

В гл. 2.1. Взгляды на систему и филогению: критический обзор.

С. 32 Gunther (1866): установил два новых рода *Brachymistax* и *Hucho*. В диагнозе *Hucho* он указал отсутствие зубов на *basibranchiale*.

Л. С. Берг (Berg, 1908) уточнил диагнозы родов, включив в них особенности расположения зубов на сошнике, нёбных и *sorulae*, число чешуй в боковой линии и число пилорических придатков. Рассматривал *Hucho* как подрод гольцов.

Позже В. Владыков установил два новых подрода, в том числе *Parahucho* для дальневосточного тайменя *Hucho perryi*. Подрод *Parahucho* был выделен Владыковым провизорно на основании наличия зубов на *sorulae* и язычной кости (*glossohyale*), значительно меньшего, чем у *Hucho S. str.*, числа позвонков и чешуй 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.

В последние годы более детальное изучение краниологических особенностей лососевых рыб, а также установление специфичности кариотипа СТ позволили нам уточнить филогенез и сделать вывод о родовой самостоятельности дальневосточных тайменей *Parahucho* (Глубоковский, Глубоковская, 1981; Анбиндер и др., 1982; Глубоковский, 1983, 1988).

Гипотеза о морском происхождении лососевых – (Day, 1887; Smitt, 1895; Зенкевич, 1933; Шмидт, 1947; Никольский, 1971), Берг Л. С. (1908, 1940, 1948). (Stancovic, 1960; Hadzisce, 1961, 1962).

После обстоятельных краниологических исследований Г. Шапошниковой (1967, 1968, 1975) и А. Н. Световидова (1975), эта идея была оставлена как безосновательная. В противоположность Бергу, аргументами сближения таксонов ленков и тайменей послужили особенности зубного вооружения и длина рукоятки сошника.

Представления о генеративно пресноводном происхождении лососевых поддерживал В. В. Чернавин (1918, 1921, 1923). Позже эти представления были приняты многими (Берг, 1948; Hoar, 1958; Neave, 1958; Яковлев, 1961; Vladikov, 1963), а предложенный им филогенетический ряд от примитивных *Brachymistax*, через *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* к эволюционно продвинутым *Oncorhynchus* лег в основу многих схем (Norden, 1961; Cavender, 1970; Световидов и др., 1975; Дорофеева, 1977, 1982, 1985, 1988; Holcik, 1982). Ряд Чернавина (1923) соответствует ряду Берга (1908), но отличается обратной направленностью эволюционного процесса. Разногласия заключались в оценке направления ортогенеза лососевых рыб в области частной адаптации – тесноты связи с морем.

И. Холчик (1982, а, б), детально изучивший тайменей и ленков, указал на их большое сходство по размеру рукоятки и характеру зубного вооружения сошника, форме чешуй в боковой линии и числу их рядов, размерам жирового плавника, а также по параметрам кариотипа. Он предложил выделить трибу *Nuchonini* (*Brachymistax*, *Hucho*, включая *Parahucho*). Это поддержал Д. А. Павлов (1989), изучивший особенности эмбрионального развития этих рыб. Ошибки Холчика – чешуи боковой линии каналы *Parahucho* округлы, каналы в чешуе боковой линии *Parahucho* закрытые (трубковидная форма чешуй боковой линии с открытыми каналами). Кариотип *Parahucho* резко отличается от кариотипа *Hucho* и ленков (Анбиндер и др., 1982).

Холчик предположил, что предок *Nuchonini* – 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 *Hucho* (*Parahucho*) *perryi* возник в нижнем плейстоцене, но никак не аргументирует. Между тем, древнейший из обнаруженных ископаемых останков – эоценовые *Eosalmo*, близкие к тихоокеанским *Parasalmo*, тогда как лососи, близкие к тайменям и ленкам, известны лишь из олигоцена и миоцена (Kimmel, 1975; Wilson, 1977; Сычевская, 1986).

