs, 1986) и не претендуя на существенную детализацию событий, можно предложить следующий эволюционный сценарий для лососевых рыб. Семейство *Salmonidae* сформировалось не позднее среднего эоцена, более 45 млн. лет назад в горных областях севера азиатской Пацифики в условиях умеренного (Камчатка) или субтропического (Приморье) климата. Эти рыбы имели морфологические и экологические особенности, близкие к таковым современных *Parahucho*, в частности, одинаково тесную связь как с пресными, так и с морскими водами. В середине эоцена, около 40 млн. лет назад, произошла дивергенция общего предка лососевых рыб на три ствола. Первый, наиболее архаичный, сохранил морфологические и экологические признаки предка, остался в нативном ареале и дал начало представителям подсем. *Parahuchoninae*. Второй филум, основавший подсем. *Oncorhynchinae*, также остался в бассейне Пацифики, но приспособился к кормовым миграциям в открытом океане, тем самым заняв новую адаптивную зону, что стимулировало бурную морфологическую эволюцию. Третий ствол - предок подсем. *Salmoninae* - проник в Атлантику и Арктику, не претерпев существенных морфологических и экологических изменений, но, видимо, пройдя через серию робертсоновских разделений метацентрических хромосом, которые сформировали современный облик основных параметров кариотипа данной группы рыб (2n около 80-84, двуплечих хромосом меньше, чем одноплечих). Расселение лососевых из первичного центра происхождения в бассейн Атлантики могло произойти через океан Тетис, существовавший до раннего миоцена. Скорее всего, дивергенция на три ствола и последующей их филетической эволюции способствовали два фактора. С одной стороны, существенное похолодание климата, которое началось в середине эоцена, и достигло пика в конце эоцена - начале олигоцена. С другой стороны, регрессия Океана, совпадавшая по срокам с похолоданием, которая привела к изоляции морских бассейнов. Вместе с тем адаптивная радиация трех названных филумов лососевых с момента их возникновения и до позднего миоцена, видимо, сдерживалась жесткой конкуренцией со стороны теплолюбивой пресноводной фауны рыб (преимущественно карпообразных), которая

сформировалась в конце Мела и просуществовала по крайней мере до олигоцена.

Следующий цикл дивергенции лососевых рыб подсем. Salmoninae произошел в водоемах Евразии, по нашему мнению, в раннем миоцене. около 18 млн. лет назад, когда океан Тетис сомкнулся в районе Аравийского полуострова, что привело к его разделению на два самостоятельных бассейна: Западный, связанный с Атлантикой, и Восточный, к тому времени уже изолированный от Мирового океана в самостоятельный морской бассейн. В реках северного побережья Восточного Тетиса в это время сформировался предок трибы Nuchonini. Который позже, после исчезновения Восточного Тетиса, занял новую адаптивную зону, приспособившись к облигатно пресноводному образу жизни в крупных реках Сибири, что стимулировало значительную морфологическую эволюцию данного таксона. Впоследствии этот ствол дивергировал на два: 1) архаичных тайменей Hucho, 2) более продвинутых ленков Brachymystax. Эндемичный вид тайменей Hucho bleekeri в бассейне р. Янцзы мы рассматриваем как реликт, сохранившийся с миоценовой эпохи. Расширение ареала тайменей на запад (до бассейнов рек Печора и Дунай) было связано, видимо, с гораздо более поздними перестройками гидрографической сети рек, которые происходили в период плейстоценового кризиса. Расселение тайменей в восточном направлении (до бассейнов рек Индигирка и Амур) - еще более позднее событие, произошедшее не ранее окончания последней регрессии Океана в районе Берингии. В противном случае таймени могли бы проникнуть в Неарктику. Современный ареал ленков на Западе доходит лишь до бассейна р. Обь, что, по-видимому, можно объяснить относительно более поздним возникновением и соответственно более поздним расселением этих рыб в западном направлении. Заметим, что предполагая такое развитие событий во времени, мы не принимаем во внимание находку Е.К. Сычевской (1986) ленков в верхнем олигоцене Камчатки (возраст около 32 млн. лет), поскольку считаем определение таксономической принадлежности данных ископаемых остатков сомнительными. Если правильность выводов Е.К. Сычевской подтвердится, то сроки возникновения трибы Nuchonini придется отодвинуть по крайней мере в олигоцен.

Предок трибы Salmonini мог возникнуть, по нашему мнению, в раннем миоцене в реках северного побережья Западного Тетиса. В настоящее время это - бассейны Понто-Каспия и Средиземноморья. Лососевые рыбы трибы Salmonini, в противоположность представителям трибы Nuchonini, сохранили достаточно примитивные морфологические и экологические черты, в частности, одинаково тесную связь как с пресными, так и с морскими водами. Видимо, уже в плиоцене, в связи с прогрессирующим похолоданием климата, развитием горно-долинных и покровных оледенений, способствующих изоляцией форм, данный филум разделился на два ствола. Более архаичный филум, давший начало европейским благородным лососям, сформировался в нативном ареале. Представители другого филума - гольцы - освоили Ледовитоморский бассейн, а позже (в плейстоцене) проникли в

бассейн Тихого океана, где претерпели значительную морфологическую эволюцию. Заметим, что современные палеонтологи признают, вопреки мнению Л.С. Берга (1949), близость ихтиофауны ледовитоморской и понтокаспийской биографических провинций, а также плейстоценовый возраст дивергенции форм и расселения лососевых в Арктике (Сычевская, 1983. 1986). Можно полагать, что формирование видов "арактической" группы гольцов было обусловлено их изоляцией в периоды четвертичных регрессий Океана в обособленных морских бассейнах. Как известно (Grosvenor, Vosburg, 1971), дно современного Ледовитого океана разделяется подводными хребтами на три изолированных впадины - Западную, Центральную и Восточную. Именно эти впадины во время регрессий могли превращаться в изолированные полярные моря.

В четвертичном периоде гольцы многократно вселялись в бассейн Пацифики, что было возможно во время трансгрессий Океана, когда открывался Берингов пролив. Первым вселенцем был, видимо, общий предок кунджи и *Salvelinus confluentus*, следующим - общий предок мальмы, курильского и белого гольцов, а также эндемиков оз. Кроноцкого. Формирование последней группы тихоокеанских гольцов произошло не позднее начала верхнего плейстоцена, когда сформировалось оз. Кроноцкое (Фролова, 1974) и туда смог проникнуть предок длинноголового гольца (Викторовский, 1978). Вторая волна вселенцев сместила в южном направлении ареалы кунджи и *S. confluentus* - архаичных тихоокеанских гольцов. Возможно, данный случай является одним из немногих примеров у лососевых рыб, подтверждающих теорию "оттесненных реликтов" Гептнера-Дарлингтона (Еськов, 1984). Другим путем проникновения гольцов арктической группы в бассейн Тихого океана был перехват верховьев рек в районе водораздела р. Лены и рек охотоморского побережья материка, обусловленный тектоническими подвижками. Именно таким путем в бассейн р. Охоты проникла нейва. Голец Крогиус и голец оз. Начикинского - камчатские облигатно-пресноводные эндемики, филогенетически близкие к нейве, гольцам Таранца и Черского - могли попасть в озера Камчатки двумя путями. Первый - миграция их общего с нейвой предка по бассейну Палеопенжины, протекавшей по "Охотии", видимо, до конца плиоцена. Второй - через Берингов пролив, в периоды похолодания климата, когда ареал их общего с гольцом Таранца предка смещался на юг до Камчатки. Последний путь расселения представляется нам более вероятным.

Дивергенция родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo*, по нашему мнению, была обусловлена разделением их ареалов прибрежными и горно-Долинным оледенением Якатага, существовавшим практически постоянно в районе залива Аляска с раннего миоцена около 20 млн. лет назад. Что касается видообразования в этой группе лососевых, то здесь руководством для создания эволюционного сценария может служить гипотеза Ф. Нива (Neave, 1958), которая позже была детализирована нами (Глубоковский, Глубоковская, 1981). Согласно гипотезе, современные виды рода *Oncorhynchus* сформировались уже после плиоце-

новой трансгрессии Океана в районе Берингии (датируемой периодом 3,5—2,3 млн. лет назад), когда происходила последняя трансарктическая миграция тихоокеанской фауны в Атлантику (Кафанов, 1982). Дивергенции и видообразованию тихоокеанских лососей способствовали неоднократные плейстоценовые регрессии Океана, когда возникала географическая изоляция Японского, Охотского и Берингова морей, а также разрывы ареалов, возникавшие в периоды похолодания климата и оледенений. Направления адаптационного видообразования видов тихоокеанских лососей, видимо, определялись спецификой физико-географических и биоценологических условий, складывающихся в конкретных рефугиях, в том числе конкурентными отношениями с другими членами пресноводных ихтиоценов

Таким образом, важнейшими факторами эволюции лососевых рыб были разрывы и смещения ареалов, неоднократно возникавшие в Кайнозой вследствие геологических и климатических катастроф, а также резкие перестройки пресноводных экосистем в рефугиумах, вызывавшие изменения в направлении и интенсивности действия естественного отбора, усиление дрейфа генов, нарушение сложившейся системы репродуктивных взаимоотношений в популяциях. Разработанная нами классификационная система лососевых рыб демонстрирует прямую зависимость между рангом таксона и временем его возникновения. Согласно эволюционному сценарию, дивергенция подсемейств *Parahuchoninae*, *Oncorhynchinae* и *Salmoninae* произошла в среднем эоцене. Трибы *Salmonini* и *Huchonini*, а также "большие" роды *Parasalmo* и *Oncorhynchus* (которые, возможно, следовало бы рассматривать как монотипические трибы) возникли, видимо, в начале миоцена. Формирование большинства современных родов и видов лососевых рыб было связано с резким похолоданием в плиоцене, а также с климатическими катастрофами в плейстоцене. Можно полагать, что взаимосвязь таксономического ранга и сроков дивергенции форм является показателем определенной прогностической ценности предлагаемой классификации

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Критический анализ современных течений в биологической классификации показывает возможность соединения наиболее важных положений эволюционной систематики с формализованными методами фенетики и кладизма. На этой основе разработана схема эволюционных исследований лососевых рыб, состоящая из пяти этапов: 1) создание полноценного описания объектов по комплексам морфологических и генетических признаков; 2) построение фенограммы для оценки анагенетической компоненты сходства; 3) кладисткий анализ для выявления последовательности дивергенции форм, 4) построение филограммы, синтезирующей анагенетическую и дивергентную составляющие эволюционной дифференциации объектов; 5) разработка гипотез о факторах, механизмах и направлениях эволюции группы.

Разработаны оригинальные схемы филогении и классификации высших таксонов сем. Salmonidae. Наиболее архаичными формами являются дальневосточные таймени, которые заслуживают выделения в самостоятельный род *Parahucho* и подсем *Parahuchoninae*. После их отделения от ствола общего предка, эволюция лососевых пошла двумя независимыми филумами: аркто-атлантическим (подсем. *Salmoninae*) и тихоокеанским (подсем. *Oncorhynchinae*). Первый из них позже дивергировал на две группы - трибу *Salmonini*, сохранившую примитивные черты и продвинутую трибу *Huchonini*. В рамках наиболее продвинутого подсем. *Oncorhynchinae* тихоокеанских форелей следует выделить в отдельный род *Parasalmo*, поскольку их сближение с близкими лососями рода *Salmo* проводили по конвергентным признакам.

Установлено, что филогенез тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* проходил в три этапа. Первоначально от ствола общего предка отделилась сима, сохранившая архаичные особенности. Позже дивергировали кижуч и чавыча. На третьем этапе возникли наиболее уклонившиеся от предковой формы виды - кета, нерка, горбуша, связанные между собой близким родством. Эволюционная дифференциация генетических, морфологических и экологических признаков происходила синхронно у кижуча, кеты и нерки и асинхронно у симы, чавычи и горбуши. Тихоокеанские лососи - наиболее филогенетически продвинутый и фенотипически обособленный род среди лососевых рыб.

В Голарктике обитает не менее 16 видов гольцов рода *Salvelinus*, из которых 7 имеют проходные-морские экотипы. Нет оснований разделять гольцов на подродовые группы. В филогенезе гольцов прошло три цикла дивергенции. Первоначально в бассейне Ледовитого океана возникли архаичные *S. alpinus*, *S. fontinalis*, *S. boganidae*, *S. namaycush*,

а также *S. leucomaenis* и *S. confluentus*, которые проникли в Пацифику. Позже в восточном секторе Арктики дивергировали *S. czerskii*, *S. tananetzi*. Близкая к ним форма также вселилась в бассейн Тихого океана, где образовала эндемичный вид и подвид. Наиболее молодая и филогенетически продвинутая группа гольцов (*S. malma*, *S. albus*, *S. cingulus* и связанные с ними эндемичные виды) сформировалась в Пацифике.

Популяционная структура вида у горбуши имеет два уровня иерархии. Первый представлен темпорально обособленными популяциями - поколениями четных и нечетных лет. Второй уровень образуют локальные стада, взаимодействующие друг с другом путем обмена мигрантами. Разработана популяционно-биологическая модель - система флуктуирующих стад, согласно которой интенсивность и периодичность потока мигрантов между стадами определяются экологическими факторами и потому флуктуируют из года в год. В силу особенностей ипопуляционной организации локальное стадо горбуши не может служить самостоятельной единицей прогнозирования и промысла.

У лососевых рыб имеется два главных направления микроэволюции - популяционное и эпигенетическое. Первое обусловлено известными факторами эволюционной динамики (естественным отбором, миграциями и дрейфом генов) и имеет характерное время, значительно превышающее сроки жизни особи. Эпигенетическая дифференциация завершается в сроки, сопоставимые с продолжительностью жизни особи, и связана с существованием у каждого вида нескольких качественно различающихся онтогенетических программ, каждая из которых приводит особь к половозрелому состоянию. Популяционная дифференциация при соответствующих условиях вызывает видообразование, тогда как эпигенетическая дифференциация исчерпывается быстрым адаптациогенезом в рамках конспецифичных популяций.

Противопоставление таксономической, популяционно-биологической, эволюционной и экологической концепции вида неоправданно и приводит к разрыву теории и практики систематики. Главным условием интеграции системы вида у лососевых рыб является совместное действие генетических и экосистемных факторов. Отсутствие потока генов между группировками - необходимое, но не достаточное условие для установления видового статуса форм. Другим необходимым критерием является фенотипический hiatus (по простому или комплексному признаку) между этими формами, который отражает экосистемный и эволюционный аспекты дифференциации видов.

Установлены операциональные критерии вида у лососевых рыб. В районах симпатрии форм это критерии репродуктивной изоляции, фенотипической обособленности, разрыва по маркерам изолирующих барьеров. Для аллопатических группировок разработаны следующие критерии: типологический, пороговый популяционный, репродуктивных отношений элементов фенона, филетических взаимоотношений форм. Совместное свидетельство нескольких критериев в пользу видового статуса форм является достаточно надежным указанием, тогда как

использование лишь одного критерия снижает объективность оценки.

Направления и темпы дивергенции морфологических и кариологических структур у лососевых рыб совпадают лишь частично. В морфологической эволюции лососевых, наряду с дивергенцией, наблюдаются параллельная в разных филумах потеря предковых особенностей и конвергентное возникновение сходных новообразований. Выявленные случаи конвергенции обусловлены либо независимой редукцией структур, либо необходимостью выработки сходных адаптаций (связанных обычно с особенностями питания) при ограниченной возможности конструктивных решений. В эволюции лососевых рыб конвергенции по экологическим признакам встречаются чаще, чем по морфологическим особенностям.

Важнейшими факторами эволюции лососевых рыб были разрывы и смещения их ареалов, неоднократно возникавшие в Кайнозое вследствие геологических и климатических катастроф. Эти события одновременно вызывали резкие перестройки пресноводных экосистем в рефугиях, что приводило к изменениям интенсивности и направления действия естественного отбора, усилению дрейфа генов, нарушению сложившейся системы репродуктивных взаимоотношений в популяциях лососевых. Именно в такие периоды возникали необходимые генетические и экосистемные условия для видообразования.

Разработан эволюционный сценарий для лососевых рыб. Семейство *Salmo*idae возникло не позднее среднего эоцена в умеренном климате севера азиатской Пацифики. Дивергенция подсемейств *Parahuchoninae*, *Oncorhynchinae* и *Salmoninae* произошла в среднем эоцене около 40 млн. лет назад. Трибы *Salmonini* и *Huchonini*, а также роды *Parasalmo* и *Oncorhynchus* возникли в начале миоцена. Формирование большинства современных родов и видов лососевых связано с периодами оледенений и колебаний уровня Мирового океана в плио-плейстоцене. Наиболее высокие темпы морфологической эволюции были у подсем. *Oncorhynchinae* и трибы *Huchonini*, что обусловлено их переходом в новые адаптивные зоны.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В А* Сезонные расы проходных рыб / Вопр ихтиологии 1961 Вып 17 С 179-190
- Абрамов В В* Осенняя форма кеты на Камчатке // Докл АН СССР 1948 Т 61 » | С 89-91
- Аиав Ф* Введение в популяционную и эволюционную генетику М Мир 1984 230 с
- Айвазян С А Бежаев С И Староверов О В* Классификация многомерных наблюдении М Статистика 1974 240 с
- Алексеев С С Мина MS* К оценке параллельной изменчивости некоторых морфо-логических признаков лососевидных и ее роли в формировании структуры рода *Brachymystdx (Pallas)* // Морфология и систематика лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1985 С И-18
- Алтухов Ю П* О соотношении моно и полиморфизма микроэволюции рыб // Докл АН СССР 1969 Т 189 №5 С 1115-1117
- Алтухов Ю П* Локальные стада рыб как генетические стабильные популяционные системы // Биохимическая генетика рыб Л Ин т цитологии АН СССР 1973 С 43-53
- Алтухов Ю П* Популяционная генетика рыб М Пищ пром сть 1974 245 с
- Алтухов Ю П* Проблемы популяционно генетической организации вида у рыб // Журн общ биологии 1977 Т 38 №6 С 893 907
- Алтухов Ю П* Генетические процессы в популяциях М Наука 1983 279 с
- Аитухоев К П Пудовкин А И Салменкова Е А Коновалов С М* Стационарность рас пределии частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе суб популяции локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka Walb*) Сообщ 2 Случайный дрейф генов миграция и отбор как факторы стационарности // Генетика 19756 Т 11 №4 С 54-62
- Алтухов Ю П Рынков Ю Г* Популяционные системы и их структурные компоненты Генетическая стабильность и изменчивость // Журн общ биологии 1970 Т 31 № 5 С 507-525
- Алтухов Ю П Рынков Ю Г* Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение//Там же 1972 Т 33 № 3 С 281-300
- Алтухов Ю П Салиенкова Е А Коновалов С М Пудовкин А И* Стационарность рас пределии частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе суб популяций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka Walb*) Сообщ 1 Стабильность стада в поколениях при одновременной изменчивости слагающих их структуру субпопуляции//Генетика 1975а Т 11 №4 С 44-53
- Алтухов Ю П Салменкова Е А Омельненко В Т Ефанов В Н* Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахачино Курильского региона // Биология моря 1983 №2 С 46-51
- Алтухов Ю П Салменкова Е А Омельненко В Т* и др Балансирующий отбор как возможный фактор поддержания единообразия аллельных частот ферментных локусов в популяциях тихоокеанского лосося - горбуши *Oncorhynchus gorbuscu (Walbaum)*//Генетика 1987 Т 23 X° 10 С 1884-1896
- Аитухоев Ю П Салменкова Е А Рябова ГД* и др О числе мономорфных и полиморфных локусов в популяции кеты - одного из тетраплоидных видов тихоокеанских лососей//Там же 1972 Т 8 К» 2 С 251-259
- Анбиндер Е М* Об основном направлении кариологической эволюции лососевых рыб (*Salmoninae*) // Морфология структура популяции и проблемы рационального использования лососевидных рыб Л Наука 1983 С 5-6

