

РЕДКОЛЛЕГИЯ:

А. П. АНДРИЯШЕВ (главный редактор), И. А. БАРАННИКОВА, О. Н. БАУЭР, Л. С. БЕРДИЧЕВСКИЙ, И. А. ВЕРИГИНА (ответственный секретарь), П. С. ВОВК, Т. В. ДЕХНИК, Б. Г. ИОГАНЗЕН, А. Ф. КАРЛЕВИЧ, Н. И. КАШКИН, А. С. КОНСТАНТИНОВ, А. О. КОНУРБАЕВ, Б. П. МАНТЕЙФЕЛЬ, А. В. НЕЕЛОВ, Д. С. ПАВЛОВ, Н. В. ПАРИН, А. Г. ПОДДУБНЫЙ, Г. Д. ПОЛЯКОВ, Т. С. РАСС (зам. главного редактора), А. Н. СВЕТОВИДОВ, С. Г. СОИН (зам. главного редактора), Е. А. ЦЕПКИН, М. И. ШАТУНОВСКИЙ, В. П. ШУНТОВ

УДК 597.0/5—2/9

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ФИЛОГЕНИИ
И КЛАССИФИКАЦИИ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ

Е. А. Дорофеева, Е. А. Зиновьев, В. А. Кляукаев,

Ю. С. Решетников, Е. А. Савваитова, Г. Х. Шапшишкова

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград;

Пермский государственный университет;

Московский государственный университет;

Институт эволюционной морфологии и экологии животных — ИЭМЭЖ, АН СССР,
Москва)

На основании данных собственных и литературы рассмотрены основные результаты изучения классификации и филогении лососевидных рыб за последние 10—15 лет. Основное внимание авторов обращено на морфологические, кариологические и биохимические особенности лососевидных и использование их в целях систематики, а также на особенности расселения этой группы рыб. Приведены наиболее существенные признаки, на основании которых в настоящее время выделены таксоны различного ранга от семейства до вида. Обсуждены возможные пути эволюции этих таксонов. Отмечены успехи и трудности в изучении этой группы рыб и сделан вывод о необходимости ревизии подотряда в целом.

В последние 2 десятилетия классификация лососевидных рыб (*Salmo-
noidei*) усиленно разрабатывается как советскими, так и зарубежными исследователями. Эти годы были периодом генерации новых идей и накопления данных по систематике и экологии многих видов лососевидных, обитающих в различных регионах, в том числе в отдаленных и труднодоступных водоемах Сибири и Дальнего Востока. Исследования велись как традиционными методами, так и с применением методик смежных наук (кариологии, геносистематики, биохимической генетики). Морфологические и кариологические особенности лососевидных изучались наряду с вопросами истории их происхождения и расселения, что позволило сделать более широкие обобщения. В то же время стало очевидным, что существовавшая система лососевидных в ряде случаев не была обоснована и не согласуется с выводами более поздних работ.

Классификация подотряда лососевидных с начала века претерпела значительные изменения, и число относимых к нему семейств менялось в зависимости от того, какие признаки были использованы. Первоначально на основании остеологических данных к подотряду были отнесены 11 семейств (Regan, 1913; Berg, 1940), которые позднее были сгруппированы в 3 надсемейства: *Salmonoidea*, *Argentinoidea* и *Osmeroidea* (Gosline, 1960). В дальнейшем к подотряду были отнесены лишь 3 семейства: *Salmonidae* (включая рассматриваемые некоторыми исследователями как семейства *Coregonidae* и *Thymallidae*), *Plecoglossidae* и *Osmeridae* (Greenwood et al., 1966). Однако авторы этой системы никак не обосновали объем подотряда, место его в системе отряда *Salmoniformes* и отношения составляющих его семейств. В связи с этим исследования последних лет были направлены на обоснование объема подотряда *Salmo-
noidei* и на установ-

Адрес редакции: 103880 ГСП, Москва, К-9, ул. Герцена, 6, Зоологический музей МГУ

телефон: 203-29-25

Зав. редакцией П. А. Макарова

© Издательство «Наука»,
«Вопросы иктиологии», 1980 г.

ление филогенетических связей между входящими в него семействами. Помимо этого, была пересмотрена система семейства Osmeridae и семейства Salmonidae, а также высказаны предположения о родственных отношениях между их родами, уточнен объем многих видов. При этом особое внимание было обращено на изучение параллельной изморженности при формировании у этих крайне пластичных рыб и на рамках изменчивости признаков в пределах наиболее вариабельных групп. Полученные данные позволили выделить основные направления эволюции в каждом семействе и во многих родах. Что касается места, которое занимают лососевидные в системе отряда, то окончательное суждение о нем может быть вынесено лишь после детального изучения отряда Salmoniformes в целом.

На основании сравнительно-морфологических исследований было установлено, что 3 семейства, составляющие, согласно системе Гринвуда с соавторами (Greenwood et al., 1966), подотряд Salmonoidei, имеют ряд общих древних черт строения (полная серия костей окологлазничного кольца, парапофизы прекаудальных позвонков и невральные дуги не сливаются с телами позвонков). Помимо этого, некоторым семействам этого подотряда свойственны и другие генерализованные признаки, позволяющие устанавливать положение этих таксонов в системе (табл. 1).

В семействе Osmeridae эти признаки представлены наиболее полно (Клюканов, 1973, 1975), в частности, у одного из его родов *Thaleichthys*. Помимо перечисленных в таблице признаков корюшковые в разной степени обладают рядом других примитивных особенностей, из которых отметим следующие: сильное развитие хрящевого черепа, слуховая капсула большая и округлая, сошник со следами парного происхождения и без рукоятки, на basibranchiale имеется накладная пластинка, несущая зубы, есть epipleuralia. На этом основании сделано предположение, что семейство корюшковых является наиболее генерализованным в подотряде и стоит ближе других к исходной предковой форме.