Архаичные черты трибы *Huchonini* (Холчик) – сравнительно большое (63-72) число сегментов тела у эмбрионов (?).

Е. А. Дорофеева (1977, 1982, 1985) считала, что наиболее генерализованным, примитивным является род *Brachymistax*, тогда как формы лососевых, связанные с выходом в открытые моря, образуют более молодые, продвинутые и специализированные группы (в т. ч. *Parahucho*). Затем (1988) взгляды Дорофеевой на систему лососевых рыб существенно изменились.

Нельзя считать удачными филогенетические схемы Р. Бенке (Behnke, 1968) и А. Кендалла и Р. Бенке (Kendall, Behnke, 1984). *Parahucho* имеет hypethmoideum, зубы на sorulae и язычной кости. В. Н. Иванков (1987) показал, что наиболее своеобразные яйцеклетки наблюдаются у СТ: 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.

Первую схему кариологической эволюции разработал Р. М. Викторовский (1975, 1978). В середине 1970-х кариологически неизученным оставался лишь СТ, выделенный Владыковым в подрод. Цитогенетическое исследование этого таксона существенным образом изменило представления о кариологической эволюции лососевых. Гипотеза М. С. Навашина – однонаправленность робертсоновских перестроек по пути слияния двух акроцентрических хромосом в одну метацентрическую.

Оказалось, что кариотип СТ ( $2n = 62$  (число хромосом),  $A = 24$  (acrocentric),  $M = 38$  (metacentric хромосомы)) резко отличается от кариотипов других представителей рода *Hucho* (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).

Эволюция шла двумя стволами: 1) роды *Parahucho*, *Parasalmo*, *Oncorhynchus*, возникшие в Пацифике; 2) *Brachymistax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Cristivomer*, *Salmo*, *Salmothymus*, сформировавшиеся в Арктике и Атлантике (Глубоковский, Анбиндер, 1981). Позже В. П. Васильев (1985) пришел к аналогичной точке зрения.

Перейти к от приблизительных оценок масштаба различий форм к строгим количественным оценкам на основе методов фенетики, по большому комплексу признаков, в предельном случае по фенотипам. Один из атрибутов эволюционной классификации (Майр, 1971). Кладистский метод наиболее надежен.

Гл. 2.2. Родственные связи и система высших таксонов лососевых рыб

С. 76

Результаты фенетического и кладистского анализов можно синтезировать в филограмме, указывающей как масштабы различий таксонов, так и последовательность их дивергенции (рис. 2.20). После отделения *Parahucho* дальнейшая эволюция лососевых шла двумя независимыми стволами – тихоокеанским и аркто-атлантическим.

Особое положение дальневосточных тайменей *Parahucho*, как значительно обособленной от *Hucho* и наиболее архаичной из ныне живущих форм лососевых рыб. Гипотеза подтверждается и биохимическими данными (Рябова и др., 1981; Олейник, 1995). СТ не были изучены в отношении паразитов. (Пугачев, 1980) – число специфичных паразитов пропорционально древности их хозяев – есть исключения.

Высшие таксоны предложенной системы лососевых рыб четко дифференцируются по комплексу краниологических признаков. Подсемейство *Parahuchoninae* отличается отсутствием хрящевой подпорки под орбитосфеноидом, редуцированным задним отростком *ethmoidale laterale*, *opishoticum* не касается *prooticum*, длинным супраэтноидом, отсутствием медиальной вырезки

на лобных костях, плоским передним концом *ceratohyale*, заглазничные далеко не достигают предкрышки.

Молекулярно-генетические исследования митохондриальной ДНК и ферментных белков (Олейник, 1995) подтвердили правильность изменений в системе.

Гл. 7. Факторы, механизмы и направления эволюции лососевых рыб  
С. 285

(Глубоковский М. К. 1995): С. 299

Опираясь на палеоклиматические реконструкции, а также на данные по геологической истории Северного полушария в Кайнозое 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*.