- Анбиндер Е М Глубоковский М К Покоши Н В Кариотипы сахалинского тайменя // Биология моря 1982 Н> 4 С 59-60
- Андерсон Т Введение в многомерный статистический анализ М Физматгиз 1963 368 с
- Андреев В Л Классификационные построения в экологии и систематике М Наука 1980 142 с
- Андреев В Л Волобуев В В Фенотипические различия дальневосточных гольцов // Лососевидные рыбы (Морфология систематика и экология) Л ЗИН АН СССР 1976 С 4
- Андреев В Л Решетников Ю С Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaitus* (L) методом многомерного статистического анализа // Вопр ихтиологии 1977 Т 17 вып 5 С 862-878
- Андреев В Л Решетников Ю С Анализ фонетической изменчивости географически отдаленных популяции одного вида // Математические методы в экологии и географии Вчадивосток ДВНЦАН СССР 1978 С 97-109
- Андреевская Л Д Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море // Вопр ихтиологии 1966 Т 6 вып Н38) С 84-90
- Андрияшева М А Селекционно генетическая характеристика маточных стад пеляди различного происхождения // Сб науч тр ГОСНИОРХ 1980 № 153 С 33-44
- Антонов А С Введение // Молекулярные основы геносистематики М Изд во МГУ 1980 С 3-5
- Атлас штолого палеогеографических карт СССР Палеогеновый неогеновый и четвертичные периоды / Под ред А П Виноградова М Недра 1967 Т 4 к 1-32
- Афифи А Эизен С Статистический анализ Подход с использованием ЭВМ М Мир 1982 488 с
- Ахундов А Д Г Медников Б М Об эффекте гипергибридизации нуклеиновых кислот // Молекуляр биология 1976 Т 10 №6 С 1290-1295
- Багрян С Ш О применении методов численной таксономии для разделения двух симпатрических группировок гольца озера Азабачьего // Научи докл высш школы Биол науки 1981 № \ С 107-110
- Барач Г П Значение ручьевой фореты в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи) // Зоол журн 1952 Т 31 №6 С 906-915
- Барсуков В П К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus* // Вопр ихтиологии 1960 Вып 14 С 3-17
- Барсуков В В О виде и видообразовании // Система интеграции вида Вильнюс Ин т зоологии и паразитологии АН ЛитССР 1986 С 162-212
- Баци Н Математика в биологии и медицине М Мир 1970 326 с
- Берг Л С Рыбы бассейна Амура СПб 1909 270 с
- Берг Л С Рыбы пресных вод Российской империи М 1916 563 с
- Берг Л С Номогенез или эволюция на основе закономерностей Пг Госиздат 1922 306 с
- Берг Л С Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран Л Всесоюз ин т озер и реч рыб хоз ва 1932 Т 1 543 с
- Берг Л С Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв АН СССР Мат естеств отд ние 1934 № 5 С 711-732
- Берг Л С Карликовые самцы у рыб // Природа 1937 №8 С 96-100
- Берг Л С Система рыбообразных и рыб ныне живущих и ископаемых // Тр ЗИН АН СССР 1940 Т 5 №2 С 87-517
- Берг Л С Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран М Л Изд во АН СССР 1948 Ч 1 467 с
- Берг Л С О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти академика С А Зернова Л Изд во АН СССР 1948а С 159-172
- Берг Л С Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран М Л Изд во АН СССР 1949 Ч 3 С 935-1381
- Берг Л С Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии М Л Изд во АН СССР 1953 С 242-260
- Берг Л С Система рыбообразных и рыб ныне живущих и ископаемых М Л Изд во АН СССР 1956 286 с
- Берг Л С Труды по теории эволюции 1922 1930 Л Наука 1977 387 с

- Бирман И Б* Закономерности распределения тихоокеанских лососей в море и влияние факторов морской среды на их численность // Аннотация научных работ по исследованию сырьевой базы рыбной промышленности Дальнего Востока в 1959—1962 гг Владивосток Дальневосток кн изд во 1965 С 46-48
- Бирман И Б* межвидовых отношениях тихоокеанских лососей в море // Изв ТИНРО 1967 Т 57 С 2-24
- Бирчин И Б* К основам прогнозирования запасов горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Оценка запасов промысловых рыб и прогнозирование уловов М Наука 1980 С 25-33
- Бирман И Б* Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных тососей (*Salmonidae*) // Вопр ихтиологии 1981 Т 21 вып 1 С 37—48
- Бирман И Б* Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей М Агропромиздат 1985 208 с
- Бор Н* Атомная физика и чечовеческое познание М Изд во иностр лит 1961
- Борисовен Е Э* Дискриминантный анализ проходных гольцов рода *Salvelinus* v *Salmomdae*) Чукотки // Вопр ихтиологии 1982 Т 22 вып 3 С 365-373
- Борхсениус С Н Чернов В М* Семейство повторяющихся последовательностей нуклеотидов (*Sau* ЗА семейство) в геномах двух форм тихоокеанского лососа *Oncorhynchus ntrka* // Молекуляр биология 1988 Т 22 X» 2 С 439^445
- Броневский А М* Механизмы перестройки структуры популяции v лососевых рыб (на примере кунджи) Автореф дис канд биол наук Вчадивосток 1985 24 с
- Бугаев В Ф* К вопросу о дифференциации субизолятов крастои в бассейне озера Курильского // Исследования по биолог ии рыб и промысловой океанографии Вчадивосток ТИНРО 1976 Вып 7 С 88-102
- Бугаев В Ф* Об использовании структуры зон сбпженных склеритов на чешуе в качестве критерия для дифференциации локальных группировок нерки *Oncorhynchus neiks* (*Walb*) в бассейне р Камчатки // Вопр ихтиологии 1978 Т 18 вып 5 С 826-836
- Бугисв В Ф* Методика идентификации в уловах прибрежно и речную промысла особен основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (*Walbaum*) р Камчатки // Там же 1986 Т 26 вып 4 С 600-609
- Бунак В В* Род *Ното* его возникновение и последующая эволюция М Наука 1980 328 с
- Буторина Т Е* Динамика паразитофауны разных форм гольцов из бассейна озера Азабачьего // Паразитология 1975 Т 9 № 3 С 237-246
- Бмторина Т Ф* Экологический анализ паразитофунги гольцов (род *Salvelinus*) рек Камчатки и Охоты Автореф дис канд биол наук Баку 1978
- Буторина Т Е Пугачев О Н Хохлов П П* Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода *Salvelinus* тихоокеанского бассейна // Популяционная биология и систематика лососевых Владивосток ДВНЦ АН СССР 1980 С 82-95
- Вавилов Н И* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Тр III Всерос съезда по селекции и семеноводству Саратов 1920 С 41-56
- Вавилов И И* Линнеевский вид как система // Тр по прикл ботанике генетике и селекции 1931 Т 26 вып 3 С 109-134
- Вавилов И И* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Линнеевский вид как система Л Наука 1967 91 с
- Варнавская Н В Варнавский В С Вецлер И И Непоминяцкий К Ю* Особенности пространный веной генетической дифференциации популяции нерки (*Oncorhynchus nerka* *Walbaum*) Начикинской Двухюрточного Дальнего и Ближнего озер (Камчатка) // Генетика 1988а Т 24 № 4 С 723-731
- Варнавская Н В Варнавский В С Сараванский О И* Полиморфизм пероксидазы в некоторых популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* (*Walbaum*) Камчатки // Там же 1988б Т 24 № 10 С 1866-1872
- Варнавский В С Варнавская Н В* Оценка миграции между внутримопуляционными группировками ранненерестующей расы нерки *Oncorhynchus nerka* (*Walbaum*) (Salmoniche) оз Начикинского (Камчатка) // Вопр ихтиологии 1985 Т 25 № 1 С 157-159

- Vacutse ВП* Кариотипы некоторых внутривидовых форм арктического гольца (*Salvelinus alpinus* (L.)) водоемов Камчатки // Там же 1975 Т 15 вып 3 С 417-430
- Васева В П* О политоидии у рыб и некоторые вопросы эволюции кариотипов лососевых (*Salmomidae*) // Журн общ биологии 1978 Т 38 № 3 С 380-392
- Васи гьев В П* Кариотипические различия и изолирующие механизмы в эволюции рыб // Там же 1979 Т 40 » 4 С 623-628
- Васи гьев В П* Эволюционная кариология рыб М Наука 1985 300 с
- Васильев ВП Савватова КА* Иммуногистохимический анализ арктического гольца (*Salvelinus alpinus* (L.)) из бассейна р Камчатки // Биоп науки 1972 № 6 С 19-22
- Васильева ЕД* Популяционный анализ остеологических признаков у гольцов рода *Salvelinus* Автореф дис канд биол н IVK М 1977
- Васильева ЕД* Морфология черепа кунджи *Salvelinus leucornaenis* (*Salmoniformes Sdlmomidae*) из бассейна р Камчатки // Зоол журн 1978а Г 57 N 6 С 877-887
- Васильева ФД* Остеология неивы (р *Sdlvelinus Salmoniformes Sdlmonidae*) озера Корраль бассейн р Охогы // Вести МГУ Гер 16 Биология 1978б N 4 С 3-10
- Ваптыва ЕД* Краниологическая характеристика проходного гольца (род *Sdlvelinus Silmonidae*) полуострова Камчатка // Вопр ихтиологии 1979 Т 19 вып 1(114) С 73-84
- Васильева ЕД* Краниологический анализ юльцов (*Salvelinus Salmoniformes Salmomidae*) полуострова Таймыр // Зоол журн 1980а Т 59 № 3 С 402-412
- Васи теева ЕД* Популяционная изменчивость онтогенетических преобразований черепа у арктического гольца // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных М Наука 1980б С 160-166
- Ваптыва ЕД* Опыт использования остеологических признаков в систематике гольцов рода *Salvelinus (Sdlmoniformes Sdlmomidae)* // Зоол журн 1980в Т 59 № 11 С 1671-1682
- Ваптыва ЕД* Озерный голец *Salvelinus alpinus* Z из бассейна реки Зарубиха (К вопросу о гольцах и палиях Кольского полуострова) // Вопр ихтиологии 1981 Т 21 вып 2(127) С 232-247
- Вергина И А Саввашина КА* Строение пищеварительного тракта представителей ней симпатрических популяций гольцов (род *Salvelinus*) из озера Азабачье (Камчатка) // Там же 1974 Т 14 вып 3 С 467-476
- Викторовский Р М* Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера Автореф дис канд биол наук Владивосток 1975а 30 с
- Викторовский Р М* Хромосомные наборы эндемичных гольцов Кроноцкого озера // Цитология 1975б 1 17 № 4 С 464-466
- Викторовский Р М* Сравнительная кариология эволюция и видообразование у гольцов рода *Sdlvelinus* // Экология и систематика лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1976 С 16-19
- Викторовский Р М* Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера М Наука 1978 110 с
- Викторовский Р М Глубоковский М К* Механизмы и темпы видообразования у гольцов рода *Sdlvelinus (Sdlmonulde Pisces)* // Докл АН СССР 1977 Т 235 № 4 С 946-949
- Викторовский РМ Глубоковский М К Ермоленко Л Н Скопец МБ* [отцы рода *Salvelinus* из озера Эльгныхтын (Центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1981 С 67-78
- Викторовский Р М Макоедов А И Шевчишин А А* Хромосомные наборы ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых // Цитология 1985 1 27 № 6 С 703-709
- Викторовский Р М Бачевская Л Т Ермоленко Л Н* и др Генетическая структура популяции кеты Северо Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока Владивосток ДВО АН СССР 1989 С 66-74
- Владимиров В И* Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // Докл АН АрмССР 1946 Т 4 №4 С 123-128

- В гадыченская Н С Кедрова О С* Молекулярные основы межвидовой гибридизации (на примере рыб семейства осетровых) // Молекулярные основы геносистематики ш ИадвоМІУ 19X0 С 216-234
- Во лобуев В В* Структура популяции проходного гольца (р *Salvelinus*) р Тауи // Гидр, оиологические исследования внутренних водоемов Северо Востока СССР Владц восток ДВНЦАНСССР 1975 С 337 354
- Волубуев В В* Об экологических группировках в популяции неивы *Sdlvelhnus neivj* Ttuанetzoj Кораль бассейн р Охоты//Лососевидные рыбы (Морфология систе матика и эколоі ия) Л ЗИН АН СССР 1976а С 15
- Вочобуев В В* Систематика и экология неивы *Salvelhnus neiva* Tuanetz OJ Уегинского (бассейн р Охоты)//Вопр ихтиологии 19766 Т 16 вып 6(101) С 989-999
- Волоб'се В В* О картиковой форме неивы *Salvelinus neiva* (Salmomfoimes Salmomdде) из оз Коратль (бассейн реки Охоты) // Зоол журн 1977 Т 56 Н> 3 С 405 411
- Волубуев В В* О карликовых ручьевых гольцах рода *Sdlvelhnus* (Nihson) Richardson материкового поосрежья Охотского моря // Систематика и биочогия пресновод пых организмов Северо Востока Азии Владивосток ДВНЦ АН СССР 1978а С 96 111
- Волубуев В В* Структура популяции эколоша и систематика гольцов рода *Salvelhnus* магериковую побережья Охотского моря Авюреф дис канд оиол наук М 19786
- Волубуев В В Васильева ЕД Саванитоаа КА* О систематическом статусе чукотских проходных гольцов рода *Sdlvelhnus*//Вопр ихтиологии 1979 Т 19 вып 3 С 408 418
- Воловик С П* О возможности применения метода морфометрии для определения ло кальных популяции горбуши//Изв ТИНРО 1968 Т 65 С 97-107
- Возыкис РС* Вид как элемент биоты // Система интел'рации вида Ви Ынюс Ин т зоологии и паразитологии АН ЛатвСССР 1986 С 254-280
- Воронин Ю А* Теория классифицирования и ее приложения Новосибирск Наука 1985 230 с
- Воронов П С* Очерки о закономерностях морфометрии глобального рельефа Земли Л Наука 1968 123 с
- Воронцов И Н* Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопи тающих//Бюл МОИП Отд биол 1958 Г 63 вып 2 С 5-36
- Воронцов И И* Эволюция кариотипа//Руководство по циточогии М Л Наука 1966 Т 2 С 359-389
- Воронцов И Н* Синтетическая теория эволюции Ее основные источники постулаты и нерешенные проблемы//ЖВХО 1980 I 25 № 3 С 295 314
- Гагальчи И Г* Биохимический полиморфизм камчатской горбуши (*Oncorhynchus oibuschd*) // Оценка запасов промысловых рыб и прогнозирование уловов М Наука 1985 С 25 33
- Гагальчи Н Г* Популяционно генетический анализ камчатской горбуши *Oncorhynchus goibuschd* (Wdlb) Дис канд биол наук Л 1986 16 с
- Гагальчи Н Г* Исследования зенетической структуры некоторых популяции камчатском горбуши // Генетические исследования морских гидробионтов М ВНИРО 1987 С 43-60
- Гвоздев В А* Организация генома эукариотов//Молекуляр биология 1978 Т 12 № 1 С 5-25
- Георгиев Г П* О структуре оперона у эукариотов//Клеточное ядро М Наука 1972 С 129-139
- Георгиев Г П* Организация генома у эукариотов // Молекулярные механизмы ленети ческих процессов М Наука 1979 С 17-42
- Гербельский НЛ* Пути развития внутривидовой биологической дифференциации типы анадромных мигрантов и вопрос о миграционном импульсе у осетровых // Учен зап ЛГУ 1957а Л» 228 вып 44 С 11-32
- Гербельский ИЛ* Внутривидовая биолоі ическая дифференциация и ее значение для вид^а в мире рыб//Вести ЛГУ Биология 19576 Вып 4 № 21 С 82-92
- Гиляров М С* Вид популяция и биоценоз//Зоол журн 1954 I 33 № 4 С 769-777

- Ринатулина Л К Шедько С В Мирошниченко ИЛ Гинатулин А А* Дивергенция последовательностей митохондриальной ДНК тихоокеанских лососей // Журн эволюц биохимии и физиологии 1988 Т 24 № 4 С 477-483
- Ришман Л С* Особенности строения черепа дальневосточных лососей и других лососевых рыб // Лососевидные рыбы (Морфология систематика и экология) Л ЗИН АН СССР 1976 С 19
- Ришман Л С Коновалов С М Рассадников О А* Направление эволюционного развития хондрокраниума лососей родов *Salvelmus* *Salmo* и *Oncorhynchus* // Докл АН СССР 1973 Т 211 N 6 С 1472-1474
- Губоковскии М К* Сравнительная остеология и систематика гольцов рода *Salvelmus* // Лососевидные рыбы (Морфология систематика и экология) Л ЗИН АН СССР 1976 С 20-21
- Губоковскии М К* Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelmus* (*Nilsson*) *Richardson* // Основы классификации и филогении лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1977а С 38-44
- Губоковскии М К* Таксономические отношения гольцов рода *Salvelmus* в бассейне р Камчатка // Биология моря 1977б М° 3 С 24-35
- Губоковскии М К* *Salvelmus albus* sp n Нi бассейна р Камчатка // Там же 1977в №4 С 49 56
- Губоковскии М К* Родственные связи и направления эволюции гольцов (*Salvelmus*) // Биология лососевых Владивосток ТИНРО 1978 С 91 93
- Губоковскии М К* Возникновение и практическое использование разнообразия гольцов (*Salvelmus* *Pisces*) в бассейне Тихого океана // Тез докл XIV Тихоокеан науч конгр Секция Г III Рыбные ресурсы Тихого океана М Наука 1979 С 37-39
- Губоковскии М К* Внутривидовая изменчивость и межвидовые отличия особенностей строения черепа у гольцов (*Salvelmus* *Salmomfoimes*) // Фауна пресных вод Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1980а С 136 184
- Губоковскии М К* Некоторые вопросы популяционной структуры у гольцов (*Salvelmus* *Sldmofomes*) // Популяционная биология и систематика лососевых Владивосток ДВНЦ АН СССР 1980б С 58-64
- Губоковскии М К* Гольцы рода *Salvelmus* в водоемах Северо Востока СССР // Тез докл Науч практ конф Магадан 1980 С 40-42
- Губоковскии М К* Эволюционная классификация и рациональное использование лососевых рыб // Тез докл 11 Всесоюз совещ по биологии Владивосток ДВНЦ АН СССР 1982 С 21-23
- Губоковскии М К* Эволюция и классификация лососевых рыб // Биологические проблемы Севера Магадан ДВНЦ АН СССР 1983 С 161
- Губоковскии М К* Систематика эволюция и рациональное использование гольцов // Морфология структура популяции и проблемы рационального использования лососевидных рыб Л Наука 1983а С 39-40
- Губоковскии М К* Новый взгляд на филогению лососевых рыб подсемейства *Salmomnae* // Тез докл II Всесоюз совещ по лососевидным рыбам Л ЗИН АН СССР 1983б С 37-39
- Губоковскии М К* Контрасты темпов эволюции различных систем маркеров у лососевых рыб // Макроэволюция М Наука 1984 С 26-27
- Губоковскии М К* Лососевое хозяйство Дальнего Востока От рыболовства к управлению ресурсами // Биология моря 1985 № 3 С 15-20
- Губоковскии М К* Популяционная организация вида у рыб Теоретические представления и подходы к исследованию // Популяционный состав динамика численности и экология мнirting Владивосток ТИНРО 1987 С 48-57
- Губоковскии М К* Классификация филогенез и закономерности эволюции лососевых рыб // Современное состояние исследования лососевидных рыб Тольятти ИЭВБ 1988а С 66-67
- Губоковскии М К* Микроэволюция и видообразование у лососевых рыб // Проблемы микроэволюции М Наука 1988б С 92-93
- Губоковскии М К* Сахалинский таймень // Редкие позвоночные животные Дальнего Востока Л Наука 1989а

- Губоковекши М К* Лососевое хозяйство Дальнего Востока Резервы с точки зрения биологов // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока Владивосток ДВО АН СССР 19896 С 10-12
- Губоковский М К Ананьев А А Ильша Л В* Популяционная структура нерки в озере Азабачьем (Камчатка) // Современное состояние исследований лососевидных рыб 10-летия ИЭВБ 1988 С 68-69
- Губоковский М К Анбиндер Е Н* Эволюция кариотипов и филогения лососевых рыб (Salmonidae) // Тез докл IV съезда Всесоюз о ва генетиков и селекционеров им НИ Вавилова Кишинев Штиинцл 1981 Ч 1 С 62
- Губоковский М К Бмнина Е Е* Некоторые методические подходы к изучению таксономически сложных групп лососевых // Биология моря 1978 N 3 С 3) 38
- Губоковекши М К Губоковский Е В* Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рыб Дальнего Востока Владивосток ДВНЦАН СССР 1981 С ->66
- Губоковский М К Животовский Л А* Исследование популяционной структуры видов рыб // Тез докт Всесоюз совещ по рыб ресурсам дальневост и сев морен Владивосток ТИНРО 1985 С 28-29
- Губоковекши М К Животовский Л А* Популяционная структура горбуши Система флуктуирующей стаб // Биология моря 1986 X» 2 С 39-44
- Губоковекши М К Животовский Л А* Популяционная организация горбуши Факты и модели // Генетика в аквакультуре Л Наука 1989а С -17-67
- Губоковекши М К Животовский Л А* Популяционная организация горбуши // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока Владивосток ДВО АН СССР 19896 С 34-51
- Губоковский М К Животовский Л А Викторовский Р М* и др Популяционная организация горбуши // Современное состояние исследований лососевидных рыб 10-летия ИЭВБ 1988 С 68-69
- Губоковский М К Животовский Л А Викторовский Р М* и др Популяционная организация горбуши // Генетика 1989 №7 С 1275—1285
- Губоковский М К Карпенко А И Броневский А М* Морфологическая изменчивость популяционная структура горбуши // Тез докл Междунар совещ по биотопш пососем Южно Сахалинск Владивосток ГИНРО 1989
- Губоковекши М К Черешнев И А* (нормные вопросы филемии гольцов рода *Salvelinus* Голарктики I Изучение проходных гольцов и* бассейна Восточно Сибирского моря // Вопр ихтиологии 1981 Г 21 выи С С 771-786
- Губоковский М К Черешнев И А* Филогения гольцов Проблемы и возможные пути их решения // Биология пресноводных животных Дальнего Востока Владивосток ДВНЦАН СССР 1982 С 3-22
- Губоковский М К Черешнев И А Черненко Е В Викторов О Л К и Р М* Распространение Юльиов (*Salvelinus scilmonifolius*) арктической группы на лшатском побережье Тихого океана // Система и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1979 С 86-98
- Губоковекши А И* Значение биогеографического метода и учения о крупных геологических колебаниях уровня Мирового океана для познания закономерностей эволюции и расселения морской фауны // Зоогеография и систематика рыб Л ЗИН АН СССР 1976 С 24-36
- Губоковекши В А Шереметьев В А Шубин Л А* и др О возможности оценки дивергенции популяции человека методом гибридизации ДНК // Докл АН СССР 1977 1 236 34» 3 С 752-754
- Губоковекши С А* Сравнительно морфологическое описание кеты *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) различных локальных стад // Вопр ихтиологии 1979 1 19 выи С 2115) С 209-222
- Губоковекши С А* Сравнительно морфологические основы классификации тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Автореф дне канд биол наук Л 1979о 18 с
- Губоковекши С А Горшкова Г В* Родственные взаимосвязи тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и *Salmo* // Биология внутр вод 1980 №47 С 42-46