Рыбы семейства Salmonidae¹ более высоко организованы по строению скелета, чем корюшковые, у них уменьшается число перихондральных окостенений, mesethmoideum (supraethmoideum) всегда непарный. В то же время лососевые сохраняют ряд примитивных черт, свойственных корюшковым: череп у них окостеневает частично, межглазничная перегородка представлена хрящом, на basibranchiale имеются накладные пластинки, иногда несущие зубы, у некоторых постоянно присутствуют epipleuralia. Кроме того, у лососевых имеются некоторые примитивные черты строения, не свойственные корюшковым: сохраняется basisphenoideum и загнутые вверх преуральные и уральные позвонки не сливаются в один конечный. Сравнительно стойкое сохранение древних черт строения у лососевых, вероятно, в значительной мере можно объяснить с точки зрения широко принятой в настоящее время теории полиплоидного происхождения этих рыб, согласно которой все современные виды являются тетраплоидами, подвергшимися в процессе эволюции диплоидизации в различной степени (Ohno, 1970). Таким образом, лососевые представляют полиплоидную ветвь подотряда, и с этим, возможно, связаны их широкие адаптивные возможности, ведущие к многообразию форм при сравнительно низком темпе эволюционных процессов.

Семейство Plecoglossidae, сохранив лишь немногие древние черты строения (в основном свойственные всему подотряду в целом), обладает рядом признаков высокой организации, в том числе уменьшаются хрящевые элементы черепа, появляется эндохондральное окостенение этмоидального хряща и с ним сливается mesethmoideum. Именно особенности скелета семейства Plecoglossidae подтвердили мнение Чепмана (Chapman, 1941) о

¹ Salmonidae здесь рассматриваются в объеме, принятом в системе Гринвуда с соавторами (Greenwood et al., 1966).

Признак	Salmonoidei		
	Osmeridae	Salmonidae	Plecoglossidae
Перихондральное окостенения в этмоидальном отделе	Hypethmoideum, infraethmoideum (нет у <i>Hypomesus</i> и <i>Mallotus</i>), exethmoideum (нет у некоторых видов <i>Osmerus</i> и <i>Hypomesus</i> и у <i>Mallotus</i>), interethmoideum (есть только у <i>Spirinchus</i>)	Hypethmoideum только у Coregoninae слабо развитое эндохондральное окостенение	Ethmoideum эндохондральное окостенение этмоидального хряща
Mesethmoideum	Парный (непарный у <i>Hypomesinae</i>)	Непарный	Непарный, сливается с эндохондральным окостенением
Межглазничная перегородка	Хрящевая (у <i>Thaleichthys</i> и <i>Osmerinae</i>), соединительно-тканевая у <i>Hypomesinae</i>	Хрящевая у <i>Salmoninae</i> и <i>Thymallinae</i> (частично), соединительно-тканевая у <i>Coregoninae</i>	Соединительно-тканевая
Orbitosphenoideum	Нет	Есть (нет у <i>Thymallinae</i>)	Нет
Basisphenoideum Parietalia	» Не соприкасаются (<i>Thaleichthys</i> , <i>Allomerus</i> и ряд видов <i>Spirinchus</i> и <i>Osmerus</i>) или соприкасаются (некоторые виды <i>Spirinchus</i> , <i>Hypomesus</i> и <i>Osmerus</i>)	Есть Не соприкасаются (<i>Salmoninae</i>) или соприкасаются (<i>Coregoninae</i> * <i>Thymallinae</i>)	» Соприкасаются
Сейсмочувствительные каналы головы	Открытые	Закрытые	Закрытые
Фонтанеллы в затылочном отделе хондрокраниума	Нет у <i>Thaleichthys</i> и <i>Spirinchus</i>	Есть	Есть
Зубы на mesopterygoideum	Есть	Нет	»
Supramaxillare Suprapraeoperculum	Одна Нет	Одна Нет (есть у <i>Salmoninae</i>)	Нет Есть
Postcleithrum	Есть	Есть	Нет
Медиальные отростки тазовых костей	Есть (хрящевые у <i>Thaleichthys</i> , <i>Spirinchus</i>)	» »	Есть
Преуральный и уральный позвонки	Сливаются	Не сливаются	Сливаются

* Не всегда.

том, что единственный род этого семейства *Plecoglossus* не может рассматриваться в пределах семейства Osmeridae и должен быть выделен в отдельное семейство (Клюканов, 1973). Кроме того, черты специализации в строении зубов, челюстей и дна ротовой полости этих рыб дают основание считать их уклонившейся ветвью основного ствола развития лососевидных.

Семейство Osmeridae

В результате сравнительного изучения остеологических особенностей прослежены изменения строения скелета в эволюции семейства Osmeridae на разных систематических уровнях и высказаны соображения относительно родственных отношений между ними и их расселения.

Как уже упоминалось, у одного из родов корюшковых, *Thaleichthys*, примитивные черты в строении скелета представлены наиболее полно. Это дало возможность выделить его в особое подсемейство *Thaleichthyinae*. Таким образом, сем. *Osmeridae* разделено на 3 подсемейства: *Thaleichthyinae*, *Osmerinae* и *Hypomesinae*. Первому подсемейству свойственно не только наибольшее число древних черт строения, но и наличие ряда особенно-важнейших черт строения.