- Горшков С А Горшкова Г В* Анализ родственных отношений видов тихоокеанских лососей родов *Oncorhynchus* и *Salmo* (Salmoniformes Salmonidae)//Зооц журн 1981 Т 60 X» 1 С 84-96
- Горшков С А Горшкова Г В* Некоторые особенности внутривидовой структуры у горбуши -*Oncorhynchus goibusch* (Salmoniformes Salmonidae) 1 Основные источники морфологического разнообразия//1™ же 1988 I 67 № 3 С 384-39Э
- Горшков С А Дорфеева Е А Ктканов В А Ку такова П И* Остеологи геские особенности тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр ихтиологии 1979 Т 19 вып 6 С 963-982
- Горшков С А Куренков СИ Вронский Б Б* и др Симпатрические внутривидовые формы камчатских лососей//Жури общ биологии 1985 Т 46 ЛР 5 С 645-654
- Горшкова Г В* Некоторые особенности карнотипов тихоокеанских лососей // Цитология 1978 1 20 N 12 С 1431—141*5
- Горшкова Г В Горшков С А* Карликовая нерка *Oncorhynchus neika* (Walb) в Лзабачьем озере на Камчатке//Вопр ихтиологии 1977 Г 17 вып 2 С 220-225
- Горшкова Г В Горшков С А* Хромосомные наборы сезонных рас нерки (*Oncorhynchus neika*) олерл Лпбачьего (Камчатка) //Зооп журн 1978 1 57 N 9 С П82-П88
- Горшкова Г В Горшков С А* Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных пет//Докт АН СССР 1981 Г 273 N 4 С 1023-1024
- Горшкова Г В Горшков С А Каши НИ* Хромосомный полиморфизм юрбуши *Oncorhynchus goibusch* (Walb) в смежных поколениях // Генетика 1988 Г 24 JS 10 С 1871 IS81
- Грант В* Эволюция организмов М Мир 1980 407 с
- Грант В* Проблема генетического потока в географическом масштабе // Журн оощ биологии 1985 Т 46 JN° 1 С 20-11
- Грaчев Л н* Дифференциация азиатских стад горбуши // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР М Наука 1981 С 84-97
- Григо ЛД* О морфологических отличиях легнеи и осенней кеты *Oncorhynchus nelus keta* (Walbaum) O keta (Walbaum) infi ispecies autumnahs Beig // Докл АН СССР 1951 Т 92 № 6 С 1225-1228
- Гришенко В В Кресгавекии А Г Михеев А В* и др Концепция вида и симпатрическое видообразование М Издво МГУ 1981 191 с
- Гриценко О Ф* О карликовых самцах кунджи *Salvelmus leucomaems* (Pallas) // Вопр ихтиологии 1969 1 9 вып 6(59) С 1112
- Гриценко О Ф* Рост созревание и плодовитость гоцьца *Salvelmus alpinus* (L) рык о ва Са халин//1амже 1971 Г II вып 4(69) С 664-677
- Гриценко О Ф* Систематика и происхождение сахалинских юльцов рода *Salvelmus*// Ир ВНИРО 1975 Г 106 С 141 160
- Гриценко О Ф* О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр ИХТИОЛОГИИ 1981 Т 21 вып 5 С 787-799
- Гриценко О Ф Чуриков А А* Биология юльцов рода *Salvelmus* и место их в ихтиоценозах заливов Северо Восточного Сахалина 1 Миграции возраст рост и созре ванне//Там же 1976 1 16 вып 6(101) С 1012-1022
- Гриценко О Ф Чуриков А А* Биология гольцов рода *Salvelmus* и место их в имноценозах зачивов Северо Восточной Сахалина 2 Питание//Там же 1977 Т 17 вып 4(105) С 668-676
- Давыдов И В* Динамика уловов !ападиокамчатской гороушн в связи с долгопериодной изменчивостью гидрометеорологических условий// Изв ТИНРО 1977 [101 С 18-21
- Давыдов ИВ* Некоторые особенности динамики численности горбуши (на примере западнокамчатского стада)//Там же 1981 Т 105 С 1-11
- Дарвин Ч* Происхождение видов путем естественного отбора М Л ИздвоАН СССР 1919 С 251-670
- Двинин П А* Озерный кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walb) *moipha lehctus nova* // Док i АН СССР ИС 1949 Т 69 №5 С 695-697
- Двинин П А* О миграциях и морфометрической характеристике западносахалинской горбуши // Там же 1950 Т 75 № 6 С 863-864
- Двинин П А* Лососи Южного Сахалина//Изв ИИНРО 1952 Т 37 С 69-108

- Дерябин В Е* Критерий для определения таксономической ценности признака // Биометрический анализ в биологии М Изд во МГУ 1982 С 118–130
- Дородницын А А Каспицкая М Ф Сергиенко И В* Об одном подходе к формальной классификации // Кибернетика 1976 К» 6 С И2-140
- Дорофеева Е А* О некоторых сравнительно морфологических признаках севанских форелей (*Salmo ischchan Kessler*) в связи с их классификацией // Зоол журн 1967а Т 46 №9 С П62-П70
- Дорофеева Е А* Сравнительно морфологические основы классификации восточно европейских лососей // Вопр ихтиологии 1967б Т 7 вып 1(42) С 3-17
- Дорофеева Е А* Систематические отношения лососей рода *Salmo* // Зоол журн 1975 Т 54 X» 4 С 583-589
- Дорофеева Е А* Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1977 С 86-95
- Дорофеева Е А* Сравнительно морфологические основы классификации эндемичных форелей горных озер // Морфология и систематика рыб Л ЗИН АН СССР 1978 С 31-39
- Дорофеева Е А* Классификация и филогения тихоокеанских лососевых рыб (подсемейство Salmoninae) // Систематика и экология костистых рыб Л ЗИН АН СССР 1982 С 15-22
- Дорофеева Е А* Некоторые принципы классификации лососевых рыб (Salmomdae Salmoninae) // Морфология и систематика лососевидных рыб ГТ ЗИН АН СССР 1985 С 4-12
- Дорофеева Е А* Классификация филогения и особенности эволюции лососевых рыб (Salmoniformes Salmonoidei Salmonidae) // Современное состояние исследований лососевидных рыб Тольятти ИЭВБ 1988 С 93-94
- Дорофеева Е А* Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes Salmonoidei Salmonidae) // Биология и филогения рыб Л ЗИН АН СССР 1989 С 5-15
- Дорофеева Е А В\кович Т Серпич Д* Osteoanatomical особенности эндеми той балканской мраморной форели *Salmo marmoratus Cuv* (Salmonidae) // Фауна морфология и экология рыб Л ЗИН АН СССР 1987 С 13-21
- Дорофеева Е А Зиновьев Е А Крюканов В А* и др Современное состояние исследований филогении и классификации лососевидных рыб // Вопр ихтиологии 1980 Т 20 вып 5(124) С 771-791
- Дорофеева Е А Серпич Савин Д* Систематическое положение *Salmo marmoratus Cuv* в связи с его osteoanatomical особенностями // Зоол журн 1972 Т 51 № 5 С 759-763
- порт Говыц Ю Е Терехова В Е* История развития западной окраины берингийской суши в Кайнозой // Берингия в Кайнозой Владивосток ДВНЦ АН СССР 1976 С 54-59
- Дубинин Н П* Генетико автоматические процессы и их влияние на механизмы эволюции // Журн эксперим биологии 1931 Т 7 №5/7 С 463-478
- Дубинин Н П* Общая генетика М Наука 1976 590 с
- Дюран Б Оддел П* Кластерный анализ М Статистика 1977 128 с
- Дягилев С Б Маркевич Н Б* Ранговременность созревания горбуши четных и нечетных лет как основной фактор определивший различные результаты ее акклиматизации на севере европейской части СССР // Вопр ихтиологии 1979 Т 19 вып 2 С 2W-245
- Гюнтин Р И* Локальные стада горбуши Амурского бассейна и прилегающих вод // Там же 1954 Вып 2 С 139-143
- Гюнтин Р И* Амурская горбуша (Промыслово биологический очерк) // Изв ТИНРО 1972 Т 77 С 3-126
- Ермоленко Л Н Рудмина Э А Рябова Г Д* и др Геногеография тихоокеанских лососей Северо Восточной России // Биологические проблемы Севера Магадан ДВНЦ АН СССР 1983 Ч 2 С 173-174
- Еськов К Ю* Дренф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез М Наука 1984 С 24-92

- Рфанов В Н* Популяционная структура горбуши Сахалина и Курильских островов // Морфология структура популяции и проблемы рационального использования лососевидных рыб П Наука 1981 С 65-66
- Ефанов В Н* Популяционная структура горбуши воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока Владивосток ДВО АН СССР 1989 С 52-65
- Ефанов В Н Кочнева З П* О вторичной поимке половозрелого самца горбуши в возрасте менее одного года // Биология моря 1980 X» 2 С 88-89
- ЦСерихин В В* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование М Наука 1979 С 113-132
- Животовский Л А* Показатель сходства популяции по полиморфным признакам // Журн общ биологии 1979 Т 40 № 4 С 587-602
- Животовский Л А* Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Там же 1980 Т 41 № 2 С 177-191
- Животовский Л А* Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники Теоретическая и популяционная генетика М ВИНТИ 1981 Т 8 С 76-104
- Животовский Л А* Интеграция полигенных систем в популяциях (Проблемы анализа комплекса при Жаков) М Наука 1984 182 с
- Животовский Л А Афанасьев К И Машинина Т В Рубцова Г А* Популяционно-генетическое изучение горбуши о Итуруп // Тез докл V Всесоюз конф по биохимической генетике селекции и гибридизации рыб Тарту ТГУ 1986 С 72 74
- Животовский Л А Афанасьев К И Рубцова Г А* Селективные процессы по ферментным чokusам в горбуши // Генетика 1987 Т 23 № 10 С 1876-1883
- Животовский Л А Глубоковский М К* Роль миграции и отбора в генетической дифференциации горбуши // Докл АН СССР 1989а Т 308 № 5 С 1235 1240
- Животовский Л А Глубоковский М К* Да шневосточная горбуша Два взпыада - два решения // Рыб хоз во 1989б №7 С 57-60
- Животовский Л А Глубоковский Ч К Викторовский Р М* Генетическая дифференциация и популяционная организация горбуши // Тез докл Междунар совещ по биологии лососей Южно Сахалинск Владивосток ТИНРО 1989
- Животовский Л А Глубоковский Л К Викторовский Р М* и др Генетическая дифференциация горбуши // Генетика 1989 №7 С 1261-1274
- Жириновский А В* Сравнительное исследование теплоустойчивости кчеток моллюсков Бечого моря в связи с вертикальным распределением видов и историей формирования фауны // Журн общ биологии 1969 Т 30 № 6 С 685-702
- Завадский К М* Вид и видообразование Л Наука 1968 403 с
- Захарова Л А Новиков Г Г Савватова К А* Установление родственных связей голцов рода *Salvehnus* (Clupeiformes Salmomdde) методом преципитации и иммунного электрофореза в агаровом геле // Зоол журн 1971 Т 50 N 4 С 517 546
- Зетинский Ю П Потна А В Медведева И М* Ктриотипы и формирование адаптации пресноводного голца - палии рода *Salvelinus* (Salmoniformes Salmonidae) Ладоского озера // Там же 1983 Т 62 № 5 С 732-736
- Зенкевич Л А* Некоторые моменты зоогеографии Северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом // Там же 1933 Г 12 С 17-34
- Зо ютарсва И М* Оценка эффективности разведения горбуши на рыбодных заводах Сахалинской области // Лососевидные рыбы Л Наука 1980 С 259-261
- Зубаков В А* Крупные колебания уровня океана в шполеистоене // Колебания уровня мирового океана в плейстоене Л Геогр о во СССР 1975 С 5-12
- Зубаков В Л* К столетию чедниковой теории - обзор ее современного состояния // Изв ВГО 1977 Т 109 вып 1 С 11-20
- Иванков В И* О возрастной структуре популяции горбуши // Вопр ихтиологии 1965 Г 5 вып 4 С 662-667
- Иванков В Н* Локальные стада горбуши Курильских островов // Гидробиол журн 1967а Г 3 № 1 С 62-67
- Иванков В Н* О сезонных расах горбуши // Изв ТИНРО 1967б Т 61 С 143-151

- Иванков В Н* Дифференциация систематических и экологических групп рыб на основе организации яйцеклеток и особенностей размножения Автореф диссертации на соискание ученого звания кандидата биологических наук Л 1981а «Л
- Иванков В П* Экология членистоногих рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1985 С 85-91
- Иванков В Н* Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биология моря 1986 М° 2 С 44—49
- Иванков В Н* Строение яйцеклеток и систематика рыб Владивосток Изд во Дальневосточном госуниверситете 1987 159 с
- Иванков В Н Броневский А М* Неотения у кунджи (*Salvelinus leucomaenis* (Pallas)) // Гидробиол журн 1971 № 6 С 90-91
- Пешков В Н Броневский А М* Постларвальная неотения у рыб // Зоол журн 1978 Т 57 № 1 С 87-93
- Иванков В Н Митрофанов Ю А Вульф В П* Случаи созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb mm) в возрасте менее одного года // Вопр ихтиологии 1975 7 15 вып 3 С 216-57
- Иванков В Н Пидецкий С И Фторяк В С* и др Неотенические самки снымы *Oncorhynchus mitsukurini* (Bleeker) из реки Кривая (Южное Приморье) // Вопр ихтиологии 1981 Т 21 вып 5 С 938-942
- Иванков В Н Свиридов В Г* Сезонные расы у снымы *Oncorhynchus mitsukurini* (Bleeker) // Лососевидные рыбы Л ЗИН АН СССР 1976 С 40-11
- Иванков В Н Сергеев И И* Внутреннее строение яйцеклеток лососевых и сиговых и таксономический статус этих групп рыб // Зоол журн 1984 Т 63 № 2 С 222-227
- Ильин В С Коновалов С М Швецков А Г* Пространственная структура изолята нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) // Морфология и систематика лососевидных рыб Л Наука 1981 С 103-109
- Ильина Л В* Многолетняя динамика экологических и генетических особенностей под разделенной популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Автореф диссертации канд биол наук Владивосток 1987 21 с
- Ионов А В* Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока Владивосток ДВО АН СССР 1987 С 35-8
- Кагановский А Г* Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв ТИНРО 1949 Т 31 С 3-57
- Кагановский А Г* Гонец из бассейна Берингова моря // Вопр ихтиологии 1955 Вып 3 С 54-16
- Картавец К Ф Глобовский М К Черешнев И А* Генетические различия между двумя видами гольцов Чукотки // Генетика и селекция гибридных рыб Ростов н/Д АЗНИИРХ 1981 С 125-126
- Картавец Ю Ф Глобовский М К Черешнев И А* Генетическая дифференциация и изменчивость двух симпатрических видов гольцов (*Silyalinus silmonidae*) Чукотки // Генетика 1983 Т 19 № 4 С 194-193
- Картавец Ю Ф Ефремов В В Сатинский С А Овчинко В Г* Генетическая и морфологическая изменчивость популяции и орошения Приморья // Генетика селекция и гибридизация рыб Ростов н/Д АЗНИИРХ 1981 С 126-127
- Каворанта М Медников Б М Максимов В А Саввашова К А* Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae Salmoniformes) (по данным молекулярной идентификации ДНК) // Зоол журн 1982 Т 61 № 9 С 1372-1379
- Кафанов А И* Кашюзоновая история мшакофлуны шельфа и Северной Пацифики // Теоретические вопросы морской Океанографии М Наука 1981 С 134—176
- Кихра М* Мотуартия эволюция Горня негальности М Мир 1985 98 с
- Кирпичников В С* Степанный хитин биохимического по шморфизма у Камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1977 С 53-60
- Кирпичников В С* Генетические основы селекции рыб Л Наука 1979 391 с
- Кирпичников В С* Генетика и селекция рыб Л Наука 1987а 520 с
- Кирпичников В С* Приспособительные значения биохимического полиморфизма популяций // Журн общ биологии 1987 1 48 № 1 С 3-14

- Кирпичников В С* Состояние и задачи генетических исследований популяции горбуши // Генетика в аквакультуре Л Наука 1989 С 68-79
- Кирпичников В С* Генетические исследования тихоокеанских лососей // Журн общ биологии 1990 Т 51 № 1 С 15-15
- Кирпичников В С Боданов Л В Викторовский Р М* Селекционно генетические исследования рыб Севера Новосибирск СОВАСХНИЛ 1984 С 105-106
- Кирпичников В С Муске Г А* Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* Walb // Генетика и размножение морских животных Владивосток ДВНЦАН СССР 1981 С 59-71
- Классификация и кластер / Под ред Дж Вэн Рлизина М Мир 1980 389 с
- Кимов С М* Влияние климатических факторов на смену доминант в динамике численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Стхалино Курильского региона // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей Владивосток ИНРО 1986 С 72-79
- Клюканов В А* Положение корюшковых в системе отряда Sclmomtounes // Вопр ихтиологии 1975 Т 15 вып 1(90) С 3-20
- Кляшторин Л Б* Хоминг горбуши // Рыб хоз во 1989 М 1 С 56-58
- Кокшаиский Н В* О соотношениях между формой и функцией и и\ преобразованиях в филогенезе // Морфологические аспекты эволюции М Нчука 1980 С 37-52
- Кочюшев А И* Некоторые остеологические признаки гольцов и па чипа (*Salvelmus*) Северо Запада СССР в связи с вопросом их систематического положения // Вопр ихтиологии 1971 Т II вып 4 С 565-т74
- Кондаков Н И* Лошечский словарь справочник М Наука 1975 720 с
- Копоеаюе С М* Дифференциция локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Л Наука 1971 229 с
- Коновалов С М* Популяционная онология тихоокеанских лососей Л Наука 1980 247 с
- Коновалов С М* Лососи в северной части Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана М Наука 1986 С 11Х-П5
- Крнова гов С М Савиштова К А* Некоторые данные о [ельмннтофауне внутривидовых форм арктического гольца (*Salvelmus alpmus* (L)) Камчатки // Биол науки 1964 П 2 С 32-35
- Коновалов С М Ильин В С Шветяков А Г* Пространственная структура ююпята нерки // Морфология структура популяции и проблемы рационального использования ююеевидных рыб Л Наука 1983 С 100 101
- Коновалов С М Чистяков В А* Динамика численности и биомассы репродуктивной части популяции на субпопуляционном уровне // Журн оощ онолоши 1987 Г 48 № 4 С 477-492
- Коновалов С М Щербинин Г Я* Возрастная структура тихоокеанских лососей // Гам же 1973 1 34 N 6 С 837-854
- Коро шна В W* О темных фонтанелях в хрящевом черепе дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр ихтиологии 1975 Т [5 вып 4 С 703 708
- Коровина В М Васильева Н С* Сравнительно гистологическое исследование кишечника некоторых костистых рыб и использование этих материалов для уютения их филогенгических связей // Зоогеография и система ПКИ рыб Л ЗИН АН СССР 1976 С 117-183
- Коровина В М Коновалов С М* Анатомо и истологические особенности строения средней кишки дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр ихтиологии 1972 Т 12 вып 4 (75) С 7S8 795
- Косюк ГН Боруссиус С Н* Внутривидовые различия в структурах геномов у двух видов лососевых рыб // Молекуляр биология 1981
- Кохменко Л В* Особенности питания гольца (*Salvelmus alpmus*) в Ои Аыбачьем // Изв ГИНРО 1970 Т 78 С 117 128
- КОХVЛHИ о Л В* Изменение пищевых компонентов в ивисимостн от размера гольца *Salvelmus alpmus* (L) // Там же 1972 Т 82 С 191-198
- Крисиев В А* Адптивные типы как единицы естественной классификации // Материалы эволюционного семинара Владивосток ДВНЦ АН СССР 1973 Вып I С 50 60
- Краюнов В А* Эво поция и биостратиграфия М Наука 1977 256 с