Таблица 2

Основные остеологические особенности подсемейств семейства *Osmeridae*

Признаки	Osmeridae		
	<i>Thaleichthyinae</i>	<i>Osmerinae</i>	<i>Hypomesinae</i>
Mesethmoideum	Парный, пластинки расположены попеременно поперек головки этмоидального хряща	Парный, пластинки расположены параллельно друг другу	Непарный
Межглазничная перегородка	Боковые стенки полости черепа выполают роль межглазничной перегородки	Хрящевая	Соединительно-отканная
Слуховая капсула	Округлая	Овальная, у <i>Spirinchus</i> округлая	Удлиненный овал
Фонтанель в затылочном отделе хондрокраниума	Нет	Обычно есть (нет только у <i>Spirinchus</i>)	Есть
Теменные кости	Не соприкасаются	Обычно не соприкасаются	Соприкасаются
Соединение пра-соединительного отростка hyomandibulare	С помощью связок	Подходит к отростку (у <i>Spirinchus</i> несколько заходит за него)	Плотно заходит за отросток
Зубы на язычной кости	Крупные, расположены по краю кости	Крупные, расположены по краю кости	Мелкие, разбросаны по всей поверхности
Зубы на нижней челюсти	Крупные, расположены в 2 ряда	Крупные, расположены в 2 ряда	Мелкие, расположены в 1 ряд

стей, хорошо отличающих его от остальных подсемейств: стенки полости черепа, которая простирается вплоть до латеральных крыльев этмоидального хряща, образуют хрящевую межглазничную перегородку, *alisphenoidium* участвует в образовании дна полости черепа, мезэтмоидные пластинки расположены попеременно поперек головки этмоидального хряща, закрытая часть *dentale* занимает $\frac{2}{3}$ длины кости и есть килевые чешуйки впереди лучей хвостового плавника.

У представителей подсем. *Osmerinae* (табл. 2) в отличие от *Thaleichthyinae* полость черепа, оканчиваясь перед *alisphenoidium*, ограничена спереди межглазничной хрящевой перегородкой; имеется парная фонтанель в крыше хондрокраниума; слуховая капсула овальная; *alisphenoidium* принимает участие в образовании лишь боковых стенок полости черепа; происходит редукция перихондральных костей в этмоидальном отделе; парные мезэтмоидные пластинки располагаются параллельно друг другу; теменные кости могут соприкасаться; закрытая часть *dentale* занимает не более $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ ее длины; дорсальный конец предкрышечной кости подходит к предкрышечному отростку *hyomandibulare*; медиальные отростки *ossa pubis* окостеневают, и отсутствуют килевые чешуйки (Клюканов, 1970а).

В состав подсем. *Osmerinae* входит 3 рода: *Spirinchus*, *Allosmerus*, *Osmerus*. Из первых двух, являющихся эндемиками бассейна Тихого океана,

примитивные черты строения скелета наиболее выражены у рода *Spirinchus*, что свидетельствует о низкой организации этого рода по сравнению с близкими между собой представителями других родов.

Пересмотрено систематическое положение корюшек, входящих в состав политипического рода *Osmerus*.

Европейская корюшка, полиморфный и довольно пластичный вид, образует проходную, озерно-речную и озерную формы, характеризующиеся не только биологическими, но и морфологическими особенностями, и существенно отличается от восточноамериканской и тихоокеанской строением этмоидального и орбитального отделов черепа, числом костей окологлазничного кольца и соотношением теменных костей, а также числом чешуй в боковой линии и числом позвонков. Эти различия дают основание считать европейских корюшек, с одной стороны, и восточноамериканских и тихоокеанских — с другой, хорошо обособленными видами *O. eperlanus* (L.) и *O. mordax* (Mitchill). Их ареалы перекрываются в Белом и Баренцевом морях. Некоторые различия между восточноамериканскими и тихоокеанскими формами *O. mordax* в строении скелета и числе позвонков позволяют считать их подвидами *O. m. mordax* (Mitchill) и *O. m. dentex* (Steind.).

У наиболее высокоорганизованного подсемейства *Hypomesinae* (табл. 2) в отличие от предыдущего межглазничная перегородка соединительноотканная; слуховая капсула имеет удлиненную форму; редукционированы перихондральные окостенения в этмоидальном отделе до полного их отсутствия; *mesethmoideum* непарный; теменные кости соприкасаются; закрытая часть желоба на *dentale* занимает всего лишь $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ ее длины; дорсальный конец предкрышечной кости полностью заходит за предкрышечный отросток *hyomandibulare* (Клюканов, 1970а).

Подсемейство *Hypomesinae* представлено родами *Hypomesus* и *Malloctus*. Формы малоротых корюшек первого рода, принимаемые ранее за подвида атлантицифических *H. pretiosus* и *H. transpacificus*, по существенным отличиям между ними в строении этмоидального отдела черепа следует считать достаточно резко обособленными видами: *H. pretiosus* (Girard), *H. japonicum* (Brevoort), *H. transpacificus* (McAllister), *H. nipponensis* (McAllister) (Клюканов, 1970а).

Остеологические особенности, свойственные 2 первым видам (сохраняются 2 перихондральных окостенения в этмоидальном отделе черепа — *hypethmoideum* и *exethmoideum*, и имеется глубокий медиальный вырез в задней части *mesethmoideum* у *H. pretiosus*), позволяют считать их наиболее близко стоящими к исходной прибрежной форме многопозвонковой корюшки, давшей начало роду *Hypomesus*.

Анализ морфологических особенностей и географического распространения корюшковых позволил высказать мнение об их тихоокеанском происхождении, о чем свидетельствует не только преобладание числа тихоокеанских видов над атлантическими и наличие ряда эндемичных родов в Тихом океане (*Thaleichthys*, *Spirinchus*, *Allosmerus*), но также и их примитивность. На расселении корюшковых и их дифференциации сказалось по-видимому, влияние как крупных геогидрократических колебаний уровня океана в плио-плейстоцене, так и четвертичных оледенений и связанного с ними похолодания (Клюканов, 1977).

Семейство Salmonidae

Семейство *Salmonidae*, как уже упоминалось, согласно классификации одних авторов представлено тремя подсемействами: *Salmoninae* (лососевые, включая роды *Salvelinus*, *Hucho*, *Brachymystax*), *Coregoninae* (сиговые) и *Thymallinae* (хариусовые). Это мнение основывается на особенностях морфологии этих рыб и сходстве их эмбрионального развития (Коровина, 1974, 1977; Световидов и др., 1975), а также поликлоном

происхождении этой уклонившейся ветви развития лососевидных (Дорофеева, 1977).