- Красилов В А* Нерешенные проблемы теории эволюции Владивосток ДВНЦ др СССР 1986 137 с
- Красилов В А* Вавилонский вид как система // Эволюционные исследования Вавилонские темы Владивосток ДВО АН СССР 1988 С 6-16
- Крашенинников С П* Описание земли Камчатки СПб 1786 Г 1
- Крогиус Ф В* Динамика популяции и рост молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) озера Дальнего (Камчатка) // Вопр ихтиологии 1975 Т 15 выи 4(93) С 612-629
- Крогиус Ф В* О значении генетических и экологических факторов в динамике популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) оз Дальнего // Там же 1978 1 18 выи 2(109) С 211-221
- Крогиус Ф В* Сезонные расы красной (*Oncorhynchus nerka* (Walb)) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // Биологические основы рзвития лососевого хозяйства в водоемах СССР М Наука 1983 С 18 31
- Крогиус Ф В Боопь В С Баранскова А С* Очерк био югии лососевых Камчатки Петропавловск Камчатский КОИИРХ 1935 37 с (Рыб хоз во Камчатки №1)
- Крогиус Ф В Крохин Е М Менишуткин В В* Тихоокеанский лосось - нерка (красная) в экологической системе оз Дальнего (Камчатка) Л Наука 1987 198 с
- Крохин П М* Нерестилища красной // Вопр ихтиологии 1960 Вып 16 С 89-110
- Крохин Г М* Материалы к пошанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb в Дальнем озере (Камчатка) // Там же 1967 Т 7 вып 3(44) С 433^45
- Крохин Е М* Озеро Азабачье (Физико географический очерк) // Изв 1 ИНРО 1972 Т 82 С 3-17
- Крохин Е М Крогиус Ф В* Озерная форма красной (*Oncorhynchus nerka*) из Кроноцкого озера на Камчатке // Докл АН СССР 1936 Т 4 W 2 С 87 90
- Крхсгал Д* Взаимосвязь между многомерным шкалированием и кластер ана шзом // Классификация и кластер М Мир 1980 С 20-41
- Крыхтин М Л* Материалы о речном периоде жизни сими // Изв ТИНРО 1962 Т 48 С 84-132
- Кузнецов В В Мина М В* О популяционнн структуре видов применительно к проолемам динамики численности рыб и регулирования их промысла // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб М Наука 1985 С 28 35
- Кузнецов И И* Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских югосеи // Изв Тихоокеш науч промысл станции Владивосток 1928 Т 2 вып 3 С 195
- Куликова Н И* Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) // Вопр ихтиологии 1972 Г 12 вып 2(73) С 211 22^
- Куприянова Н С Имофесва М Я Баев А А* Обнаружение и некоторые характерце тики палиндромов геноса вьюна // Молекуляр биология 1976 Т 10 № 2 С 412^22
- Куренков С И* Морфологические особенности жилой красной Кроноцко о озера // Изв ТИНРО 1972 Т 82 С 125-134
- Куренков С И* Две репродуктивчо изолированные группы жи юн нерки *Oncorhynchus nerka* Kennerlyi (Suckley) Кроноцкого озера // Вопр ихтиологии 1977 Т 17 вып 4 С 597-606
- Куренков С И Горшков С А Голстяк Т И* Распространение и оооенности биологии пресноводной формы кижуча на Камчатке ПЛ ам же 1982 Т 22 вып 6
- Лебедев Н В* Элементарные популяции рыб М Пищ пром сть 1967 212 с
- Лебедева И А* Геном человека // Молекулярные основы геносистематики VI Изд во МГУ 1980 С 234-266
- Лебединна И С* Ведущие признаки в филогенетике // Морфологические аспекты эволюции М Наука 1980 С 53 64
- Леванидоч В Я* Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притока* Амура // Изв ГИНРО Т 67 С 3-243
- Леванидов В Я* Экологические параллели внутри рода *Oncorhynchus* // Эколошя и систематика лосоеевиных рыб Л ЗИН АН СССР 1986 С 69-73
- Леванидов В Я* О биологической продуктивности горных и предгорных рек советского Дальнего Востока // XIV Тихоокеан науч конгр Тез докл Комитет Науки о пресной воде 1979 С 12-14

- Леванидов В Я* Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // **Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1981 С 21**
- Левонтин Р* Генетические основы эволюции М Мир 1978 ^51 с
- Ли Ч* Введение в популяционную генетику М Мир 1978 526 с
- Линдберг Г У* Крупные колебания уровня океана в четвертичный период Л Наука 1972 548 с
- Линдберг Г У* Происхождение шельфа в свете гипотезы крупных колебаний уровня Океана//Зоогеография и систематика рыб Л ЗИН АН СССР 1976 С 19 23
- Ломов А А* Родственные связи гусеобразных в свете данных по молекулярной гибридизации ДНК//Зоол журн 1980 Г 59 N 2 С 248-254
- Любичев А А* Проблемы формы систематики и эволюции организмов М Наука 1982 278 с
- Маир Э* Систематика и происхождение видов М Изд во иностр тип 1947 504 с
- Маир Э* Зоологический вид и эволюция М Мир 1968 597 с
- Маир Э* Принципы биологической систематики М Мир 1971 454 с
- Маир Э* Популяции виды и эволюция М Мир 1974 460 с
- Максимов В А Саввиногова К А* Некоторые особенности строения черепа и хвостового отдела скелета камчатской семги (*Salmo penshinensis* Pal'as) и микижи (*Salmo mykiss* Walbaum)//Биол науки 1967 №5 С 27^0
- Мандель И Д* Кластерный анализ М Финансы и статистика 1988 176 с
- Мартьянова Глебова И П* О гельминтофауне дальневосточной мальмы (*Salvelinus malma*) и кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) //Тр гельминтол лаб АН СССР 1962 Т 12 С 52-58
- Маховенко Т Е* Об особенностях паразитофауны различных форм гольца *Salvelinus alpinus* Камчатки//Паразитология 1972 Т 6 N 4 С 369-375
- Медведева Е Д* Популяционная и географическая изменчивость некоторых остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus* Salmonidae) // Лососевидные рыбы (Морфология систематика и экология) Л ЗИН АН СССР 1976 С 73 74
- Медведева Е Д* Внутрипопуляционная изменчивость хондрокралия и некоторых других остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus* Salmonidae) острова Беринга (Командорские острова)//Зоол журн 1977а Т 56 № 4 С 563 575
- Медведева Е Д* Внутрипопуляционная изменчивость некоторых покровных костей черепа гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) острова Беринга (Командорские острова)//Изв АН СССР 1977б Т 56 N 5 С 725 735
- Медведева Е Д* Популяционная и географическая изменчивость некоторых остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus* (Nilsson) Richardson (Salmonidae)) //Лососевые рыбы Л Наука 1980 С 159-171
- Медведева Васильева Е Д* Остеологический анализ озерной формы гольца *Salvelinus alpinus* (L) бассейна реки Камчатки // Биот науки 1978а № 2 С 66 74
- Медведева Васильева Е Д* Внутрипопуляционная изменчивость челюстных и некоторых других костей черепа у гольца *Salvelinus alpinus* (L) острова Беринга (Командорские острова)//Вопр ихтиологии 1978б Т 18 вып 3(110) С 399-414
- Медников Б М* Геносистематика и типология//Зоол журн 1978 Т 57 № 9 С 1301-1310
- Медников Б М* Применение методов геносистематики в построении системы хордовых // Молекулярные основы геносистематики М Изд во МГУ 1980 С 203-215
- Медников Б М* Проблемы видовой критерия и сетчатая структура видов // Макроэволюция Материалы I Всесоюз конф по пробл эволюции М 1984 С 31
- Медников Б М* Проблемы видообразования и адаптивные нормы // Журн общ биологии 1987 Т 48 № 1 С 15 26
- Медников Б М Ахундов А Д Г* Систематика рода благородных лососей *Salmo* (Pisces Salmonidae) в свете данных по молекулярной гибридизации ДНК // Докл АН СССР 1975 Т 222 № 3 С 744 746
- Медников Б М Макашидзе В А* Анализ родственных взаимоотношений у голецов (род *Salvelinus* Salmonidae) методом молекулярной гибридизации // Лососевидные рыбы (Морфология систематика и экология) Л ЗИН АН СССР 1976 С 75

- Медников Б М Максимов В А* Генетическая дивергенция юльцов (*Salvelinus*) MVKOT скою пол)острова и проблема видообразования в этом группе // Биохимическая и популяционная генетика рыб Л Инт цитологии АН СССР 1979 С 45-48
- Медников Б М Попов Л С Антонов А С* Характеристика первичной структуры ДНК как критерии для построения естественной системы//Журн общ биологии 1971 Т 34 №4 С 516-529
- Медников Б М Решетников К С Шубина Б А* Изучение родственных связей сиговых рыб (*Cole, zoniidae*) методом молекулярной гибридизации ДНК // Зоол журн 1977 Т 16 № 5 С 333-341
- Медников Б М Шюина Е А* Роль промоторных участков транскриптонов в мпкрозволюционных процессах//Докл АН СССР 1976 Т 229 N 5 С 1237-1239
- Медников Б М Шубина Е А Филиппович С Ю* Дивергенция геномов амфибии и их систематический статус//Бюлл науки 1976 Ю 9 С 21-27
- Меиен С В* Основные аспекты типологии организмов//Журн общ биологии 1978 Т 19 № 4 С 495-508
- Мечен С В* Принципы исторически* реконструкции в биологии // Системность и эволюция М Наука 1984 С 7-32
- Милаер Р* Четвертичные пресноводные рыбы Северной Америки // Четвертичный период в США М Мир 1969 Т 2 С 174-192
- Чина М В* О популяционной структуре вида у рыб К оценке некоторых гипотез // Журн общ биологии 1978 Т 39 N 3 С 453-460
- Мина М В* Популяции и виды в теории и в природе // Уровни организации биологических систем М Наука 1980 С 20-40
- Мина М В* Микроэволюция рыб Эволюционные аспекты фенетического разнообразия М Наука 1986 207 с
- Мина М В Савваитюв К А Новиков Г Г* Выявление специфики популяционной структуры при комплексном исследовании вида у рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов Витязь Мокшлец 1976 Ч 2 С 123-130
- Мирошниченко Г П Антонов А С* Молекулярная организация и эволюция структуры ДНК высших растений // Молекулярные основы геносистематики М Изд во МГУ 1980 С 130-152
- Мишине А Р* О карликовых самцах и половой структуре популяции балтийского лосося // Вопр ихтиологии 1973 Г 13 вып 2(79) С 231-237
- Моисеев П А* Образование жилой формы сима (*Oncoihynchus masu moiphi toimosanus* Jordan et Oslnma) в бассейне реки Седанка//Докл АН СССР 1977 Г 112 Л 1 С 151-152
- Моран П* Статистические процессы эволюционной теории М Физматгиз 1973 273 с
- Навтин М С Чукишова Н А* Число хромосом и эволюция // Генетика 1970 Т 6 JV 4 С 71-83
- Николаева Е Т* О возрасте полового созревания кеты *Oncoihynchus Keta* (Walb) некоторых стад Камчатки//Вопр ихтиологии 1987 Г 27 вып 2 С 239-247
- Никольский А М* Остров Саха и его фауна позвоночных животных С Пб Тип Имп Акад наук 1889 334 с
- Никольский Г В* О типе динамики стада и характере нереста юрбуши *Oncoihynchus goibuscha* (Walb) и кеты *Oncoihynchus keta* (Walb) в Амуре // Докл АН СССР 1952 Т 86 N 4 С 873-871
- Никольский Г В* Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии //Зоол журн 1968 Т 47 №6 С 860-874
- Никольский Г В* Частная ихтиология М Высш шк 1971 471с
- Никольский Г В* Структура вида и закономерности изменчивости рыб М Пищ пром сг 1980 182 с
- Николюкин Н Н* Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб (теория и практика) М Пищ пром сг 1972 335 с
- НУКВИУН О А О* связи между снижением абсолютной численности красной *Oncoihynchus neika* (Wilb) и увеличением относительной численности карликов среди нагуливающегося молоди в озере Уегинском (Охотский район) //Изв ТИНРО 1970 Т 71 С 205-217

- Новосельская А Ю Новосельский Ю И Аатухов Ю П* Физико химическая характеристика нерестилищ и наследованная гетерогенность стада нерки оз Азабачьего // Генетика 1982 Т 18 № 6 С 1004-1011
- Одъм Ю* Основы экологии М Мир 1975 740 с
- Омаченко В Т* Видоспецифичность и внутривидовая константность электрофореграм гемопобинов у некоторых рыб Дальнего Востока // Биохимическая генетика рыб Л Ин т цитологии АН СССР 1974 С 67-71
- Омельченко В Т* Электрофоретическое исследование гемопобинов рыб Дальнего Востока//Генетика 1974 Т 10 №9 С 45-43
- Очистченко В Т* Применение электрофореграм генов в систематике рода *Salvelinus* // Биология моря 1975 № 4 С 76-79
- Омеченко В Т Волохонская ЛГ Викишировскии Р М* О сходстве электрофореграм некоторых чососевых // Науч сообщ Ин та биологии моря Владивосток ДВНЦ АН СССР 1971 Вып 2 С 176-177
- Оиельченко В Т Ваюва ГП* Популяционная структура горбуши // Биология моря 1990 Лъ 1 С 4 14
- Оно С* Генетические механизмы прогрессивной эволюции М Мир 1974 227 с
- Островский В И* Динамика захода нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) озера Азабачьего на нерестилища и биологическая структура субизолятов в репродуктивный период // Биологические исследования лососевых Владивосток ДВНЦ АН СССР 1985 С 26-35
- Островнов А Г* Нерестовый фонд красной и динамика ее численности в бассейне озера Азабачьего по материалам авиаучета и аэросъемок // И*в ТИНРО 1972 Т 82 С П5-142
- Остроумов 4 Г* Жилая нерка *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley) в бассейне реки Воровской (Западная Камчатка) // Вопр ихтиологии 1977 Т 17 вып 5 С 941—944
- Остроумов А Г* Нерестовые ключи Камчатки //Рыб хоз во 1982 №4 С 48^1
- Павлинов И Я* Подходы к взвешиванию признаков в кладистической систематике // биол науки 1988 № 11(299) С 43-54
- Пав toe ДА* Особенности эмбрионально личиночного развития атлантических и тихоокеанских лососей рода *Salmo* в связи с их эволюцией // Зоот журн 1980 Т 59 № 4 С 569-176
- Паишов ДА* Лососевые (Биотогия развития и воспроизводство) М Изд во МГУ 1989 214с
- Пакет прикладных программ статистической обработки медицинской информации программное обеспечение ЭВМ Минск Изд во Белорус унта 1984 Вып 44 ч 1 2 164 с
- Палеогеография СССР Объяснительная записка к Атласу титолога палеогеографических карт СССР Под ред В А Гроссгеима, В Е Хаина М Недрa 1975 т 4 Палеогеновый неогеновый и четвертичный периоды 204 с
- Панов ДАО* единстве стад черноморского лосося и ручьевой форети // Бноп науки 1958 № 1 С 46-48
- Паренский В А* Репродуктивное поведение нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) // Биологические исследования лососевых Владивосток ДВНЦ АН СССР 1985 С 68-79
- Паренский В А* Репродуктивное поведение и эффективность нереста нерки *Oncorhynchus nerka* (Wilbaum) Автореф дне канд биот наук Владивосток 1990
- Пасекон В П* Генетические расстояния // Итоги науки и техники Теоретическая и популяционная генетика М ВИНТИ 1984 Т 8 С 4-7^
- Пессико Ю А* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях М Наука 1982 287 с
- Пиайка Э* Эволюционная экология М Мир 1981 499 с
- Пирожников ЛЛ Дрягин П А Покровский В В* О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coiegomdae Pisces) // Изв ГОСНИОРХ 1975 Т 104 С 5-16
- Плейстоцен I* Под ред К К Маркова А А Величко Г И Лазукова В А Николаева М Вышш шк 1968 304 с
- ПоОлесный А В Лобовикова А А Палья (Sdvelinus)* Таймырского озера // Тр Иркут унта Сер биоп 1954 Т 7 № 1/2 С 98-115

- Полякова Н Е Олейник А Г* Филогения тихоокеанских лососей Рестриктивный анализ митохондриальной ДНК // Современное состояние исследований лососевидных рыб Тольятти ИЭВБ 1988 С 254
- Полянский Ю И* Общее и частное в проблеме вида // Система интеграции вида Вильнюс Инт юопогни и паразитопогии АН ЛитССР 1986 С 7 22
- Правдин И Ф* Морфометрическая характеристика западнокамчатской горбуши // Нрп ТНПС 1929 Т 4 вып 1 С 4-152
- Правдин И Ф* Амурская горбуша *Oncorhynchus goibuschii* Walb natio amuiensis nova (по материалам 1928 года) // Изв ГИНРО 1942 Т И С 53-98
- Правдин И Ф* Руководство по изучению рыб М Пищ пром сть 1966 176 с
- Пробатов А Н К* вопросу о происхождении пресноводных голецов рода *Salvelinus* // Зоол журн 1946 Т 25 № 3 С 277-280
- Пугачев О Н* Генетическая паразитофауна лососевых рыб Евразии // Паразитология 1980 Т 14 № 5 С 404-410
- Пугачев О Н* Паразиты пресноводных рыб северо востока Азии Л ЗИН АН СССР 1984 155 с
- Пшкунцева Н Ф* Основные черты биологии приморской горбуши (*Oncorhynchus goibuschii*) // Изв ГИНРО 1975 Т 96 С 167 174
- Рао С Р* Кластер анализ в применении к изучению перемешивания рас в популяциях лососей // Классификация и кластер М Мир 1980 С 148 167
- Гаснищев А П К* вопросу о виде и видообразовании // Проблемы эволюции Новосибирск Наука 1975 Т 4 С 221-230
- Расницын А П* Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии Пушкино НЦбиол испед АН СССР 1984 С 41-49
- Рассе Т С Линдберг Г У* Современные представления о естественной системе ныне живущих рыб // Вопр ихтиологии 1971 Т II вып 4(68) С 480-407
- Рисадников А О* Сравнительно морфологический анализ сенсорной системы представителей сем *Salmonidae* // Экология и систематика лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1976 С 81-82
- Рассадников О А* Различия морфотипов нерки озера Азабачье (Камчатка) по краниологическим признакам // Биология моря 1981 № 5 С 49-56
- Рассадников О А Губковокский М К* Изучение подразделенности изолята нерки (*Oncorhynchus nerka*) сравнительно морфологическим методом // Биология лососевых Владивосток ГИНРО 1978 С 75-77
- Решетников Ю С* О связи между количеством жаберных тычинок и характером питания у голецов рода *Salvelinus* // Зоол журн 1961 Т 40 № 10 С 1574-1577
- Решетников Ю С* О систематическом положении сиговых рыб // Там же 1975 Т 4 № 11 С 1656 1671
- Решетников Ю С* Экология и систематика сиговых рыб М Наука 1980 410 с
- Решетников Ю С Савватова К А* Некоторые особенности строения черепа и хвостового скелета голецов рода *Salvelinus* // Вопр ихтиологии 1962 Т 2 вып 4(24) С 444^40
- Розанов А С* Дополнительные возможности определения природы фенотипических признаков и изучения популяций позвоночных // Фенетика популяции М Наука 1982 С 91-104
- Розанов А С* О взвешивании признаков в фенетических исследованиях // Фенетика популяции М Всесоюз териол о во 1985 С 4^>47
- Розанов Н С* Некоторые особенности развития хондрокраниума кижуча в постэмбриональном онтогенезе // Биология моря 1976 №1 С 14-26
- Романов Н С* Особенности развития хондрокраниума дальневосточных лососей в постэмбриональном онтогенезе // Классификация и филогения лососевидных рыб И ЗИН АН СССР 1977 (46-49
- Романов Н С* Особенности краниальной анатомии дальневосточных лососей в постэмбриональном онтогенезе // Биология лососевых Владивосток ГИНРО 1978 С 78-80
- Романов Н С* Морфология скелета головы тихоокеанских лососей в постэмбриональном онтогенезе Автореф дис канд биол наук М 1981 22 с

- романов И С Онтогенетический очерк морфологии тихоокеанских лососей Владивосток ДВНЦАН СССР 1983 152 с
- романов Н С Постэмбриональные изменения черепа сахалинского тайменя *Nucho peigi* (Brevoort) // Морфология и систематика лососевитных рыб Л ЗИН АН СССР 1985 С -S3-61
- Рубцова З М Критерии вида//Развитие эволюционной теории в СССР Л Наука 1983 С 296-306
- Рухое Ф Н О смешиваемости локальных группировок сахалинской горбуши на путях миграции и в местах нереста // Биология чососевых Владивосток ТИНРО 1978 С 73-74
- Рухлов Ф Н Любасва О С Результаты мечения молодежи горбуши *Oncorhynchus goibuscha* (Walb) на рыбоводных заводах Сахалинской области в 1976 г // Вопр ихтиологии 1980 Т 20 вып 1 С 134-143
- Рыюз М Философия биологии М Прогресс 1977 319 с
- Рябова ГД Гончарова А А Бичусов В П Электрофоретический анализ родственных взаимоотношений сахалинского тайменя *Nucho peigi* (Brevoort) с некоторыми тихоокеанскими лососевыми // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока Владивосток ДВНЦАН СССР 1981 С 96-101
- Рябова Синко ГЦ Изомы тактадегидрогеназы и некоторые вопросы экологии и эволюции лососей родов *Oncorhynchus* и *Salvelmus* // Классификация и филогения чососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1977 С 61-65
- Саввантова КА К систематике гольцов рода *Salvelmus*, (*Salmomidae*) из бассейна Восточно Сибирского моря//Биол науки 1961а №2 С 37-41
- Саввантова КА О внутривидовых биологических формах *Salvelmus alpinus* (L) Камчатки//Вопр ихтиологии 1961б Т 1 вып 4 С 695-706
- Саввантова КА О систематическом положении камчатских гольцов рода *Salvelmus* // Зоол жури 1961в Т 40 № 11 С 1696 1703
- Саввантова КА О росте внутривидовых биологических форм арктического гольца *S alpinus* (L) Камчатки // Вести МГУ Сер 16 Бноюгия 1963 № 1 С 17 23
- Саввантцова КА Гомологическая изменчивость видов гольцов родов *Salvelmus* (Nilsson) Richardson и *Cristivomer Gilland Joidin* // Вопр ихтиологии 1969 Г 9 вып 1(54) С 26-54
- Саввантова КА Морфологические особенности и изменчивость токальных популяции озерно речной формы гольца *Salvelmus alpinus* (L) ии водоемов бассейна Камчатки // Там же 1970 Г 10 вып 2(11) С 300-318
- Саввантцова КА Экология и систематика пресноводных го щцов рода *Salvelmus* (Nilsson) Richaidson некоторых водоемов Камчатки//Там же 1973 Т 13 вып 1(78) С 67 78
- Саввантова КА О симпатрических морфо экологических группировках у гольцов рода *Salvelmus* (*Salmomidae*) // Зоол журн 1976а Г 55 № 11 С 1677-1688
- Саввантцова к А Го лыы (род *Salhehnus*) озера Начининского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Готарктики // Вопр нхгио юпш 1976б Г 16 вып 2 С 274-281
- Саввантцова КА О структуре вида в родах гольцов *Salvelmus* и блатродных тососей *Salmo* (*Salmoniformes Salmonidae*) // Зоология позвоно шых М 1979 i 10 С 31-60
- Саввантцова КА О структуре вида у рыб высоких широт (на примере гольцов рода *Salvelmus* (*Salmomidae Salmoniformes*)) // Современные проблемы ихтиологии М Наука 1981 С 106-124
- Саввантцова КА Формообразов лние и структура популяционных систем у лососевых рыб (на примере гольцов и камчатских бчаюродных чососей) Авгореф дис кшд био! наук М 1982 36 с
- Саввантова КА Применение концепции биологического вида к оценке систематического положения гольцов рода *Salvelmus* (*Salmonidae*) // Вопр ихтиологии 1983 Т 23 вып 6 С 883-893
- Саввантцова КАК проблеме симпатрического формо и видообразования у рыб // Биот науки 1985 К» 11 С 18-31