Другая группа исследователей считает, что различия между подсемействами настолько велики, что они должны рассматриваться в ранге семейств, группирующихся в надсемейство *Salmonoidea*. Так, долгое время на основании строения спинного плавника и отсутствия *orbitosphenoideum* хариусов считали самостоятельным семейством *Thymallidae* (Gill, 1893, 1895; Jordan, Evermann, 1896; Чернавин, 1923; Берг, 1940, и др.). Однако

Таблица

Морфологические особенности подсемейств семейства *Salmonidae*

Признак	Salmonidae		
	Salmoninae	Coregoninae	Thymallinae
Число лучей в D Чешуя	Не более 16 Мелкая, округлая, l.l. > 120	Не более 15 Крупная, округлая, l.l. < 120	17 и более Средняя с зазубри- нами на переднем крае l.l. = 70—110
Величина икры <i>Hypethmoideum</i> <i>Orbitosphenoideum</i>	Крупная Нет Есть	Средняя и мелкая Есть »	Средняя Нет »
Межглазничная перегородка <i>Parietalia</i>	Хрящевая Не соприкасаются	Соединительноткан- ная Обычно соприкса- ются	Частично хрящевая Соприкасаются
<i>Supraraeopercu- lum</i> <i>Basibranchialium</i> <i>plattum</i>	Есть Обычно есть	Нет Обычно нет (есть только у <i>Priscopium</i>)	Нет »
Зубы	На <i>praemaxillaria</i> и <i>maxillaria</i> , сошнике, неб- ных, язычной кости	У некоторых видов слаборазвитые зубы на <i>praemaxillaria</i> , небных и сошнике (у <i>Stenodus</i> на всех челюстных костях)	На <i>praemaxillaria</i> и <i>maxillaria</i> , на сош- нике, небных ко- стях, <i>dentalia</i> , язычной кости

в дальнейшем детальными сравнительно-osteологическими исследованиями было установлено, что отличительные черты хариусов не позволяют рассматривать их как семейство (Norden, 1961). Таксономический статус сиговых также обсуждается до настоящего времени. На основании данных эмбриологии, морфологии, палеонтологии и биохимии многие исследователи выделяют его в самостоятельное семейство *Coregonidae* (Everhart, 1950; Slastenenko, 1958; Needham, Gard, 1959; Ппрожников и др., 1975; Vladykov, 1970; Nybelin, 1971; Решетников, 1975; Mednikov et al., 1977). Однако если данные первых 3 дисциплин получены в основном при раздельном от других групп исследований сиговых и без должного систематического анализа, то результаты сравнительного изучения лососевых и сиговых методом молекулярной гибридизации ДНК представляются особенно аргументированными. Согласно серии этих исследований, сиговые и лососевые так же, как и корюшковые, хорошо выделяются в самостоятельные группы (Mednikov et al., 1977; Медников и др., 1977). Тем не менее обращает внимание то обстоятельство, что, по данным, полученным этим методом, генетическая близость между изученными тремя группами примерно одинакова. Вместе с тем на основании сравнительно-морфологических, эмбриологических, кариологических исследований (и по количеству ДНК) различия между сига́ми и лососями гораздо меньше, чем между последними и корюшковыми.

Следует отметить, что принципиального различия между этими схемами нет, дискутируется лишь ранг, в котором должны рассматриваться

эти группы. В то же время современные исследователи приходят к мысли, что различия между лососями, сига́ми и хариусами находятся примерно на одном уровне и что все эти рыбы составляют единую группу, существенно отличающуюся от *Osmoridae* и *Plecoglossidae*. Отделение этой группы от основного ствола развития лососевидных и последующее разделение ее на 3 независимые линии развития произошло, вероятно, в середине третичного периода (Решетников, 1975, 1980; Световидов и др., 1975; Дорофеева, 1977).

Учитывая спорность вопроса и в целях удобства изложения далее мы будем рассматривать сем. *Salmonidae* состоящим из 3 подсемейств, как это имело место у корюшковых.

Наряду со значительным сходством лососевых, сиговых и хариусовых, на основании морфологических и кариологических исследований установлены и их характерные особенности (табл. 1 и 3). Osteологические различия между представителями подсемейств заключаются главным образом в отсутствии или наличии некоторых костей, а также в положении и форме последних. Кариологически подсемейства характеризуются преобладанием разных типов перестройки кариотипов в процессе дифференциации видов.

У подсемейства *Salmoninae* имеется *orbitosphenoideum* и хрящевая межглазничная перегородка, отсутствует *hypethmoideum*, и лишь у некоторых видов, но почти во всех родах в этмоидальном хряще имеется окостенение, темненные кости не соприкасаются, есть *supraraeoperculum* и, как правило базибранхиальные пластинки, имеются крупные зубы на сошнике, челюстях, небных костях и на языке (Дорофеева, 1967, 1967а, 1977, 1978; Шапошникова, 1967, 1968, 1971).

В состав подсемейства входят 6 родов: *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmothymus*, *Salmo* и *Oncorhynchus*, причем до последнего времени не существовало единой точки зрения на систематические отношения между этими родами. Определенное мнение было высказано лишь о роде *Oncorhynchus*, который рассматривался как наиболее древний (Чернавин, 1923). Позднее как более примитивный стал часто рассматриваться род *Brachymystax* и близкий к нему *Salmothymus* (Berg, 1933; Norden, 1961; Rounsefell, 1962). Данные, которыми мы располагаем в настоящее время, дают возможность наметить несколько путей развития внутри подсем. *Salmoninae*.

Основные osteологические различия между родами этого подсемейства заключаются в разной конфигурации и размерах костей этмоидального отдела черепа и в меньшей степени захватывают другие отделы (табл. 4). Изменения в этмоидальной области, по-видимому, занимают особое место в эволюции черепа не только у подсем. *Salmoninae*, но и в развитии черепа всего семейства лососевых. Уменьшение числа перихондральных окостенений у лососевых по сравнению с корюшковыми сопровождается появлением новых эндохондральных окостенений в этмоидальном хряще в подсем. *Salmoninae*. Из 6 родов подсемейства у 5 отмечены подобные окостенения, присутствующие постоянно или появляющиеся у отдельных видов. Наибольшего развития этмоидальное окостенение достигает у *Salmo marmoratus* Cuv. и постоянно присутствует у *Salmothymus ohridanus* (Steind.). Степень развития этого окостенения крайне различна, от хорошо очерченной кости, лежащей в толще этмоидального хряща, между *methmoideum* и *vomer* у *S. marmoratus*, до небольших вкраплений в хрящ костной ткани у *S. trutta caspius* Kessler.

Что касается других костей этмоидального отдела черепа, то наибольшие различия между родами наблюдаются в форме сошника и расположении на нем зубов. Именно этот признак первым из osteологических особенностей был положен в основу межродовой систематики при описании отдельных видов. Наиболее развиты зубы на сошнике у родов *Salmo*, *Salmothymus* и *Oncorhynchus*, причем у всех этих родов они имеются и на

Характерные признаки родов подсемейства Salmoninae

Таблица 4

Признак	Brachymystax	Hucho	Salvelinus	Salmothymus	Salmo	Oncorhynchus
Рот	Сравнительно небольшой	Большой	Большой	Сравнительно небольшой	Большой	Большой
Заглавничные кости	Не достигают праеорекулум	Не достигают праеорекулум	Не достигают праеорекулум	Не достигают праеорекулум	Не достигают праеорекулум	Достигают праеорекулум
Хрящевой рострум Mesethmoideum	Без выемки	С едва заметной выемкой	С заметной выемкой	С заметной выемкой	Развоен	Завоен
Рукоятка сошника	Длинный, закругленный спереди, с клинообразным задним краем	Короткий широким, с боковыми выступами	Сравнительно длинный, спереди чаще закруглен, имеет боковые выступы	Сравнительно длинный, спереди развоен, имеет боковые выступы	Сравнительно длинный, спереди закруглен или выгнуто, чаще имеет боковые выступы	Короткий, спереди заострен, сзади чаще развоен, боковых выступов нет
Базибренхальная пластинка	Без зубов, зубы на сошнике и небных образуют непрерывную полосу	Без зубов, зубы на сошнике и небных образуют непрерывную полосу	Без зубов, зубы на сошнике и небных образуют непрерывную полосу	Без зубов, зубы на сошнике и небных образуют непрерывную полосу	С зубами, зубы на сошнике и небных разделены	С зубами, зубы на сошнике и небных разделены
Зубы на язычной кости	Есть, без зубов	Есть только у подрода <i>Parahucho</i>	Есть, с многочисленными зубами	Есть, без зубов	Есть, без зубов	Отсутствует
Восходящий отросток на праемахилле	В 2 ряда	В 2 ряда (у подрода <i>Parahucho</i>) есть еще и по середине	В 2 ряда, иногда есть и в средней части	В 2 ряда, а некоторые и на средней части	В 2 ряда	В 2 ряда
Opisthoticum	Среднего размера, направлен вверх	Среднего размера, направлен вверх	Большого размера, направлен вверх	Среднего размера, направлен вверх	Среднего размера, направлен вверх или слегка назад	Нет, у некоторых небольшой гребень направляет назад
Хромосомы	Не соприкасаются с prooticum	Не соприкасаются с prooticum	Не соприкасаются с prooticum	Не соприкасаются с prooticum	Не соприкасаются с prooticum, у <i>Parasalmo</i> соприкасаются	Соприкасаются с prooticum
	$2n=90-92$, $NF=103$	$2n=84$, $NF=102$	$2n=76-86$, $NF=92-102$	$2n=82$, $NF=94$	$2n=54-80$, $NF=72-108$	$2n=52-74$, $NF=102-108$

головке, и на рукоятке сошника. У рода *Salvelinus* на рукоятке сошника зубов нет, однако часто под ней лежит гребень с зубами, отходящий от головки сошника. У родов *Hucho* и *Brachymystax* зубов на рукоятке сошника нет, но полоска зубов на головке сошника значительно длиннее, при этом она контактирует с зубами на небных костях.

Из других характерных черт следует отметить отличия в форме mesethmoideum, предчелюстной кости, размерах челюстей и форме роstralного хряща. Есть основания полагать, что эти различия, с одной стороны, связаны с характером питания, а с другой (в комплексе с изменениями всех параметров тела рыбы) — зависят от движения и, в частности, от протяженности и высоты подъема при нерестовых миграциях.

Кариологические различия, установленные между родами подсем. Salmoninae, позволили в какой-то мере судить о родственных отношениях между ними (Svårdson, 1945; Simon, 1963; Дорофеева, 1965, 1967a, 1977; Ohno, 1970; Nygren et al., 1968, 1971, 1971a, 1971b; Викторский, 1975, 1975a, 1978).

Наиболее примитивным, близким к исходному полиплоидному предку представляется род *Brachymystax*, имеющий 90—92 хромосомы, большинство из которых акроцентрические; несколько более продвинуты роды *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmothymus* и большинство видов рода *Salmo*. Однако 2 группы этого рода имеют сильно отличающиеся от предыдущих кариотипы: *S. salar* L. $2n=58-60$ (число плеч 72—74), а подрод *Parasalmo* (дальневосточные благородные лососи) $2n=58-64$ (число плеч 102—108), причем последний имеет поразительное кариотипическое сходство с видами рода *Oncorhynchus* ($2n=52-74$, число плеч 102—106).

Учитывая остеологические и кариологические данные, в подсем. Salmoninae можно наметить несколько линий развития (Дорофеева, 1977), одна из которых сопровождалась внутренними перестройками хромосом — инверсиями и в меньшей мере транслокациями. По этой линии развивались пресноводные формы и формы, не уходящие далеко в море, у этих форм появлялась тенденция к параллельному появлению эндохондральных окостенений в этмоидальном хряще, уменьшению количества хряща в черепе, изменению в расположении зубов на сошнике. Эта линия наглядно прослеживается у некоторых видов родов *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmothymus*, *Salmo*.