- Савваитова КА* Состояние и современные подходы к изучению гольцовой проблемы // Современное состояние исследования тососевидных рыб Тольятти ИЭВБ 1988 С 282-283
- Савваитова КА Винклер Х Максимов ВА* Влияние условия выращивания на морфологические признаки радужной форели // Биол науки 1980 N 1 С 56-60
- Савваитова КА Волобуев В В* К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (*Salmomde Sdlmonifoimes*) // Зоол журн 1978 Т 57 № 10 С 1534 1543
- Савваитова КА Кохменко Л В* Некоторые особенности биологии симпатрических гольцов (*Sdlvelmus alpinus* (L)) из бассейна озера Азабачье // Вести МГУ Сер 16 Биология 1971 №3 С 37-42
- Савваитова КА Максимов ВА* Каменный голец из бассейна р Камчатки // Биол науки 1970 № 5 С 7-20
- Савваитова КА Максимов ВА* Гонец *Sdlvelmus alpinus* (*Sdlmonifounts Sdlmonidae*) водоемов о ва Беринга (Командорские острова) // Зоол журн 1975 Т 54 № 2 С 1847-1859
- Савваитова КА Максимов ВА Медведева ЕД* Даватчан *Sdlvelmus alpinus erythnnus* (*Gsoigi*) // Вопр ихтиологии 1977 1 17 вып 2 С 203-219
- Савваитова КА Максимов ВА Мина МВ* и др Камчатские благородные лососи (Систематика экология перспективы использования на объектах форелеводства и акклиматизации) Воронеж Изд во Воронеж унта 1973 119 с
- Савваитова КА Медведева ЕД Максимов ВА* Глубоководный голец (*Sdlvelmus Salmomde Salmonitoimes*) норильских озер // Вопр ихтиологии 1977 Т Р вып 6 С 992 1008
- Савваитова КА Медников БМ Максимов ВА* Спорные вопросы систематики голецов рода *Sdlvelmus* (*Nilsson*) *Richdidson* // Основы классификации и филогении лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1977 С 31-37
- Савваитова КА Мина М В Максимов ВА* Эволюционные аспекты экологии размножения лососей рода *Sdlmo* в некоторых водоемах Камчатки // Вопр ихтиологии 1975 Т 15 вып 1(90) С 21-31
- Савваитова К П Решетников Ю С* Питание различных биологических форм арктического гольца *Sdlvelmus malma* (*Wdlb*) в некоторых водоемах Камчатки // Там же 1961 Т I вып 1(18) С 127-135
- Савваитова КА Романов Н С* Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевой формы и молоди озерно речной формы арктического гольца *S alpinus* из бассейна озера Азабачьего (Камчатка) // Биол науки 1969 № 8 С 16 28
- Салманов А В Каукуранта М* Остеологические особенности финской популяции атлантического лосося (*S ilmo salai* 7) из реки Симоиоки // Фауна морфология и экология рыб Л ЗИН АН СССР 1987 С 22-37
- Салменкова ЕА Алтухов Ю П Викторовский Р М* и др Генетическая структура популяции кеты размножающейся в реках Дальнего Востока и Северо Востока СССР // Журн общ биологии 1986 Т 47 С 529-549
- Салменкова ЕА Малинина Т В* Применение электрофорети [еских методов в популяционно генетических исследованиях рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов Вильнюс Мокслас 1976 Ч 2 С 82-92
- Саачишкова ЕА Омаьченко В 7 Иващенко И И* и др Популяционно генетические различия смежных поколений у тихоокеанской горбуши // XIV Тихоокеан на>ч конгр Гез докл Комитет Морская биология Секция II 1979 С 175-176
- Салменкова ЕА Омегьченко В Т Малинина Т В* и др Популяционно генетические различия между смежными поколениями у горбуши размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных Владивосток ДВНЦАН СССР 1981 С 95 104
- Санин НА Рухлов Ф Н* Биотехника разведения тихоокеанских лососей в Сахалинском области // Биология лососевых Владивосток ТИПРО 1978 С 99-101
- Световидов А Н* Морфологические основы системы тресковых // Изв АН СССР Сер биол 1946 №2/3 С 183-198
- Световидов А Н* Трескообразные М Л Изд во АН СССР 1948 121с
- Световидов А Н* Сельдевые(Сирек)ае) М Л Изд во АН СССР 1952 331с

- Световидов А Н* Сравнительно остеологическое изучение балканского эндемичного рода *Salmothymus* в связи с классификацией // Зоол журн 1975 Т 54 № 8 С 1174-1190
- Световидов А И* Типы видов рыб описанные П С Палласом в *Zoographid Rosso Asiatica* (с очерком истории опубликования этого труда) Л Наука 1978 44 с
- Световидов А Н Дорфеева Е А Клюканов В А Шапошникова Г Х* Морфологические основы классификации лососевидных рыб // Зоол журн 1975 Т 54 №4 С 559-574
- Северцов А Н* Этюды по теории эволюции Индивидуальное развитие и эволюция Киев 1912 300с
- Северцов А Н* Морфологические закономерности эволюции М Л Изд во АН СССР 1939 610 с
- Соуфонова М Ф* Распределение красной по нерестищам бассейна реки Озерной // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии Владивосток ИНРО 1978 С 129-т
- Семенченко А Ю* Морфологическое описание проходной симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) северо западной части Японского моря // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1981 С 105-115
- Семенченко А Ю* Экология западнокамчатской симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) (*Salmomidae*) в период нерестовой миграции // Вопр ихтиологии 1984 Г 24 вып 4 С 620-627
- Семенченко А Ю* Новый элемент биологической структуры южноприморской симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Биологические исследования лососевых Владивосток ДВНЦ АН СССР 1985 С 36^43
- Семенченко Н Н* Физиологическая характеристика размерно половых групп нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) в репродуктивный период // Там же 1985 С 56-67
- Семко Р С* Камчатская горбуша // Изв ТИРХ 1939 Т 16 С VI11
- Сергиевский С О* Структура вида у животных и ее значение для эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР Л Наука 1983 С 323-347
- Серебровский А С* Происхождение видов в свете последарвиновского изучения изменчивости и наследственности // Происхождение животных и растений М 1924 С 42-78
- Серебровский А С* Некоторые проблемы органической эволюции М Наука 1973 168 с
- Сидеисе Г Н* Морфолого экологическая характеристика популяции готца пачии озера плато Путорана // Лососевидные рыбы (Морфология систематика и экология) Л ЗИН АН СССР 1976 С 102
- Сишкон Д Г* Темы и формы эволюции М Изд во иностр чит 1948 358 с
- Скарлато О А Старобогатов Я И* Фштогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных Л ЗИН АН СССР 1974 С 30^6
- Скурихина Л А Медников Б М Бугарина П Я* Генетическая дивергенция хариусов (*Thymallus*) Евразии и сети видов // Зоол журн 1985 Т 64 N 2 С 245-251
- Скурихина Л А Тугарина П Я Медников Б М* К положению в системе *Thymalhdæ* (*Salmomfoimcs*) в свете данных молекулярной гибридизации ДНКхДНК // Вопр ихтиологии 1986 Т 26 вып 1 С 56-60
- Слюнин Н В* Охотское Камчатский край Естественно историческое описание СПб М во финансов 1900
- Смирное А И* Гибриды тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* особенности их развития и перспективы использования // Генетика семинария и гибридизация рыб М Наука 1969 С 139-159
- Смирнов А И* Биология размножение и развитие тихоокеанских лососей М Изд во МГУ 1975 335 с
- Соин С Г* Закономерности развития летней кеты горбуши и симы // Тр совей, по вопр лососевого хоз ва Дальнего Востока М Изд во АН СССР 1954 С 144-155
- Соин С Г О* типах развития лососевидных рыб и их таксономическом значении // Вопр ихтиологии 1980 Т 20 вып 1(120) С 65-72
- Сокэл Р Р* Современные представления о теории систематики // Журн оощ биологии 1967 Т 28 № 6 С 658-674

- Сокэл И Р* Нумерическая таксономия Методы и современное развитие//Там же 1968 Т 29 № 3 С 297-415
- Сокэл Р Р* Кластер анализ и классификация Предпосылки и основные направления // Классификация и кластер М Мир 1980 С 7-19
- Солдатов В К Линдберг Г У* Обзор рыб Дальневосточных морей Владивосток 1930 576 с (Изв ИИНРО Т S)
- Стирбогатов Я И* О соотношении био югической и типологической концепции вида // Журн общ биологии 1977 1 38 X» 2 С 157-165
- Старобогатов Я И* Проблемы видообразования М ВИНТИ 1985 92 с
- Стпанян Л С* Репродуктивная изоляция популяции и критерии вида у птиц // Зоол журн 1978 Т 57 № 10 С 1461 1471
- Суворов Е К* К ихтиофауне Чешской губы (Баренцево море) // Тр Ин та по изуч Севера 1929 Г 43 С 101-132
- Сычевская Е К* История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской Народной Республики М Наука 1983 Г 225-249
- Сычевская Е К* Пресноводная патсогеновая ихтиофауна СССР и Монголии М Наука 1986 157 с
- Таранец А Я* О некоторых новых пресноводных рыбах из Дальневосточного Края // Докл АН СССР Сер А 1933 №2 С 83-85
- Таранец А Я* Пресноводные рыбы бассейна северо западной части Японского моря //Тр ЗИН АН СССР 1936 Т 4 №2 С 483-540
- Гатарчнов Л П* Классификация и филогения // Журн общ биологии 1977 Г 38 № 5 С 676-689
- Татариное П П* Эволюция и классификация // Там же 1978 Г 39 № 5 С 423-435
- Татаринов Л П* Морфология палеонтология и филогенетика // Состояние и перспективы развития морфологии М Наука 1979 С 38-12
- Татаринов Л П* Направленность филогенетических процессов и прогнозируемость эволюции//Журн общ биологии 1985 Т 46 № 1 С 3-19
- Татарко К И* Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр ихтиологии 1968 Т 8 вып 3 С 425-439
- Гетушкин Е Я* Темпы молекулярной и фонстипической эволюции//Докл АН СССР 1989 Г 305 №4 С 1241-1245
- Тимофеев Ресовский Н В* О фенотипическом проявлении генотипа // Журн _жсперим биологии Сер А 1925 Т 1 № 3/4 С 93-142
- Тимофеев Ресовский Н В Воронцов И /Г Яблоков А В* Краткий очерк теории эволюции М Наука 1977 301 с
- Тимофеев Ресовский Н В Яблоков А В Готов Н В* Очерк учения о популяции М Наука 1973 277 с
- Гмуров Ю А Омсльченко ВТ* Определенис степени гомологии ДНК некоторых представите чей *Salmonfoimes* кинетическим методом // Экология и систематика лососевидных рыб Л ЗИН АН СССР 1976 С 94-98
- Уоддингтон К Х* Замечания к сообщению Б Гудвина // На пути к теоретической биолошн М Мир 1970а С 176-178
- Уоддингтон К Х* Основные биологические концепции // Там же 1970б С 11-38
- Ушаков Б П* О консервативности протоплазмы вида у пойкилотермных животных // Зоол журн 1958 Т 37 N 5 С 643-706
- Ушаков Б П* Физиология клетки и проблема вида в зоологии // Цитология 1959а Т 1 № 5 С М1-165
- Ушаков Б П* Теплоустойчивость тканей -видовой пршнак пойкилотермных животных// Зоол журн 1959б Т 38 К» 9 С 1292-1302
- Фолкнер Д С* Введение в генетику количественных признаков М Агропромиздат 1985
- Фролов С В* Дифференциация половых хромосом у лососевых рыб 2 Кариотипы о половых хромосомы нерки //Цитология 1990 Т 32 № 5 С 509-514
- Фролова МЛ* Рапон Кроноскоп сопки и вулкана Крашенинникова // Вулканы геотермальные системы Камчатки (Материалы IV Всесоюз вулканол совещ) Петропавловск Камчатский 1974 С 193-223

- Хопкино Д М* История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет // Берингия в Кайнозое Владивосток ДВНЦ АН СССР 1976 С 9-25
- Царев Ю И Рогатных А А Гориков В А* и др Родственные связи тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*//Докл АН СССР 1984 Т 279 № 6 С 1511-1516
- Цыгир В В Иванков В Н* Жилая симл *Oncorhynchus masou* in бассейна Артемовского водохранилища (Приморский край) // Вопр ихтиологии 1987 Т 27 вып 4 С 576-581
- Черешнев И А* Сравнительная характеристика симпатричных голецов р *Salvelinus* Чукотского полуострова//Лососевидные рыбы Л ЗИН АН СССР 1976 С 118-119
- Черешнев И А* Систематическое положение и олецов рода *Salvelinus* берингоморского побережья Чукотского полуострова // Биология моря 1978 № 1 С 36-6
- Черешнев И А* Система и таксономическое положение проходного гольца рода *Salvelinus* (Nilsson) *Richardson* Амгуэмы (Чукотка)//Тр Биол почв ин та ДВНЦ АН СССР 1978а Т 49 (152) С 77-90
- Черешнев И А* Фауна проходных лососевых на Крайнем Севере Востоке Азии (Чукотский полуостров)// Бююогия лососевых Владивосток ИИПРО 1978б
- Черешнев И А* Систематика проходного гольца (род *Sahalinus*) из бассейна реки Ионивеем (Чукотский полуостров) // Систематика и экология рыб континента и водоемов Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1979 С 114-125
- Черешнев И А* К систематике кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Чукотского полуострова // Фауна пресных вод Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1980 С 115-137
- Черешнев И А* Морфологическая характеристика горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока Владивосток ДВНЦ АН СССР 1981а С 79-95
- Черешнев И А* Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Там же 1981б С 115-146
- Черешнев И А* К вопросу о таксономическом статусе симпатрических проходных голецов рода *Salvelinus* (Salmonidae) Восточной Чукотки // Вопр ихтиологии 1982 Г 22 вып 6 С 922-936
- Черешнев И А Скопец М Б* *Salvelinus svetovidovi* gen et sp nova -новая эндемичная рыба in подсемейства лососевых (Salmonidae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка)//1 ам же 1990 Т 50 вып 2 С 201-213
- Черешнев И А Скопец М Б Гурков П К* Новый вид гольца *Salvelinus levanidovi* sp nov Нi бассейна Охотского моря //Там же 1989 Т 29 вып 5 С 691-704
- Чернавин В В* Брачные изменения скелета лососей Пг 1918 80 с (Изв отд рыбоводства и науч промысл исслед Т 1 вып 1)
- Чернавин В В* Происхождение брачного наряда у лососей Пг 1921 171с
- Чернавин В В* Опыт систематической группировки некоторых Salmonoidei основанный на их остеологических признаках//Изв Ин та опыт агрономии 1923 Т 1 № 3 С 103-106
- Черненко Л В* Об эволюции и цитотаксономии лососевых рыб семейства Salmonidae // Вопр ихтиологии 1969 Т 9 вып 6(59) С 971-980
- Черненко Е В* [енные мутации среди эмбрионов проходной и карликовой нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb) оз Дальнего (Камчатка)//Там же 1976 Т 16 вып 3 С 416-423
- Черненко Е В* Изменчивость кариотипа нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Дальнего Автореф дис канд биол наук М 1978 16 с
- Черненко Е В Викторьский Р М* Хромосомные наборы симы кунджи и южной мальмы //Науч еообщ Ин та биологич ин моря 1971 №2 С 228-231
- Черненко Е В Куренков С И Рябова Г Д* Дифференциация стада жилой нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Кроноцкого // Популяционная биология и систематика лососевых Владивосток ДВНЦ АН СССР 1980 С 11-15
- Чернов В М* Изучение повторяющихся последовательностей в геномах двух форм тихоокеанского лосося *Oncorhynchus nektar* Автореф дис канд биол наук Л 1987 15 с

- Чернов В М Борхсенцус С Н Количественное определение гомологии геномов между видами тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и внутривидовыми формами нерки // Со науч тр ГосНИИ озер и реч рыб хоз ва 1987 №261 С 84-94
- Чигиринский А И Современное состояние и пути улучшения прогнозирования уловов дальневосточных чососей // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока Владивосток ДВО АН СССР 1989
- Чхрасов А В Устьянов М Ю Протасов В Р Один из механизмов ориентации рыб при дальних миграциях // Докл АН СССР 1983 Г 270 №5 С 1272-1275
- Чур часов А В Устьянов М Ю Протасов В Р Ориентация рыб при миграциях // Успеха соврем биологии 198* Т 99 № 1 С 141-154
- Шапиро К О Иммуно серологические особенности лососей рода *Salmo* в связи с их классификацией // Зоол журн 1970 Т 49 № 8 С 1181-1188
- Шапошникова ГХ О систематическом положении родов *Hucho* Gunther и *Brachymys* Ux Gunter // Там же 1967 Т 46 № 2 С 254-257
- Шапошникова ГХ Сравнительно морфологическое изучение тайменей и ленков // Вопр ихтиологии 1968 Т 8 вып 3(50) С 440-464
- Шапошникова ГХ Сравнительно морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richaidson // Тр ЗИН АН СССР 1971 Т 48 С 4-30
- Шапошникова ГХ Систематические отношения некоторых представителей семейства *Salmomidae* // Зоол журн 1975 Т 54 № 4 С 575-582
- Шапошникова ГХ Каюканов В А Методика изучения скелетов рыб в целях систематики // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов Вильнюс Мийтис 1974 Ч 1 С 9-12
- Шаталкин А И К вопросу о таксономическом виде // Журн общ биологии 1983 Т 44 № 2 С 172-186
- Шаталкин А И Эволюционный вид как система индивидуально! природы // Там же 1984 Т 45 N 3 С 291-305
- Шаталкин А И Современное развитие филогенетической систематики Вилли Хеннига // Там же 1936 Т 47 № 1 С 13-29
- Шаталкин А И Биологическая систематика М Изд во МГУ 1988 184 с
- Шварц С С Эволюционная экология животных М 1969 199 с (Тр Ин та экологии растений и животных Вып 65)
- Шевцова Э Е Разведение гольца в Норвегии // Экспресс информ Сер Марикультура 1987 Вып 11 С 1-6
- Шеленкова Н Ю Исследование карiotипов двух изолированных популяции камчатской нерки // Цитология 1986 Т 28 № 7 С 735-739
- Шмагъгаузен И И Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии М Л Изд во АН СССР 1938
- Шмагъгаузен И И Факторы эволюции Теория стабилизирующего отбора М Наука 1968 444 с
- Шмидт ПЮ Миграции рыб М Л Изд во АН СССР 1947 362 с
- Шубина С А Применение метод! молекулярной гибридизации ДНК в микросистематических исследованиях (на примере позвоночных) // Мошкучярные основы геносистематики М Изд во МГУ 1980 С 185-202
- Шубина ЕА Видоспецифичность рестриктазного расщепления повторяющейся ДНК дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* // Докл АН СССР 1986 Т 287 X° 2 С 459-462
- Юдин К А О пр щипах и уровнях систематики животных // Зоол журн 1970 Т 49 № 9 С 735-749
- Юдин К А О перспективах развития систематики животных // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований Зоология Л Наука 1974а Вып 1 С 4-12
- Юдин К А О понятии признак и уровнях развития систематики животных // Теоретические основы систематики и филогении животных Л Наука 1974б С 5-29
- Юрцев Б А Берингия и ее биота в позднем кайнозое Синтез // Берингия в кайнозое Владивосток ДВНЦ АН СССР 1976 С 202-212
- Ябаков А В Фенетика Эволюция популяция признак М Наука 1980 136 с
- Яблоков А В Популяционная биология М Высш шк 1987 303 с