Другая линия развития связана с большими изменениями числа хромосом. По этой линии развивались рыбы, в основном уходящие в открытое море. Здесь наметилась тенденция к увеличению хряща в черепе и отсутствию эндохондральных этмоидальных окостенений и постепенному уменьшению и сглаживанию восходящего отростка на праемахилле. В этой группе также существует 2 направления. Одно представлено *S. salar*, которое не привело ни к специализации, ни к дифференциации, но этот вид имеет широкую модификационную изменчивость, что часто связано с уменьшением общего числа плеч хромосом. Другое направление развития, связанное с узкой специализацией, моноциклической — слиянием одноплечих хромосом в двуплечие при сохранении постоянства общего числа плеч и оказалось более перспективным — дало широко дифференцированный род *Oncorhynchus*, представленный 6 видами, хорошо различающимися морфологически и кариологически.

Надо отметить, что этот же путь развития, только на более ранней фазе, прослеживается и у дальневосточного подрода *Parasalmo*, включающего 5 или 6 видов. Морфологические различия между этими видами выражены слабо, но кариологически они, как правило, хорошо различаются.

До последнего времени считали, что род *Brachymystax* представлен всего одним видом *B. lenok* (Pallas), хотя неоднократно отмечали некоторые признаки, указывающие на его полиморфность. Ленки — чисто пресноводные рыбы, распространенные во всех реках и озерах Сибири от бассейна

Оби до Колымы, а также в реках, впадающих в Японское и Охотское моря. Исследованиями ленков из разных частей ареала было установлено, что они различаются рядом морфологических, и в том числе остеологических, особенностей (Шапошникова, 1968). На основании обнаруженных отличий некоторые формы описывались или как самостоятельный вид *B. taimensis* (Mori, 1930), или как подвиды *B. lenok savinovi* (Митрофанов, 1959), *B. lenok suetowidowei* (Кириллов, 1962), *B. lenok tsinligensis* (Li Szechung, 1966). Последующие исследования показали, что ленки различаются не только в разных районах обитания, но и в разных типах бассейнов Амура симпатрически обитают 2 формы ленка, внешне наиболее различающиеся длиной рыла, на основании чего они были названы турпозными и остерозными (Беседнов, Кучеров, 1972). Всестороннее изучение этих форм в бассейне Амура показало, что они достоверно отличаются не только по внешним, так и по остеологическим признакам и обитают симпатрически в одних и тех же притоках. Промежуточные формы между ними не обнаружено (Кифа, 1976). Это дало возможность указанному автору рассматривать их как близкородственные виды. В других частях ареала ленки, как правило, изучались на смешанном материале и делались заключения о границах распространения этих групп и об отсутствии переходных форм на всей территории обитания.

Род *Hucho* во многих отношениях близок ленкам. У обоих родов аналогичное расположение зубов на сошнике и небных костях, образующих вместе сплошную линию, а также положение и формы лобных костей. Наиболее существенные различия между ними — это размеры челюстей у взрослых рыб, в связи с чем рот у *Hucho* значительно больше. Кроме того, имеются заметные различия в строении черепа и отдельных его элементов, в том числе зубов на maxillare, форме и числе жаберных тычинок. По строению рта и некоторых частей скелета таймени ближе к другим представителям подсемейства, образуя, таким образом, следующую ветвь на филогенетическом древе лососевидных.

Род *Hucho* имеет 2 хорошо различимых подрода: *Hucho* Günther и *Parahucho* Vladykov. К первому относятся 3 вида: *H. hucho* L., *H. taimen* (Pallas) и *H. ishikawai* Mori, к подроду *Parahucho* — всего 1 вид *H. perryi* (Brevoort). Все 3 вида подрода *Hucho* нуждаются в дальнейшем изучении, возможно, что 2 первых всего лишь подвиды, а третий может быть отнесен к подроду *Parahucho* (Шапошникова, 1968).

Таймени распространены от бассейна Дуная на западе до Японии на востоке. Большинство из них чисто пресноводные рыбы, и только сахалинский таймень *H. perryi* выходит в море. Обращает внимание прерывистый ареал у подрода *Hucho*. Так, *H. hucho* — эндемик Дуная, реликтовая форма (Берг, 1949), а от бассейна Камы и далее на восток почти во всех реках Сибири обитает *H. taimen*.

Полиморфный род *Salvelinus* разделяется на 2 подрода: *Salvelinus* s. str. и *Baione* DeKay с одним видом *S. fontinalis* (Mitchill). Некоторыми авторами *S. namaycush* (Gill and Jordan) выделяется в самостоятельный род *Cristivomer*. В настоящее время для рода *Salvelinus* имеются описания строения скелета и отдельных его частей (Morton, Miller, 1954; Norden, 1961; Решетников, Саввантова, 1962; Колюшев, 1971; Шапошникова, 1971, Медведева, 1977, 1978; Викторовский, 1978; Глубоковский, 1976, 1977, 1977a), что дает возможность определить положение рода в подсемействе. Для гольцов характерно отсутствие зубов на рукоятке сошника, хотя на головке они расположены обычно в несколько рядов. Зубы на челюстях хорошо развиты, рот большой. Пластинка basibranchiale у всех видов подрода *Salvelinus* с многочисленными зубами, у подрода *Baione* без зубов. Форма и расположение отдельных костей, в частности сошника, говорят о близости рода *Salvelinus* к роду *Salmo*. Гольцы имеют циркумполярное

распространение и заходят далеко на юг Европы, Сибири и Северной Америки.

Система рода находится сейчас в стадии разработки, и на число видов, составляющих род, как и на их внутривидовую структуру, взгляды авторов расходятся. По особенностям биологии род *Salvelinus*, по-видимому, самый лабильный в подсемействе лососевых. Представители его могут переходить от проходного к жилному образу жизни, образуя самые разнообразные формы, приспособленные к различным биотопам.