- Яковлев В Н* Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // *Вопр ихтиологии* 1961 1 1 вып 2(19) С 209-220
- Яковлев В Н* История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Там же 1964 Т 4 вып 1(30) С 10-22
- Яржомбек А А* Каратиноидные пигменты и систематика лососевых рыб // *Тр ВНИРО* 1972 Т 85 С 148-1*53
- Ясмаилов Н А* Древние климаты Земли Л Гидрометеиздат 1985 295 с
- Adanson M* Histoire naturelle du Senegal Coquillages Avec la relation abiegee d un voyage fait en ce pays pendant ies annees 1479 50 51 52 et 53 Pans Bauche 1757 190 XCVI 175 p
- Allan J H* Fust lepoit of the tiger trout hybrid *Salmo tuitta linnaeus x Salvehnus tontinelis* (Mitchill) in *Albeita* // *Canad Held Natui* 1977 Vol 91 N 1 P 85 86
- Alleidoif F Rayman N Stennek A Stalil G* Genetic variation in Scandinavian blown tiout (*Salmo trutta L.*) Evidence of distinct synpetuc populations // *Hereditas* 1976 Vol 83 N 1 P 73-82
- Allendoif F W Ultei F M* Biochemical genetic systematics of the genus *Salmo* // *Anim Blood Groups Biochem Genet* 1974 Vol 5 suppl 1 P 33
- Allendoif F W Ultei F M* Population genetics // *Fish Physiol* 1979 Vol 8 P 407-154
- Allison IS* Identity and piobable age of salmomds from suilace deposits at fossil lake Oregon // *Copeia* 1983 N 2 P 563-564
- Aim G* Aititicial hybridization between diffeient species of the Salmon family // *Rep Inst Freshwater Res Drottningholm* 1955 N 36 P 13 59
- Anas R E Muiai S* Use of scale characters and a discriminant function for classifying sockeye salmon (*Oncoihynchus nerka*) by continent of origin // *Bull INPFC* 1969 N 26 P 157-192
- Andeiherm M R* Cluster malysis foi application NY etc *Acad press* 1973 359 p
- Andei ssun K A* Fiskai och fiske I Norden Stockholm Boktoilaget natui och kultur 1942 Bd 11 S 541-1116
- Angerci RC Da\ichoiu EH Bntun R I* Single copy DNA and structural gene sequences relationships among foui sea uichin species // *Chromosoma* 1976 Vol 56 N 3 P 213-226
- AroKV ShepaidMP* Salmon of the North Pacific Ocean 5 Pacific Salmon in Canada // *Bull INPFC* 1967 N23 P 224-322
- Aitedi P* Geneia piscium in quibus systeina titum ichthyologiae propomtur cum classibus ordinibus generum chaiacteiibus specierum diffeientus observatiombus pluiimis Ichthyologiae Pais III Emendata et aucU a J I Walbaum Grypeswaldiae 1792 8 1 723 p
- Aspin Mill N* Genetic analysis of North American population of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) possible evidence foi the neutral mutation randon drift hypothesis // *Evolution* 1974 Vol 28 N2 P 295-305
- Astolji P Piazza A Kidd K K* Testing of evolutionary independence in simulated phylogenetic trees // *Syst Zool* 1978 Vol 27 N 4 P 391^00
- Aitst J C* Genetic differentiation during speciation // *Moleculai evolution Sunderland Sinauer* 1976 P 106-122
- Avne J C Smith MH* Biochemical genetic of xunfish 2 Genetic similarity between hybridizing species // *Amer Natur* 1974 Vol 108 P 458
- Baikov A* Reports of the Jasper paik lakes investigations 1925-1926 // *Contnb Canad Biol and Fish* 1927 Vol 3 P 379-387
- Bams R A* Survival and piopenstiy for homing as affected by presence or absence of locally adapted peteinal genes in two transplanted populations of pink salmon (*Oncorhynchus goibuscha*) // *J Fish Res Boaid Canada* 1976 Vol 33 N 12 P 2716-2725
- Benaicson P* Principles and problerns of zoogeography Belgrade NOZIT publ house 1975 24 p
- Baigiello T GiosjicldJ* Biochemical polymorphisms the unit of selection and hypothesis of conditional neutral // *BioSystems* 1979 Vol 11 N2/3 P 183-192
- Beat ham TD* Menstic and morphometric variation in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern Bntish Columbia and Puget Sound // *Canad J Zool* 1985 Vol 63 P 366-372

- Becheham ID Withlei RE Gould AP* Biochemical genetic stock identification of pink salmon (Oncorhynchus gorbuscha) in southern British Columbia and Puget Sound // *Canad J Fisch Aquat Sci* 1985 Vol 42 P 1474-1483
- Beei CR de* The development of vertebrate skull Oxford Clarendon press 1937 546 p
- Behnke RJ* A new subgenus and species of trout Salmo (Platysalmo) platycephalus from southcentral Turkey with comments on the classification of the subfamily Salmoninae // *Mitt Hambg Zool Mus Inst* 1968 Bd 66 S 1-15
- Behnke RJ* The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // *J Fish Res Board Canada* 1972 Vol 29 N 6 P 639-671
- Behnke RI* A systematic review of the genus Salvehnus // *Charrs salmonid fishes of the genus Salvehnus Hague Junk* 1980 P 441-480
- Belmke RI* Intepicting the phylogeny of Salvehnus // *Physiol Ecol Jap* 1989 Spec vol I P 35-48
- Bclinke RI Tmu Ponu Koh Needham PR* Status of the landlocked salmonid fishes of Foimose with a review of Oncorhynchus masou (Bievooit) // *Copeia* 1962 N2 P 400-407
- BagM* Pink salmon Oncoihynchus goibuscha (Wilbaum) in Noiwai // *Rep Inst Freshwater Res Drottmgtholm* 1977 N 56 P 12-17
- Beit RE* External morphology of the pink salmon Oncorhynchus gorbuscha introduced into Lake Supeno // *Canad J Fish Aquat Sci* 1979 Vol 36 P 1283-1287
- Berg WI Gall GAL* Gene flow and genetic differentiation among California coastal rainbow trout populations // *Ibid* 1988 Vol 45 N 1 P 122-131
- Bmthe EP van den Gloss MR* Length of breeding life of coho salmon (Oncoihynchus kisutch) // *Canad J Zool* 1986 Vol 64 N 7 P 1482-1486
- Bugot P Blanc JM Chelassus B Esuifu AM* Relation entre le nombre de caeca et la croissance chez la truite arc en ciel // *Bull Cent etud et rech sci Biainu* 1979 Vol 12 N 3 P 534-535
- Bisgelov RS* Hybrid zones and reproductive isolation // *Evolution* 1965 Vol 19 N4 P 449-458
- Bilton HT Rukir WE* Supplementary checks on the scales of pink salmon (Oncoihynchus gorbuscha) and chum salmon (O. keta) // *J Fish Res Board Canada* 1965 Vol 22 N 6 p 1477-1489
- Blatkith RE Reymont RA* Multivariate morphometrics L NY Acad press 1971 412 p
- Blan AA* Pink salmon find new home in Newfoundland // *Fish Canada* 1968 Vol 21 N4 P 9-12
- Bohlin T Dellejois C Feucmo U* Early sexual maturation of male sea trout and salmon - an evolutionary model and some practical implications // *Rep Inst Freshwater Res Drottmgtholm* 1986 N 63 P 17-25
- Bouhevdr A Seijt H* Nature of heterogeneity in mispairing of reannealed middle repetitive DNA // *Chromosoma* 1977 Vol 61 P 317-333
- Breimeir* The actic charr Salvehnus alpinus salvehnus in the piealpine Attersee Austria // *Charrs Salmonid fishes of the genus Salvehnus Hague Junk* 19480 P 765-772
- Bun IR* Temperature tolerance in young Pacific salmon genus Oncorhynchus // *J Fish Res Board Canada* 1952 Vol 9 N 6 P 265-323
- Bicvon IC* Notes on some figures of Japanese fish Wash (DC) 1856 36 p
- Bum J C* Introduction to the zoogeography of North American fishes // *The zoogeography on North American freshwater fishes NY etc Wiley* 1986 P 1-16
- Bjorn CID* Natural hybrids of Salmo trutta x Salvehnus fontmehs // *Copeia* 1966 N 3 P 600-601
- Biush C* Vergleichende Osteologie des Reinlachs (Salmo salar) mit besonderer Berücksichtigung der Myologie nebst einleitenden Bemerkungen über die skelettbildenden Gewebe der Wirbeltiere Mainz 1861 23 S
- Bull INPFC* Historical catch statistics for salmon of the North Pacific Ocean Vancouver 1979 N39 166 p
- Bush GL* Modes of animal speciations // *Ann Rev Ecol Syst* 1975 Vol 6 P 339-364
- Canun IH Sokal RR* A method for deducing branching sequences in phylogeny // *Evolution* 1965 Vol 19 N3 P 311-326
- Campbell JS* Spawning characteristics of brown trout and sea trout Salmo trutta L in Kirk Burn River Tweed Scotland // *J Fish Biol* 1977 Vol 11 N 3 P 217-229

- Campbell R N* Feiox trout *Salmo trutta* L and charr. *Salvelinus-olpmus* L in Scottish lochs // *Ibid* 1979 Vol 14 N 1 P 1-29
- Cm ton HZ* Chromosome tiacers of the ougin of *speu.es* // *Science* 1970 Vol 168 P 1414-1418
- Canon HZ* Specidtion and the foundei principle // *Univ Mo Stadlei Symp* 1971 N3 P 51-70
- Canon HZ* Reoiganization of tht gene poole dunng specidtion // *Genetic structuie of populations Honolulu Univ Hawaii piess* 1973 P 274-280
- Ccn ton HZ* The genetics of speciation at the diplois level // *Amei Natur* 1975 Vol 109 P 83-92
- Canon HZ* The unit of genetic change in adaptation and speciation // *Ann Mo Bot Gaiden* 1976 Vol 61 N2 P 211-224
- Casnell H Wuman RJ Monn R* Evaluating the consequences of reproduction in complex salmomd life cycles-//*Aquaculture* 1984 Vol 43 N 1/3 P 123-134
- Caunda TM* A comparison of coregonines and other salmonids with the earliest known teleostean fishes // *Biology of Coregonid fishts Winnipeg Univ Manitoba press* 1970 P 1-32
- Caxcndei TM* Taxonomy and distribution of the bull trout *Salvehnus confluentus* (Suckley) from the American Noithwest // *Calif Tish and Game* 1978 Vol 64 N 3 P 139-174
- Cmindei TM* Systemalics of *Salvehnus* tiom the Noith Pacific Basin // *Chairs Salmomd fishes of the gtnus Salvehnus Hague Junk* 1980 P 295-322
- Caxendei TM* Review of the fossil histoiy of North Amenean tieshwatei fishes // *The zoogeogiaph) of Noilh Amencan titshwatei fishes NY etc Wiley* 1986 P 699-724
- Cavendei T M Kimuia S* Cytotaxonomy and mleirelationships of Pacific basin *Salvehnus* // *Physiol Ecol Jap* 1989 Spec vol 1 P 49-68
- Cavendei TM Milki RR* *Smilodomichthus rastiosus* a new Pliocene salmomd fish from Western United States//*Bull Mus Natur Hist Univ Oie* 1972 N 18 P 1-44
- Chans Sdmonid fishes of the genus *Salvehnus* / Ed FK Balon Hague Junk 1980 919 p
- Lvistu W I* A review of the Japanese salmon *Oncoih>nchus masu* and *O rhodurus* with paiticulai leference to then potential foi introduction into Ontario watei // *Res Infoim Pap (Hsh) Ontano* 1970 N 37
- Cohen D M* Ontogeny systeainatics and phylogeny // *Ontogeny and systematics of fishes Lavience (Kans) Amei Soc Ichfhyol Herpetol* 1984 P 7-11
- Cook RC LoulGE* Identification ol stocks of Bnstol Bay sockeye salmon *Oncorhynchus neika* by evaluating scale patterns with a polynomial discriminant method // *Fish Bull* 1978 Vol 76 P 415^123
- Daniel IR* An annotated bibliogiaphy of inteispecific hybridization of *Salmonidae* // *FAO Fish Cue* 1973 N 133 P 1-32
- Denidton EH Bnttcn RJ* Oiganization ttanscription and regulation in the animal genome // *Quait Rev Biol* 1973 Vol 48 P 565-613
- Day F* Butish and lush *Salmonidae* L 1887 298 p
- De Ka\ N N* Nev, Yolk fauna NY 1842 Vol 4 P 244
- De Lac\ AC Moiton W M* Taxonomy and habitat of the chans *Salvehnus malma* and *Salvehnus alpinus* of the Karluk didinage system//*Trans Amei fish Soc* 1943 N72 P 79-91
- DnonWI* BMDP biomedical computei piograms Los Angeles Univ Calif press 1977 880 p
- Dobzlumsk\ 7 G* Genetics and oi gin ol spetcits NY Columbia Univ piess 1937 364p
- Dobzhansky TG* Genetics of the evolutionary process NY L Columbia Univ piess 1970 505 p
- Dob hansky TG* Organismic and moleculai espects of species formation // *Moieculai evolution Sundeiland Sinauer* 1976 P 95-105
- Doll P J Chuang C R Saundex G F* Inveited lepetilive sequences in the human genome // *Biochemistry* 1976 Vol 15 N 18 P 4120^125
- DuboisA* Hybridization inteispecificque et notion de genie en Zooloaje// *C 1 Acad sci C* 1981 T 292 P 201-203
- D\mondJR* The tiout and othei gamt fishes of British Columbia//*Bull Biol Boaid Canada* 1932 Vol 32 P 37-39

- Dymond J R Vladoy V D* The distribution and relationship of the salmonid fishes of North America and North Asia // Proc Fifth Pacif sci congr 1934 Vol 5 P 3741-3750
- Eldredge N Gould S J* Punctuated equilibrium: An alternative to phyletic gradualism // Models in paleontology San Francisco Freeman 1972 P 82-115
- Engel W Sihmultke J Wolf U* Diploid tetraploid relationships in teleostean fishes // Isozymes L Acad press 1975 Vol 4 P 449-462
- Fains JS* A successive approximation approach to character weighting // Syst Zool 1969 Vol 18 N4 P 375-385
- Fains JS* Methods for computing Wagner trees // Ibid 1970 Vol 19 N 1 P 83-92
- Fai ra JS* The hypothesis of nonspecificity and taxonomic congruence // Annu Rev Ecol Syst 1971 Vol 2 P 277-302
- Fains JS* An efficient method for finding monothetic groups // Syst Zool 1978 Vol 27 N 4 P 468-472
- Fan is I S* The information contents of phylogenetic system // Ibid 1979 Vol 28 N 4 P 483-519
- Felsenstein J* Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading // Ibid 1978 Vol 27 N4 P 401-410
- Felsenstein J* Numerical methods for inferring evolutionary trees // Quart Rev Biol 1982 Vol 57 N4 P 379-404
- Ferguson A Hinchey KIM Savidson G* Systematics of the lush pollan (*Coregonus pollan* Thompson) An electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae // J Fish Biol 1978 N 12 P 221-233
- Fei ; UH ; I A Mason F M* Allozyme evidence for reproductively isolated sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta* L) in Lough Melvin Ireland // J Fish Biol 1981
- Ferris S D Wiatl G S* Phylogeny of tetraploid Catostomid fishes based on the loss of duplicate gene expression // Syst Zool 1978 Vol 27 N 2 P 189-206
- Fink W L Weisman S H* Relationships of the sturgeonfishes (Teleostei) with a description of *Diplophos* // Bull Mus Comp Zool Harvard Univ 1982 Vol 150 N2 P 32-93
- The fishes of the Japanese Archipelago // H Masuda K Amaoka C Araga et al Tokyo Tokai Univ press 1984 Vol 1 370 pp Vol 2 448 p
- Fitch WM* Molecular evolutionary clocks // Molecular evolution Sunderland Sinauer 1976 P 160-178
- Foerste RE* Interspecific cross breeding of Pacific salmon // Trans Roy Soc Canada Ser 3 sect 5 1935 Vol 29 P 58-104
- Foerster RE* The sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* // Bull Fish Res Board Canada 1968 N 162 P 422
- Folmer LC DuVioff W W* The parrot transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids A review of selected literature // Aquaculture 1980 Vol 21 N 1 P 1-37
- Fukuhaia RM Mui S La Lanne J I Snbhihadh A* Continental origin of red salmon as determined from morphological character // Bull INPFC 1962 N8 P 15-109
- Galaii G A thamtilin M E Hough B R* et al Evolution of repetitive and nonrepetitive DNA // Ibid 1976 P 200-224
- Galside E T* Developmental rate and vertebral number in Salmonids // J Fish Res Board Canada 1966 Vol 23 N 10 P 1537-1551
- Georqu \ G P Vaisha \ sk \ AJ R \ skin A P Chruch R B* On the structural organization of the transcriptional unit in animal chromosomes // Cold Spring Harbor Symp Cold Spring Harbor 1974 P 869-882
- Gluurett A I Shuli \ S M Tromhle G R* Genetic relationships among populations of Alaskan chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Canad J Fish Aquat Sci 1987 Vol 44 P 765-774
- Gluselm MT* A radical solution to the species problem // Syst Zool 1974 Vol 23 N 3 P 536-544
- Gill Tli* The differentiate characters of the Salmonidae and Thymallidae // Proc US Nat Mus 1894 Vol 17 N 992 P 117-122
- Gill Tit Joidan DS* Cnstimomer // Bull US Nat Mus 1878 N 12 P 1-95
- Gjtdiem I Eif,um A Refstie T* Chromosomes of some salmonids and salmonid hybrids // Aquaculture 1977 Vol 11, N4 P 335-348

- Gold I R* Systematics of western North American trout (*Salmo*) with notes on the redbond trout of Sheephaven Creek California//Canad J Zool 1977 Vol 55 N11 P 1858-1873
- Gold J R* Cytogenetics // Fish Physiol 1979 Vol 8 P 353-405
- Gold J R Gall G A E* The taxonomic structure of six golden trout (*Salmo aguabomta*) populations from the Sierra Nevada California (*Pisces Salmomdae*) // Ploc Cihf Acad Sci 1975 Vol 40 N 10 P 234-263
- Gold I R Kuel W I Sliand* Chromosome formulae of North American fishes The Texas A and M university system 1979 24 p
- Gokhclumdt R* The material basis of evolution New Haven etc Yale Univ press 1940
- Goshm W A* Contribution toward a classification of modern isospondylous fishes // Bull But Mu (Natur Hist) Ser Zool 1960 Vol 6(6) P 325-365
- Goshne W A* Functional morphology and classification of Teleostean fishes Honolulu Umv Hawaii press 1973 208 p
- Gothne W A* The evolution of some structural systems with reference to the interrelationships of modern lowei teleostean fish groups//Jap J Ichthyol 1980 Vol 27 N 1 P 1-28
- Giai, Rⁿ MiKenzie IA* Muscle protein electrophoresis in the genus *Salmo* of Eastern Canada // J Fish Res Board Canada 1970 Vol 27 N 11 P 1109 1112
- Giant WS Milnei GB Kiawovth P Una F M* Use of biochemical genetic valiants for identification of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stocks in Cook Inlet Alaska // Canad J Fish Aquat Sci 1980 Vol 37 P 1328-1347
- GiceiiHood P H Rosen D E Watzman S H Myers O S* Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms // Bull Amei Mus Natur Hist 1966 Vol 131 N4 P 339^156
- GioolC QuinnTP* Homing migration of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* to the Fraser River // Fish Bull 1987 Vol 85 N 3 P 455-469
- GiusMR* Disruptive selection for alternative life histories in salmon//Nature 1985 Vol 313 N 5997 P 47-48
- Giosienoi M B Vosbw^hFC* Arctic ocean floor Based on bathymetric studies by B C Heezen and M Tharp//Nat Geogr Mag 1971 N10
- Gunther A* Catalogue of the fishes in the British Museum L Printed by Order of the Trustees 1866 Vol 6 368 p
- Gintliei A* Report on the shore fishes procured during the voyage of H M S Challenger in the years 1873-1876 L 1880 82 p 32 pi (Rep Sci Rex Explor Voyage H M S Challenger Zool Vol 1(6))
- Habbei I* Superspecies and species limits in vertebrates // Ztschr zool Syst und Evolutionforsh 1986 Bd 24 N3 S 169-190
- Had^iue S* Zur Kenntms des *Salmothymus ohndanus* (Steindachner) (*Pisces Salmomdae*) // Verh Intern Verein Limnol 1961 Bd 14 N2 S 785-791
- Hadiist e S* Zur Kenntms der Gattung *Salmothymus* Berg Zugleich ein Beitrag zur Systematik der Familie der Salmoniden (*Fisces*) // Inst piscicult Rep Macedoine 1962 T 3, N 2 P 39-56
- Hanammii N hltida T Sana S* et al Salmon of the North Pacific Ocean 3 A review of the life history of the North Pacific salmon//Bull INPrC 1966 N 18 P 1-86
- Hancvnuia N Ishula T Sana S* et al Salmon of the North Pacific Ocean 4 Spawning populations of North Pacific salmon//Bull INPFC 1967 N 23 P 1-327
- Huiper ChW* A bayesian probability view of phylogenetic systematics // Syst Zool 1979 Vol 28 N 4 P 547-553
- Harlk\ S E* The chromosomes of salmonid fishes // Biol Rev Cambridge Philos Soc 1987 Vol 62 N 3 P 197-214
- Haitman W L Raleigh R F* Tributary homing of sockeye salmon at Brook and Karluk Lakes A.kaska//J Fish Res Board Canada 1964 Vol 21 N 3 P 485-504
- Hosier AD* Underwater guidepost Homing of salmon Madison Umv Wis press 1966 155 p
- Hosier \D Scholz \T* Olfactory imprinting and homing in salmon Investigation into the mechanism of the imprinting process B etc Springer 1983 134 p
- Hedt>pelh i W* Taonomy Man s oldest piofession //The eleventh annual University of the Pacific Faculty Research lecture Stockton (Calif) Univ Pacif press 1961 P 1-19
- Humke F* Naturgeschithte des Hennngs (Wanderungen des Hering in den europeischen Meeren) B Salle 1898 128 S