Сложность установления таксономических отношений внутри рода *Salvelinus* вызвала необходимость сопоставления результатов, полученных различными методами исследования. Данные, основанные на многолетнем изучении внешней морфологии и экологических особенностей гольцов разных популяций (Саввантова, 1963, 1969, 1973, 1976, 1976a), были дополнены остеологической характеристикой с подробным разбором изменчивости отдельных признаков (Медведева, 1976, 1977, 1977a) и данными метода молекулярной гибридизации (Саввантова и др., 1977), а также кариологическим анализом разнообразных форм гольцов оз. Азабачье на Камчатке (Васильев, 1975). В результате авторы пришли к заключению, что в роде *Salvelinus* существует огромный полиморфный вид *S. alpinus* (L.), вернее, комплекс форм разного уровня и разной степени обособленности, от возникающих временно группировок до хорошо различимых фенотипически видов, который обозначен как *S. alpinus* complex (Саввантова, 1973, 1976). В этом комплексе на основании анализа наиболее часто используемых диагностических признаков (числа жаберных тычинок и пилорических придатков) в популяциях гольцов по ареалу К. А. Саввантовой и В. В. Волобуевым (1978) выявлены 3 «типа»: «альпийский», «высокоарктический» и «мальмюидный». Эти типы распространены повсеместно, но каждый из них доминирует лишь в определенных участках ареала. Предполагается, что дивергенция выделенных групп гольцов не достигла видового уровня, вследствие чего их четкое разделение затруднено, а иногда невозможно. *S. alpinus* complex характеризуется низким уровнем географической изменчивости наряду с необычайно высокой экологической изменчивостью, причем последняя, как правило, бывает параллельной, давая начало сходным, но не идентичным формам в водоемах, иногда крайне удаленных друг от друга (Саввантова, 1969; Саввантова и др., 1977).

В роде *Salvelinus* существует также группа видов гольцов, в которой наблюдается иной уровень дивергенции. К ней относятся *S. leucomaenis* (Pallas), *S. fontinalis*, *S. namaycush*. Вероятно, виды этой группы происходят от одного предка. Изоляция азиатской и американской популяций произошла не позднее плейстоцена (Behnke, 1972). О большей древности этих видов свидетельствует также число хромосом, максимальное для гольцов (Rounsefell, 1962; Викторовский, 1975, 1975a), и степень морфологической дивергенции, которая шла по тем же направлениям, что и в *S. alpinus* complex (Саввантова, Волобуев, 1978).

По-видимому, для видов рода *Salvelinus* характерна двухфазная дивергенция: сравнительно древнее возникновение и обособление *S. leucomaenis*, *S. fontinalis*, *S. namaycush* и относительно более позднее возникновение и обособление «альпийского», «мальмюидного» и «высокоарктического» типов от исходного предкового.

Другая точка зрения на систему рода *Salvelinus* высказана рядом авторов на основании сравнительного кариологического анализа гольцов оз. Кроноцкого на Камчатке и остеологического изучения различных видов и популяций гольцов Голарктики с применением оценки родственных отношений по логической схеме нумерической таксономии (Викторовский, 1975; Глубоковский, 1977, 1977a). Согласно этим взглядам, гольцы разделяются на 2 группы видов, дивергировавших достаточно давно. Арктическая группа видов включает *S. alpinus*, *S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. boganidae* Berg., *S. neiva* Taranetz и близких ему гольцов из водоемов Вос-

точной Сибири, эндемичного гольца оз. Дальнее (Камчатка). Эта группа по представлению Р. М. Викторова (1975) и М. К. Глубоковского (1977, 1977а), характеризуется относительно медленным темпом эволюции в условиях насыщенных биоценозов Арктики и периодически повторяющихся оледенений, о чем свидетельствует преобладание предковых черт строения в черепе у гольцов этой группы. Из Арктического бассейна гольцы проникли в Тихий океан, согласно воззрениям этих авторов, в раннем плейстоцене и дивергировали здесь сравнительно быстро, о чем свидетельствует малое число «предковых» краниологических признаков. Высокие темпы эволюции тихоокеанских гольцов связываются в этих работах с бедностью ихтиофауны этого региона. Тихоокеанская группа видов включает полностью ихтиофауны этого региона. Тихоокеанская группа видов включает *S. leucomaenis*, *S. malma*, гольцов из бассейна р. Камчатки и эндемичных гольцов оз. Кроноцкое. Положения, выдвинутые Р. М. Викторовым (1975) и М. К. Глубоковским (1977, 1977а), интересны, однако требующие дальнейшей работы по обоснованию видовой ранга форм, как восстановленных в шей работы по обоснованию видовой ранга форм, как восстановленных в этом ранге, так и вновь описанных. В частности, в первую очередь необходимо работа по выявлению границ ареалов этих видов, мест нереста и четких диагностических признаков, позволяющих безошибочно идентифицировать каждую особь.

Род *Salmothymus* выделен на основании особенностей строения сошника, расположения на нем и небных костей зубов, а также размеров челюстей (Berg, 1907). В дальнейшем о систематическом положении *Salmothymus* высказывались противоречивые мнения, согласно которым эти рыбы низводились до видов рода *Salmo*, то выделялись в особое подсемейство (Regan, 1914; Karaman, 1932, 1957; Hadžišće, 1962; Jankovič, 1961; Norden, 1961). Детальное изучение скелета 2 видов *Salmothymus* *S. ohridanus* (Steind.) и *S. obtusirostris* (Heckel) позволило установить (Световидов, 1975), что 2 основные его формы, обитающие в оз. Охрида и реках Далмации, отличаются не более чем виды, и в целом *Salmothymus* можно рассматривать как самостоятельный род, достаточно отличающийся от *Salmo*, по более близкий к нему, чем другие роды подсемейства. По данным метода гибридизации ДНК: ДНК, род *Salmothymus* настолько близок роду *Salmo*, что может быть включен в него как самостоятельная группа (Ахундов, Медников, 1976).