- Hcllt J H* Behavior of displaced adult pmk salmon//Tians Amer Fish Soc 1966 Vol 9i
P 188-195
- Hcnt>e\eld R Md>rs* ecological species enter ion // Syst Zool 1988 Vol 37 N1 P 47-55
- Hennu\ W* Giundzuge emei Theone der phylogenetischen Systematik B Dt Zentiaiverl 1930
370 S
- Henni; W* Phylogenetic systematic¹; Urbana Umv Ill press 1966 264 p
- Hem u'ion I N\quin L* The ecological and genetical segiegation of two simpatnc species of
dwarfed char (*Sahelmus splanus* (*L I* species complex) // Rep Inst Freshwatei Res
Drottningholra 1976 N 55 P 15-17
- Hikita T* Ecological and moiphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidat) with
paiticulai consideration on phylogen) // Sci Rep Hokkaido Salmon Hatch 1962 N 17
P 1-97
- Hnidai K R\yman N btahl G* Genetic differentntion among local populations and morphot)pes
of Aictit chair *Salvelinus alpinus* // Biol J Linnean Soc 1986 Vol 27 P 269-
285
- Hmtqaidner R* Evolution ol genome size//Modeculai evolution Sunderland Smauer 1976
P 179-199
- Hoar WS* The evolution of migratoiy behavior among juvenile salmon ol the genus
Oncorhynchus//J Fish Res Boaid'Canada 1958 Vol 15 N3 P 391-428
- HokikJ* Review and evolution of *Hucho* (Salmonidae)//Acta sci nat Brno 1982a Vol 16
N3 P 1-29
- llokik J* Towaiads the chaiaeteislics ot the genera *Hucho* and *Biachymystax* (Pisces Salmomdael
//Folia zool Brno 1982b Vol 31 N4 P 369-380
- Honma Y* A specimens of a possible hybnd between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus*
leucomatms from the Ohkuregawa Reiver Sado Island//Annu Rep Sado Mai Biol Stai
Nngata Umv 1974 N4 P 1-3
- Huhb\ C L* Hybudization between fish species in natuie//Syst Zool 1955 Vol 4 N1 P 1-
20
- Hnbbt C L* Isolating mechanisms in the speciation of fishes // Veitebiate speciation Austin
Umv Tex press 1961 P 5-23
- HHIID* A mattei of individuality // Philos Sci 1978 Vol 45 P 335-360
- Hull D* The limits of cladism// Ibid 1979 N4 P 416^40
- Hun lunwn G E* The niche An abstractly inhibited hypervolume // The ecological theatie and the
evolutionary play New Haven (Conn) Yale Umv press 1965 P 26-78
- Huxk\ IS* Problems of elatwte giowth NY Dial press 1932 276 p
- Imcu H T* On the oilgin ol telocentnc chromosomes in mammals//J Theoi Biol 1978 Vol 71
N4 P 619-637
- Inamuia A Nakamuta M* Distribution and variation of fishes in the genus *Salvelinus* in Japan //
Miscell Rep Res Inst Natur Resour 1962 Vol 58/59 P 64-78
- hluda T* Aspects of the marine biology of asiatic pink salmon // Symp on pink salmon
Vancouver Univ Bnl Columbia piess 1962 P 135-139
- Isluda T* Salmon of the Noith Pacific Ocean 2 Pink salmon in the Fei East // Bull INPFC
1967 N23 P 9-23
- ISI atlas of science Biochemistiy and molecular biology 1978/80 Philadelphia Inst Sci
Infoim 1983
- lolinson L* Ecology of arctic populations of lake trout *Salvelinus namaycush* lake whitetish
Coiegonus clupeafoimis arctic chai S *alpinus* and associated species in unexploited lakes
of Canadian Noithwestl Teiniones // J Fish Res Boaid Canada 1976 Vol 33 N 11
P 2459-2488
- /olhc M* Development ot the head skeleton and pectoral gndle of salmons with a note on scales //
Canad J Zool 1984 Vol 62 P 1757-1778
- Ionian D i* The genera of tishes and a classification of tishes Stanfoid (Calif) Stanfoid Univ
press 1963 800 XVI p
- Jot dan DS E\etmann B W* The fishes of North and Middle Amenca Wash (DC) 1896
1240 p (US Nat Mus Buil N47)
- Ionian D S E\einuum B W CUuk H W* Check list of the fishes and tishelke veitebrates of
North and Middle Amenca north of northern boundaiy ot Venezuela and Columbia Wash
(DC) 1930 670 p (Rep US Comm Fish 1928 Pt 2^

- Jordan DS MiGreqorEA* Record of fishes obtained by David Stair Jordan in Japan 1922 family Sdmonidae // Mem Carnegie Mus 1925 Vol 10 N2 P 122-146
- Joslvasi K Humolo J* Starch gel electrophoresis of haemoglobins of freshwater salmonid fishes in southwest Japan 1 Genus *Salvelinus* (Char)//Bull Jap Soc Sci Fish 1972 Vol 38 N 7 P 779-788
- Kailin S* Classification of selection migration structures and conditions for a protected polymorphism//Evol Biol 1982 Vol 14 P 61-204
- Kawanabe H* Japanese char (r(r))s and masu salmon problems A review // Physiol Ecol Jap 1989 Spec vol 1 P 11-24
- Kawanabe H Yamazaki F Noakes D L G* (ed) Biology of charr and masu salmon // Physiol and Ecol Jap 1989 Vol 1 P 1-711
- Kendall AW Ji Belmke R J* Salmomidae Development and relationships //Ontogeny and systematics of fishes Lawrence (Kanst) Amer Soc Ichthyol Hupetol 1954 P 142-149
- Kindall WC* The fishes of New England The salmon family 1 The trout of charrs // Mem Boston Soc Natur Hist 1914 Vol 5 P 95-103
- Kendall WC* Concerning the generic name *Conostomus* vs *Salvelmus* for the Great Lakes trout or *Namaycush* // Copeia 1919 N 74 P 78-81
- Kimmel P* Fishes of the Miocene Pliocene Berr Butte formation Southern Oregon // Pap Paleontol 1975 N 14 P 62-97
- Kimina M Wei G H* The stepping stone model of population structures and the decrease of genetic differentiation with distance//Genetics 1964 Vol 49 H 561-567
- Kumaya S* Description of the fishes collected from the Yangtze River China by late Dr K Kishinouye and his party in 1927 1929//J Shanghai Sci Inst Sect III 1934 Vol 1 N 2 P 11-247
- Kumaya S Nakamura M* A new salmonid fish *Oncorhynchus iwamae* sp. n. obtained from Kyushu Japan // Contn Dep Fisch and Fish Res Lab Kyushu Univ 1962 N 5
- Kirkpatrick M Selander R K* Genetics of speciation in lake whitefish in the Allegheny basin // Evolution 1979 Vol 33 P 478-485
- Klyukina VA Doi fet A t A* Osteological peculiarities of salmon of the genus *Oncorhynchus* and their relations in the subfamily Salmoninae // Third Europ Ichthyol Congr Warsaw 18-25 Sept 1979 Warsaw 1979
- Kohayashi H* Comparative studies of the scales in Japanese freshwater fishes with special reference to phylogeny and evolution//Jap J Ichthyol 1955 Vol 5 N4 P 64-75
- Cornfield I Belaud K F Mount; I R Kiuhas F W* Genetic similarity among endemic arctic char (*Salvelmus alpinus*) and implications for their management // Canad J Fish Aquat Sci 1981 Vol 38 N 1 P 32-39
- Knob T* Ecological and physiological studies of the Dolly Varden char (*Salvelmus malma*) in lake Shikabetsu Hokkaido//Sci Rep Hokkaido Salmon Hatch 1967 N 21 P 11-33
- Kuo C C* Rectification of the original description of *Hucho bleekeri* Kimura // Acta zootaxon sinica 1981 Vol 6 P 84
- Kuam W H Laniua H* Pik salmon in the Great Lakes Fisheries 1981 Vol 6 N 2 P 2-6
- Lamham B J* Bilateral asymmetry in paired menstic chaetae of Pacific salmon // Pacif Sci 1966 Vol 20 N2 P 193-202
- Landium B I Denk TA* The distribution of marine western Alaskan and Kamchatka sockeye salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea // Bull INPEC 1968 N 24 P 110
- Laudci G V Licm K F* The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes // Bull Mus Comp Zool 1983 Vol 150 N3 P 95-197
- Litguhc P C Schreik B Behnke R J* Taximetric analysis of selected groups of Western North American salmon with respect to phylogenetic divergences//Syst Zool 1972 Vol 21 N3 P 292-307
- Li W H* Simple method for constituting phylogenetic trees from distance matrices // Proc Nat Acad Sci US 1981 Vol 78 N 2 P 1085-1089
- Lnuhey C C* Problems in zoogeography of the lake trout *Salvelmus namaycush* // J Fish Res Board Canada 1964 Vol 21 N 5 P 977-994
- Lindsty C C* Pleomorphism the widespread tendency among related fish species for vertebral number to be correlated with maximum body length // Ibid 1975 Vol 32 N 12 P 2453-2469

- Linnaeus C.* Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decime reformata. T. 1. Laurentii Salvii. Holmiae. 1758. 824 p.
- MacArthur R.H.* The theory of the niche // Population biology and evolution. Syracuse: Univ. press, 1968. P. 159-176.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: N.Y.: Princeton Univ. press. 1967. 203 p.
- MacCrinunon H.R., Gots B.L.* Fisheries for charrs // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Hague: Junk. 1980. P. 797-839.
- MacLeans I.A., Evans D.O.* The stock concept, discreteness of fish stocks, and fisheries management // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, N 12. P. 1889-1898.
- Magnusson K.P., Ferguson M.M.* Genetic analysis of four sympatric morphs of arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from Thingvallavatn, Iceland // Environ. Biol. Fish. 1987. Vol. 20, N 1. P. 67-73.
- Malcolm J.* Development of the head skeleton and pectoral girdle of salmon, with a note on scales // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 62, N 9. P. 1757-1778.
- Manzer J.I., Shepard M.P.* Marine survival, distribution and migration of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) of the British Columbia coast // Symp. on pink salmon. Vancouver: Univ. Brit. Columbia press. 1962. P. 113-122.
- Martin N.V., Olver C.H.* The lake charr, *Salvelinus namaycush* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Hague: Junk. 1980. P. 205-277.
- Martin N.V., Sanderson F.K.* Pyloric caeca and gill raker development in lake trout *Salvelinus namaycush* in Algonquin Park, Ontario // J. Fish. Res. Board Canada. 1967. Vol. 21, N 5. P. 965-974.
- Maxson L.R., Sarich V.M., Wilson A.C.* Continental drift and the use of albumin as an evolutionary clock // Nature. 1975. Vol. 225. P. 397-400.
- McAllister D.E., Platania S.P., Schueler F.W.* et al. Ichthyofaunal patterns a geographic grid // The zoogeography of North American freshwater fishes. N.Y. etc.: Wiley, 1986. P. 17-51.
- McCart P.J.* A review of the systematics and ecology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the western Arctic. Ottawa. 1980. VII, 89 p. (Canad. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci.; N 935).
- McCormick S.D., Naiman R.J.* Some determinants of maturation in brook trout, *Salvelinus fontinalis* // Aquaculture. 1984. Vol. 43, N 1/3. P. 269-278.
- McDowall R.M.* Relationships of galaxioid fishes with a further discussion of salmoniform classification // Copeia. 1969. N 3. P. 796-824.
- McNeil J.* Purposeful phenetics // Syst. Zool. 1979. Vol. 28, N 4. P. 465-482.
- McPluik J.D.* A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // J. Fish. Res. Board Canada. 1961. Vol. 18, N 5. P. 793-816.
- McPluik J.D., Lindse C.C.* Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska // Bull. Fish. Res. Board Canada. 1970. N 173. P. 1-381.
- Merrill T.R.* Freshwater survival of pink salmon at Sashin Creek // Symp. on pink salmon. Vancouver: Univ. Brit. Columbia press, 1962. P. 59-72.
- Messinger H.B., Billon H.T.* Factor analysis in discriminating the racial origin of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. 1974. Vol. 31. P. 1-10.
- MUhener C.D., Sokal R.R.* A quantitative approach to a problem in classification // Evolution. 1957. Vol. 11. P. 130-162.
- Mickevicius M.F., Johnson M.S.* Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution // Syst. Zool. 1976. Vol. 25, N 3. P. 260-270.
- Milne D.J.* The growth, morphology and relationship of the species of Pacific salmon and steelhead trout: Ph.D. Thesis, Montreal, 1948. 101 p.
- Mori S., Nagoshi M.* Morphological comparisons between the markless masu trout (Iwame) and the red-spotted masu trout (Amago). *Salmo (Oncorhynchus) masou macrostomus* Gunther in the Mikini-dani Stream of Mie Prefecture, Japan // Bull. Fac. Fish. Mie Univ. 1986. N 13. P. 135-143.
- Morrow J.E.* Analysis of the dolly varden charr, *Salvelinus malma*, of northwestern North America and Northeastern North America and Northeastern Siberia // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Hague: Junk, 1980. P. 323-338.

- Marlon W.M., Miller R.R.* Systematic position of the lake trout, *Salvelinus namaycush* // *Copeia*. 1954. N2. P. 116-124.
- Muramoto J., Azumi J., Fukuoka H.* Karyotype.s of 9 species of the Salmonidae // *Chromosome Inform. Serv.* 1974. N 17. P. 20-23.
- Myers R.A., Hatchings J.A., Gibson R.J.* Variation in male parr maturation within and among populations of atlantic salmon, *salmo salar*// *Canad. J. Fi.sch. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, N 6. P. 1242-1248.
- Nakamura M.* Keys to the freshwater fishes of Japan fully illustrated in colors. Tokyo: Hokuryukan, 1963. 258 p.
- Neave F.* The origin and speciation of *Oncorhynchus* // *Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. III, sect. V.* 1958. Vol.52. P. 25-40.
- Neave F.* Ocean migration of Pacific salmon // *1. Fish. Res. Board Canada.* 1964. Vol. 21, N 5. P. 1227-1244.
- Nei M.* Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoresis data on protein identity// *Amer. Natur.* 1971. Vol. 105. P. 385-396.
- Nei M.* Molecular population genetics and evolution. N.Y. etc.: North Holland, 1975. 288 p.
- Nelson G.J.* Gill arches of some teleostean fishes of the families Salangidae and Argentinidae // *Jap. J. Ichthyol.* 1970. Vol. 17, N 2. P. 61-66.
- Nelson G.J.* Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law// *Syst. Zool.* 1978. Vol. 27, N 3. P. 324-345.
- Nelson G.J., Platnick N.I.* Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. N.Y.: Columbia Univ. press. 1981. 567 p.
- Nekson J.S.* Distribution and nomenclature of North American kokanee *Oncorhynchus nerka* // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1968. Vol. 25, N 2. P. 409-414.
- Nelson J.S.* Fishes of the world. N.Y. etc.: Wiley, 1984. 523 p.
- Nevo E., Clcve N.* Genetic differentiation during speciation // *Nature.* 1978. Vol. 275, N 5676. P. 125-126.
- Nomura M.* On the taxonomic characters in the mouth cavity of salmonid fishes. 2. Pacific salmon//*Jap. J. Ichthyol.* 1953. N4. P. 162-169.
- Norden C.R.* Comparative osteology of representative Salmonid fishes, with particular reference to the Greyling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny// *J. Fish. Res. Board Canada.* 1961. Vol. 18, N5. P. 679-791.
- Nordeng H.* Migratory systems in anadromous salmtonids // *Physiol. Ecol. Jap.* 1989. Spec. vol. 1. P. 167-168.
- Norman JR.* A draft synopsis of the orders, families and genera of recent fishes and fish-like vertebrates. L.: Trustees of Brit. Mus., 1966. 649 p.
- Nyinan L.* A new approach to the taxonomy of the "Salvelinus alpinus species complex" // *Rep. Inst. Preshwarer Res. Drottningholm.* 1972. N52. P. 103-131.
- Nynum L.* Why is there a "charr problem"? // *Physiol. Ecol. Jap.* 1989. Spec. vol. 1. P. 25-32.
- Nyinan L., Hammar J., Gydcmo R.* The systematics and biology of landlocked population of arctic char from Northern Europe// *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm.* 1981. N59. P. 128-141.
- Ohno S.M., Muramoto J., Klein J., Alkin N.B.* Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish// *Chromosomes today.* Edinburgh: Oliver and Boyd, 1968. Vol. 2. P. 139-147.
- Okazaki T.* Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, populations of North America// *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1981. Vol. 47, N4. P. 507-514.
- Okazaki T.* Genetic structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* river populations // *ibid.* 1983. Vol.49, N2. P. 189-196.
- Okazaki T.* Genetic variation and population structure in masu salmon *Oncorhynchus masou* of Japan // *Ibid.* 1986. Vol. 52, N 8. P. 1365-1376.
- O'Matey B.W., Towle HE., Sowartz R.J.* Regulation of gene expression in eucaryote // *Annu. Rev. Genet.* 1977. Vol. 11. P. 239-277.
- Osiima M.* Life history and distribution of the fresh-water salmons found in the waters of Japan // *Proc. Fifth Pacif. Sci. Congr.* 1934. Vol. 5. P. 3751-3773.
- Parker W.K.* On the structure and development of the skull in the Salmon (*Salmo salar* L.)// *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1873. Vol. 163. P. 95-145.

- Payne R H Child A R Fonesi A* The existence of natural hybrids between the European trout and Atlantic Salmon//J Fish Res Board Canada 1972 Vol 4 N 2 P 231-236
- Peai son R E* Use of a discriminant function to classify North American and Asian pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) collected in 1953// Bull INPFC 1964 N 14 P 6"-90
- Phillips R B PleMeKA EilLMV Hartley SE* Evolution of nucleolar rRNA regions and ribosomal RNA genes in *Salvelinus*//Physiol Ecol Jap 1989 Spec vol I P 429-447
- Phillips RB Zaitek KD Oiler FM* Chromosome banding in Salmonid fishes Nucleolar organizer region in *Oncorhynchus*//Canad J Genet Cytol 1986 Vol 28 P 502-510
- PlalnuK NI* Classification historical narratives and hypothesis//Syst Zool 1978a Vol 27 N 3 P 365-369
- PlatnuL N I* Phylogenetic and cladistic hypothesis *A. uebata* // Ibid 1978b Vol 27 N 3 P 354-362
- PlalnuK Ni* Philosophy and the transformation of cladistics// Ibid 1979 Vol 28 N 4 P 537-546
- PlalnuK N I* Philosophy and the transformation of cladistics // Ibid 1980 Vol 29 N 4 P 537-546
- Pov,dl IR* The founder flush speciation theory An experimental approach // Evolution 1978 Vol 32 N 3 P 465-474
- Pona G* The book *cheir Salvelinus fontinalis* //Charrs salmonid fishes of the genus *Salvelinus* Hague Junk 1980 P 141-203
- Piuchaid A L* Homing tendency and age at maturity of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in British Columbia//J Fish Res Board Canada 1939 Vol 4 N 4 P 233-251
- Quadr S U* Taxonomic status of the *Salvelinus-alpinus* complex // Ibid 1974 Vol 3! N 8 P 1355-1361
- Quartan J A Daves R G* Character selection by information content in the numerical taxonomy of some male *Batrachomorphus* (Homoptera Cicadellidae)//Ztschi Zool Syst Evol 1985 Bd 23 S 100-115
- Quum TP* Homing and straying in Pacific salmon // Mechanisms of migration in fishes N Y L Plenum press 1984 P 357-362
- Quum TP* Homing and the evolution of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*// Migrations Mechanisms and adaptive significance 1985 P 353 366
- Quum TP Wood C C Maiyolis L et al* Homing in wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations as inferred from differences in parasite prevalence and allozyme allele frequencies//Canad J Fish Aquat Sci 1987 Vol 44 N 11 P 1963-1971
- Rejstie T G/editm T* Hybrids between *Salmonidae* species Hatchability and growth rate in the freshwater period//Aquaculture 1975 Vol 6 N 4 P 333-342
- Res>an C 7* The systematic arrangement of the fishes of the family *Salmonidae* // Ann und Mag Natur Hist Ser 8 1914 Vol 13 P 405-408
- Rei\ ID* Genetic structure of allopatric populations and sympatric life history types of *Salvelinus alpinus/malma* in the Western Arctic Canada // Physiol Ecol Jap 1989 Spec vol 1 P 405-420
- Rue N R* Change in repeated DNA in evolution//Evolution genetic system NY 1972 P 44-79
- Rue N R* A special class of related repeated sequences in mouse and rat DNA s // Carnegie Inst Year Book 1975 Vol 74 P 197-205
- Richardson I* Fauna Boreah Americana Pt III Fishes L 1836 328 p
- Ruler WE* On the origin of kokanee a fresh water type of sockeye salmon // Trans Roy Soc Canada Ser III sect V 1940 Vol 34 P 121-135
- Rukei WE* Additional observation concerning residual sockeye and kokanee (*Oncorhynchus nerka*)//J Fish Res Board Canada 1959 Vol 16 N 6 P 897-902
- Ruker WE* Regulation of the abundance of pink salmon populations / Symp on pink salmon Vancouver Univ Brit Columbia press 1962 P 155-201
- Rukei WE* Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations // The stock concept in Pacific salmon H R MacMillan lectures in fisheries Univ Brit Columbia Vancouver 1972 P 19-160
- Rukei WE* Changes in the average age of Pacific Salmon//Canad J Fish Aquat Sci 1981 Vol 38 N 12 P 1636-1656

- Rivet I F Nyqaaid K H Chiisensen B* Population structure ecological segregation and reproduction in a population of aicic chai (*Salvehnus alpinus*) from Lake Taseisuaq Greenland//Ibid 1986 Vol 41 N 1 P 985-992
- Rohlf F J* NTSYS-PC numerical taxonomy and multivariate analysis system N Y Appl biostatist me 1988 163 p
- Rosen D E* Intenelationships of higher enteleostean fishes //J Ltrm Sac (Zool) 1973 Vol 13 P 197 513
- Rosen D E* Phylogeny and zoogeography of Salmoniform fishes and relationships of Lepidogalaxias salamandroides//Bull Amei Mus Natui Hist 1974 Vol 143 ait 2 P 267-325
- Rosen D t* Eleostean interrelationships morphological function and evolutionaiy inference// Amei Zool 1982 Vol 22 P 261-273
- Rosen D E Petteison C* The stuctiue and relationships of the panacanthopteygian fishes // Bull Amei Mus Natui Hist 1969 Vol 141 N 3 P 357-474
- Roukhlu\ FN Ljubac\ aOS Kiwi cun LD* effectiveness of pink salmon leproduction at the hatchenes of the Sakhalin Region//Proc Noith Pacif Aquat Symp Anchoiage (Ala) 1980 P 119-122
- Rounsejell G A* Anadiomy m Noith Ameacan Salmomdae // Risli Bull US Fish und Wildlife Serv 1958 Vol 58 N 131 P 171-184
- Rounsejell G A* Relationship amon Noith American Salmonidat // Ibid 1962 Vol 62 N209 P 235-269
- Ro\te W T Leimood L S Haiti A C* Models ot oceanic migrations of pacific salmon and comments on guidance mechanisms//Ibid 1968 Vol 66 P 441-462
- Ryman N* Patterns of disticbution of biochemical genetic variation in salmonids Differences between species//Aquaculture 1983 Vol 33 P 1-21
- Runan N Mlendoij F W Stalil G* Repioductive isolation with little genetic diveiguice in sympatnc population of brown tiout (*Salmo tiutta*)//Genetics 1979 Vol 92 N 1 P 247-262
- Rvihin N Lagtuiani U Andeisson L et al* Lack of conespondence between genetic and morphologic variability patterns in atiantic herring (*Clupea harcngus*) // Heidity 1984 Vol 53 N 3 P 687 704
- Scholl A Geigei W* Zum Artproblem Bei Seuind Bachforellen em biochemish geneticchei Beitrag//Rev suisse 700I 1976 Bd 83 N 4 S 976 980
- Scott A P Baynes S M Skaiptdmsson O Bvi VI* Control of spawning time in lainbow tiout *Salmo gaudnen* using constant long daylengths// Aquacultuie 1984 Vol 43 N 1/3 P 223-233
- Scott W B Ciossman E I* Pieshwatei fishes of Canada//Bull Fish Res Boaid Canada 1973 N 184 P 1-966
- Stiidilci GGE* Species concept and speciation//Canad J Zool 1974 Vol 52 N 9 P m i - 11 34
- Seelt\ H G* The fiesh walei fishes of Europe a history of their geneia species structuies habits and distubation Cass! 1886 P 317 328
- Sliaklci J B Tamau LS* Biochemical and moiphological evidence ot sibling species ot boncfish, *Albula vulpes* //Amei Zool 1977 Vol 17 P 973
- Shields II Stunts N A* DNA-DNA hydiidization studies of buds//Evolution 1975 Vol 29 N2 P 159-166
- Simon R C* Chiomosome morphology and species evolution in the five Noith American species of pacific salmon (*Onocorhynchus*)// i Morphol 1963 Vol 112, N1 P 77-97
- Smith C L* Minnows first then tiout//I isheies 1988 Vol 13 N4 P 4-8
- Smith G R* FISILS of the Pliocene Glens Fen y foi mation Southwest Idaho//Pap Paleontol 1975 N 14 P 1-68
- Smith G R* Late Cenozoic freshwatei fishes of North Amei tea// Annu Rev Ecol Syst 1981 Vol 12 P 163-193
- Smith GR Kotlm RK* Phenetic and cladistic studies ot biochemical and moiphological characteristics of Catastomus // Syst Zool 1971 Vol 20 N3 P 282-297
- Smilli G R Stecn le\ R F* The classification and scientific names of lembow and cutthroat trout // Tishenes 1989 Vol 14 N 1 P 4 10
- Smut h A* A history of Scandinavian fishes 2 Stockholm 189s P 567-1240

- Sneth P H A* The application of computers to taxonomy // *J Gen Microbiol* 1957 Vol 17 P 201-226
- Sneth P H A Sokal R R* Numerical taxonomy San Francisco Freeman 1973 573 p
- Snotiason S S Skulason S Sandlnml O T* et al Shape polymorphism in arctic chair *Salvelmus alpinus* in Thmgvallatn Iceland//*Physiol Ecol Jap* 1989 Spec vol 1 P 393-404
- Sola L Catandella S Capamm E* New developments in veilebrate cytotaxonomy 3 Kaiyology of bony fishes A review//*Genetica* 1981 Vol 54 P 285-328
- Stabell O B* Homing and olfactran in salmomds a critical review with special reference to the Atlantic salmon//*Biol Rev Cambridge Philos Soc* 1984 Vol 59 N 3 P 334-388
- Stanko\it S* The Balkan lake ohnd and its living world//*Monogr Biol* 1960 N9 P 1-357
- Subdivision of Phanerozoic tune Cambndge Umv press 1982
- Siukley G* Notices of certain new species of North American Sdlmomdae et c t // *Ann N Y Liceum Natur Hist* 1861 Vol 7 P 312
- SucUe\ G* Description of several new species of Salmonidae from tht Northwest coast of America//*Ibid* 1861 Vol 7 P I-10
- Sutterhn A M MtuFilane L R* Growth and salinity tolerance in hybrids within *Salmo* sp and *Salvelmus* sp // *Aquacultuie* 1977 Vol 12, N 1 P 41-52
- b\aidson G* Chromosome studies on Salnonidae // *Rep Swed St Inst Freshwater Fish Res Drottnmgholm* 1945 N23 P 1-151
- S\eioudo\ AN* Salmonidae // *Fishes of North Eastern Atlantic and the Mediterranean* P UNESCO 1984 Vol 1 P 373-385
- Takagi K Aio KV Haitt AC Dell MB* Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) offshore waters of the North Pacific Ocean // *Bull INPEC* 1981 N40 P 1-196
- Takeda K Onodeta 5 Yosluynsu K* *Salvelmus leucomaenis* with atypical coloi pettems collected in the Mogami and Nikko rivers systems Yamagata prefecture // *Jap J Ichthyol* 1978 Vol 25 N 1 P 58-64
- Tihcina\in V V* Preliminary account of the bleeding changes in the skulls of *Salmo* and *Oncorhynchus*//*Ploc Linn Soc London* 1937a Sess 149 P 11-19
- Tihernaun V V* Skulls of salmon and trout//*Salmon Trout Mag* 1937b N88
- Tiliernaun V V* Changes in tht salmon skull//*Trans Zool Soc London* 1938a Vol 24 N 2 P 103-185
- Tcliemavin \ V* The ibsorption of bones in the skull of salmon during their migiation to rivers // *Fish Scotland Salmon* 1938b Vol 6 P 1-4
- Tihernaun V V* The breeding chaiacters of salmon in relation to their size // *Proc Zool Soc London* 1944 Vol 138B P 206-232
- Tciau I Hayashinuku N* On the artificial hybridization among the salmonid fishes//*Sic Rep Hokkaido Salmon Hatch* 1961 N 16 P 51-62
- Thomas V/ K Willilei R E Beckenbacli A T* Mitochondrial DNA analysis of Pacific salmonid evolution//*Canad J Zool* 1986 Vol 64 N 5 P 1058-1064
- Thompson D Au v W* On growth and form Cambridge Umv press, 1948 1116p
- Tsuyuki H Roheus E* Interspecies relationships within the genus *Oncorhynchus* based on biochemical systematics//*J Fish Res Board Canada* 1966 Vol 23 N 1 P 101-107
- Tsn\uki H Roberts E Wanstom WE Market I R* The species specifity and constancy of muscle myogen and haemoglobin electrophoiegrams of *Oncorhynchus* // *Ibid* 1965 Vol 22 N 1 P 215-217
- Tsuyuki H Uthe J F Roberts E ClaikeLW* Comparative electrophoregrams of *Coregonus clupeaformis* *Salvelmus namaycush*, *S alpinus*, *S malma* and *S fontinalis* from the family Salmonidae//*Ibid* 1966 Vol 23 N 10 P 1599-1606
- Tinner B I* Genetic divergence of Death Valley pupfish species Biochemical versus morphological evidence//*Evolution* 1974 Vol 28 P 281
- Ud\urdy M D F A* classification of the biogeographical provinces of the world // *IUCN Occas Pap* 1975 N 18 P 1-49
- Una F M Aebeisold P Helle J Wnuins G* Genetic characterization ot population in the southea tein lange of sockey salmon// *Proc Olimpic wild fish conf /Ed JM Walton, DB Houston* 1983 P 17-32
- Utter F M Mlendorj F W Hodgms H O* Genetic variability and relationships in pacific salmon and related trout based on protein variations//*Syst Zool* 1973 Vol 22 N 3 P 257-270

- Uttei F M Campion D Grant S et al* Population structures of indigenous salmonid species of the Pacific Northwest 1 A within and between species examination of natural populations based on genetic variations of proteins // *Salmonid ecosystems of the North Pacific* / Ed DC Himsworth W J McNeil Corvaha (Ore) State Univ press 1980 P 285-304
- Uleno T Millet RR* Summary of late Cenozoic freshwater fish record for North America// *Occas Pap Mus Zool Univ Mich* 1963 Vol 631 P 1-34
- Vernon FH* Morphometric comparison of three races of kokanee (*Oncorhynchus nerka*) within a large British Columbia lake// *J Fish Res Board Canada* 1957 Vol 14 N4 P 573-598
- Vincin EH* Pink salmon populations of the Fraser River system // *Symp on pink salmon Vancouver Univ Brit Columbia press* 1962 P 53-58
- Vladyskov V D* Taxonomic characters of the eastern North American charrs (*Salvelinus* and *Cristivomer*) // *J Fish Res Board Canada* 1954 Vol 11 N6 P 904-932
- Vladyskov V D* Osteological studies on pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* // *Bull Fish Res Board Canada* 1962 N 136 P 1-172
- Vladyskov V D* A review of Salmonid genera and their broad geographical distribution // *Trans Roy Soc Canada Ser IV sect III* 1963 Vol 1 P 459-504
- Vladyskov V D* Peail tubercles and certain cranial peculiarities useful in the taxonomy of coregonid genera// *Biology of coregonid fishes Winnipeg Univ Manitoba press* 1970 P 167-193
- Vladyskov V D Giiuhv C G* Comments on the nomenclature of some subgenera of Salmomidae// *J Fish Res Board Canada* 1972 Vol 29 N 11 P 1631-1632
- Weirman S H* The origin of stomatoid fishes with comments on the classification of salmoniform fishes// *Сопен* 1967 N3 P 507-540
- White M J D* Speciation in Animals // *Austral J Sci* 1959 Vol 22 N 1 P 32-39
- White M J D* Principles of karyotype evolution in animals // *Genetics today Proc IX Intern Congr genet L NY Peigamon press* 1965 P 391-397
- White M J D* Models of speciation// *Science* 1968 Vol 159 N3819 P 1065-1070
- White M J D* Animal cytology and evolution NY Cambridge Cambridge Univ press 1973 962 p
- White M J D* Chromosomal repatterning regulations and restrictions// *Genetics* 1975 Vol 79 P 63-72
- Wilimovsky N J* Provisional keys to the fishes of Alaska Juneau (Ala) US Dep Interior Fish and Wildlife Serv 1958 133p
- Wilmut R L Bui qui C V* Genetic differences among population of Alaskan sockeye salmon // *Trans Amer Fish Soc* 1985 Vol 114 P 236-243
- Wilson A C* Gene regulation in evolution // *Molecular evolution Sunderland (Mass)* 1976 P 225-234
- Wilson A C Mawon L R Saiuh V M* Two types of molecular evolution Evidence from studies of interspecific hybridization // *Proc Nat Acad Sci US* 1974a Vol 71 P 2843-2847
- Wilson A C Smith V M Maxwn L R* The importance of gene rearrangement evolution // *Ibid* 1974b Vol 71 P 3028-3030
- Wilson M V* Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia // *Life Sci Contnb Roy Ontario Mus* 1977 N3 P 1-61
- Wright S* Isolation by distance// *Genetics* 1943 Vol 28 P 114-138
- Yamanaka H Yamauchi K Hashimoto K Matsuura F* Starch gel electrophoresis of fish hemoglobins 3 Salmonid fishes// *Bull Jap Soc Sci Fish* 1967 Vol 33 N3 P 195-203
- Yarell W* A history of British fishes John Van Voorst 1836 Vol 2 P 65-75

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
ВВЕДЕНИЕ	7
Глава 1	
МЕТОДОЛОГИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	10
1 1 Методология эволюционных исследований	10
12 МаєрпаТ и методы	19
Глава 2	
ФИЛОГЕНЕЗ И КЛАССИФИКАЦИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ	29
2 1 Взгляды на систему и филогению критический обзор	29
2 2 Родственные связи и система высших таксонов лососевых рыб	43
Глава 3	
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДОВ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ	84
Глава 4	
ФИЛОГЕНЕЗ И ОСНОВЫ КЛАССИФИКАЦИИ ВИДОВ ГОЛЬЦОВ	136
4 1 Проблемы систематики и филогении гольцов [оларктики	137
4 2 Гольцы в районах симпатрии	143
4 3 Родственные связи и система гольцов	177
Глава 5	
ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ	211
5 1 Популяционная организация нерки	220
5 2 Популяционная структура горбуши	235
5 3 Эпигенетическая дифференциация лососевых	267
Глава 6	
ПРОБЛЕМА ВИДА У ЛОСОСЕВЫХ РЫБ	276
Глава 7	
ФАКТОРЫ, МЕХАНИЗМЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ	285
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	303
ЛИТЕРАТУРА	306

CONTENTS

Preface	*>
INTRODUCTION	7
Chapter 1	
METHODOLOGY, MATERIALS AND METHODS	10
1 1 Methodology of evolutionary of researches	10
1 2 Materials and methods	19
Chapter 2	
PHYLOGENY AND CLASSIFICATION OF HIGHER TAXONS OF SALMOMDS	29
2 1 System and phylogeny the critical itview	29
2 2 Phylogenetii. relationships and taxonomy of higher taxons of salmonid fishes	43
Chapter 3	
PHYLOGENY AND TAXONOMY OF PACIFIC SALMONS	84
Chapter 4	
PHYLOGENY AND CLASSIFICATION OF CHARRS	136
4 1 Problems of taxonomy and phylogeny of Holarctic charrs	137
4 2 Carrs in zone of sympatry	143
4 3 Phylogenetic relations and taxonomy of charrs	177
Chapter 5	
INTERSPECIFIC DIFFERENTIATION OF SALMONID FISHES	211
5 1 Population stiuctue of sockecea salmon	220
5 2 Population structure of pink salmon	235
5 3 Epigenetic differetiation of salmonid fishes	267
Chapter 6	
THE SPECIES PROBLEM IN SALMONID FISHES	276
Chapter 7	
THE FACTORS, MECHANISMS AND DIRECTIONS OF EVOLUTION OF SALMONID FISHES	285
CONCLUSION	303
LITERATURE	306

Научное издание

Глубоковский
Михаил **Константинович**

ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ
ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Утверждено к печати
Ученым советом Института биологии моря
Дальневосточного отделения
Российской академии наук

Заведующая редакцией
"Наука - биология, химия" Е.В. Тихомирова

Редактор А.М. Гидалевич

Художник Ю.С. Шлепер

Художественный редактор Н.Н. Михайлова

Технический редактор З.Б. Павлюк

Корректоры Н.П. Гаврикова,
Г.В. Дубовицкая

Набор и верстка выполнены в издательстве
на компьютерной технике

ИБ № 1688

Л.Р № 020297 от 27 11 91

Подписано к печати 24 07 95

Формат 60х90 1/16

Гарнитура Тайме Печать офсетная

Усл.печ.л. 22,0 Уел кр -отг. 22,0 Уч -изд.л. 24,3

Тип зак 3464

Издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН

199034, Санкт-Петербург. 9 линия, 12

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"
ВЫХОДЯТ В СВЕТ СЛЕДУЮЩИЕ КНИГИ:

Виноградов А.П. Химический элементный состав организмов моря: Изб труды. М: Наука, 1995 50 л (в пер).

Книга является заключительной в серии "Избранные труды" академика А.П. Виноградова. Этот фундаментальный труд представляет огромный сводный материал по сравнительному изучению с геохимической точки зрения элементного состава морских организмов. Настоящее издание является переводом книги А.П. Виноградова аналогичного названия, опубликованной в США в 1953 г.

Для экологов, биологов, геохимиков.

**Л а т ы п о в Ю.Я., Д а у т о в а Т.Н. Кораллы склерактинии
Вьетнама. Ч. 4. Поритиды, дендрофиллиды. М., 1995. 10 л.**

В четвертой части монографии описываются самые распространенные кораллы из всех рифостроящих склерактинии. относящиеся к семейству поритиды и участвующие в формировании как живого рифового сообщества, так и органогенного каркаса всех без исключения коралловых рифов. Детально рассматриваются морфология, терминология поритид, трудности их систематики и роль в рифообразовании Вьетнама. Приводятся рисунки и атлас фотографий внешнего вида и деталей внутреннего строения этих кораллов.

Для биологов, зоологов, преподавателей биологических вузов

**В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"
ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ СЛЕДУЮЩИЕ КНИГИ:**

Д а н у к а л о в а Г. А. Двустворчатые моллюски и стратиграфия акчагыла М , 1996. - 17 л

В монографии проведена ревизия около 300 описанных до настоящего времени видов акчагыльских двустворчатых моллюсков, принадлежащих к семействам мактрид и кардиид. Рассмотрены их морфология, классификация и филогенетические отношения родов и видов внутри отдельных родов.

На основании ряда подробно изученных разрезов акчагыла в различных районах его распространения и особенно в пределах стратотипической области (Западная Туркмения) уточнено стратиграфическое распределение видов и поддержано предложение о двухчленном делении акчагыльского яруса. Даны детальные описания и фаунистическая характеристика разрезов, предлагаемых в качестве неостратотипа и гипостратотипов акчагыльского региона яруса.

Для палеонтологов, геологов-стратиграфов.

Е с а к о в а Н.В., Ж е г а л л о Б.А. Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Монголии. М., 1996. - 20 л.

В монографии изложены результаты изучения древнейших моллюсков и фосфатокальциевых скелетных проблематичных остатков, показано и стратиграфическое значение для расчленения верхов докембрия и нижнего кембрия Монголии и межрегиональной зональной корреляции. Дано описание 11 разрезов венда и нижнего кембрия. Дано сопоставление со стратиграфическими схемами Сибирской платформы. Южного Казахстана, Китая и Канады. Впервые приводится монографическое описание всех известных моллюсков и проблематичных остатков из нижнего кембрия Западной и Северо-Западной Монголии. Рассмотрена морфология, терминология и система хиолительминтов, анабаритид, некоторых склеритомных ископаемых с обсуждением вопросов их систематической принадлежности.

Для палеонтологов, геологов, биологов.

Проблема белка. Т. 2: Пространственное строение белка. М., 1996. - 40 л.

Монография посвящена экспериментальным и концептуальным исследованиям пространственного строения белковых молекул с момента возникновения работ в этой области и по сегодняшний день. В первой части книги рассмотрены исследования трехмерных структур белков и механизмов их сборки в условиях *in vitro* и *in vivo*, во второй части проанализированы эмпирические подходы к предсказанию вторичной, супервторичной и третичной структур белковых молекул. Значительное внимание уделено общим вопросам термодинамики и кинетики спонтанной укладки белка в нативную конформацию: изложена общая теория свертывания белковой цепи, основанная на нелинейной неравновесной термодинамике.

Для биохимиков, молекулярных биологов и медиков.

Человек в космическом полете: В 2 кн. Т. 3. М., 1996. - Кн. 1.
45 л.

В первой книге совместного российско-американского издания "Космическая биология и медицина" с современных позиций рассмотрены основные проблемы гравитационной биологии, представлены и проанализированы результаты многочисленных полетных экспериментов, выполненных на широком спектре биологических объектов - различных представителях животного и растительного мира с использованием разнообразных методик исследования. Приводятся данные о влиянии невесомости на различные системы организма человека: сердечно-сосудистую, дыхательную, пищеварительную, эндокринную, обмен веществ, иммунную и др. Рассмотрены различные модели невесомости и возможные механизмы физиологических эффектов этого специфического фактора космического полета.

Для биологов, космических физиологов, врачей, инженеров, лиц, интересующихся проблемами освоения космоса.

Человек в космическом полете: В 2 кн. Т. 3 М., 1996. - Кн. 2.
45 л.

Во второй книге рассмотрены эффекты различных факторов космического полета и пространства, действующих как раздельно, так и в разнообразных сочетаниях. Представлен большой экспериментальный материал о реакциях организма человека на действие линейных, ударных и угловых ускорений, ионизирующего и неионизирующего излучения. Обсуждаются особенности психического состояния членов экипажа в полете и принципы коррекции. Приводятся результаты медицинских исследований, полученные в кратковременных и длительных полетах и при возвращении космонавтов (астронавтов) на Землю, а также в условиях внекорабельной деятельности. Рассмотрены отдельные вопросы фармакодинамики лекарственных препаратов в полете и математические модели физиологических состояний.

Для биологов, космических физиологов, врачей, инженеров, лиц, интересующихся проблемами освоения космоса.

Рапопорт И.А. Гены, эволюция, селекция: Избранные труды. М., 1996. - 20 л.

В сборнике научных статей выдающегося отечественного генетика И.А. Рапопорта рассматриваются результаты экспериментальной и теоретической разработки генетических механизмов прогрессивной эволюции и их использование в селекции.

Для генетиков и селекционеров, специалистов в области сельского хозяйства и историков науки.



На примере лососевых рыб разработан и апробирован новый методический подход к биологической классификации, сочетающий наиболее плодотворные принципы эволюционной систематики с количественными методами фенетики и кладизма. Определены основные направления внутривидовой дифференциации лососевых рыб - популяционное и эпигенетическое, различающиеся факторами и механизмами эволюционной динамики и обуславливающие двойственный характер микроэволюции группы.