Род *Salmo*, как и другие роды подсемейства, наиболее четко выделяется на основании остеологических особенностей (по форме верхней челюсти, восходящему отростку праemaxillare, форме mesethmoideum и сошника, размеру заглазничных костей и т. д.).

В роде *Salmo* насчитывают разное число видов. Наиболее признаны 6 видов в Европе, а в бассейне Тихого океана насчитывают до 5–7 видов. По остеологическим и кариологическим особенностям все виды рода *Salmo* могут быть разбиты на 3 группы (Дорофеева, 1975): 1) *S. trutta* L. и близкие к нему виды *S. ischchan* Kessler, *S. letnica* Karaman, *S. carpio* L. и, возможно, *S. marmoratus* Cuv., 2) *S. salar* L.; 3) подрод *Parasalmo*.

S. trutta и близкие ему виды обитают исключительно в водах Европы, лишь незначительно захватывая территорию Передней Азии и Северной Африки, причем широкое распространение характерно лишь для *S. trutta*; остальные виды — эндемичные форели горных озер (Севан, Охрида, Гарда), а *S. marmoratus* занимает небольшой ареал в бассейнах рек Адриатического моря. Эндемичные форели горных озер наряду с отличиями во внешнем строении имеют ряд общих, параллельно возникших биологических черт — все они образуют экологические расы, различающиеся зрелым и местом нереста. Морфологически эти 3 вида различаются не в равной степени, что, по-видимому, связано с историей формирования и геологическим возрастом водоемов. *S. trutta* на протяжении своего огромного ареала образует многочисленные экологические формы (ручьевые, озерные, приречные), отличающиеся внешне, но крайне стабильные по остеологическим признакам. В то же время южные границы его распространения заняты

подвидами *S. t. caspius* Kessler, *S. t. ciscaucasicus* Dorofeeva, *S. t. labraz* Pallas, *S. t. macrostigma* Dumeril, имеющими некоторые внешние и остеологические отличия от типичной формы вида.

Что касается *S. marmoratus*, то он в силу значительных морфологических особенностей может быть отнесен к этой группе лишь условно (Дорофеева, Сератлич-Савич, 1972), окончательное суждение о его положении в системе рода должно быть вынесено лишь после детального исследования кариотипа. Это же относится и к очень слабо изученному эндемичному виду из рек Турции *S. platycephalus* (Behnke, 1968). Вся эта группа видов имеет сходные, сравнительно примитивные кариотипы (большое число хромосом, большинство из которых акроцентрические), причем полиморфизм последних чаще встречается у эндемичных форелей.

Вторая группа в роде *Salmo* представлена лишь одним видом *S. salar*, так как остеологические и кариологические особенности последнего не позволяют сблизить его ни с одним из существующих видов. При переходе к пресноводному, озерному образу жизни, который для него является вторичным, лосось приобретает ряд сходных остеологических черт с *S. trutta* (Зелинский, 1976), что можно рассматривать как подтверждение большей древности последнего. По-видимому, сравнительно рано отделившись от общего с кумжей предка, этот вид эволюционировал независимо, освоив обширный ареал по берегам Атлантического океана.

Тихоокеанская группа рода *Salmo* выделена в особый подрод *Parasalmo* (Vladykov, 1963). Остеологическими исследованиями показан ряд несомненных отличий видов этого подрода от европейских представителей (Максимов, Саввантова, 1967), однако из всех европейских *Salmo* они наиболее сходны с *S. trutta*. В то же время виды подрода *Parasalmo* имеют более сложные кариотипы, чем *S. trutta*. На основании кариотипических различий высказано предположение о неоднородности тихоокеанских видов рода *Salmo* (Miller, 1972; Legendre et al., 1972). По-видимому, эта группа представлена 2 филетическими линиями — *S. gairdneri* Richardson и *S. clarki* Richardson, а остальные виды группируются вокруг них (Miller, 1972; Gold et al., 1977). Рассматривая род *Salmo* в целом, можно заключить, что наиболее генерализованным в нем является *S. trutta*, учитывая наибольшее сходство с ним других видов, а также его примитивный кариотип.

Род *Oncorhynchus* представлен 6 видами, которые четко отличаются друг от друга рядом внешнеморфологических признаков (число чешуй, жаберных лучей, жаберных тычинок и др.), а также особенностями строения костного черепа, хондрокранциума и отдельных костей висцерального скелета (Чернавин, 1923; Tchernavin, 1938; Vladykov, 1962); кроме того, между видами имеются хорошо выраженные хромосомные отличия (Simon, 1963; Sasaki et al., 1968; Fukuoka, 1972). Степень различий между видами неодинакова. Попытки разделить род *Oncorhynchus* на группы предпринимались давно (Hikita, 1962; Черненко, 1968, и др.). Недавно на основе сравнительного изучения главным образом дорсальных фонтанелей в хрящевом черепе разных видов *Oncorhynchus* было предложено разделить его на 2 рода (Гликман и др., 1973). Однако более детальные исследования всего комплекса краниологических признаков показали, что наличие или отсутствие фонтанелей не только не может служить диагностическим признаком, но и не отражает направления эволюционного процесса этого рода, поскольку различия по этому признаку могут наблюдаться как у разных популяций, так и внутри одной из них (Горшков, 1977). По комплексу краниологических особенностей виды рода *Oncorhynchus* можно разделить на 2 группы: 1) *O. masu* (Brevoort) — сима, *O. kisutch* (Walbaum) — кижуч, *O. tshawytscha* (Walbaum) — чавыча и 2) *O. nerka* (Walbaum) — нерка, *O. keta* (Walbaum) — кета, *O. gorbuschae* (Walbaum) — горбуша (Горшков и др., 1979). Причем наибольшими отличиями характеризуется чавыча. Сима и кижуч обнаруживают большое сходство с тихоокеанскими лососями подрода *Parasalmo*, что подтверждает

Таблица 5

Характерные признаки родов подсемейства *Coregoninae*

Признак	<i>Coregoninae</i>		
	<i>Stenodus</i>	<i>Coregonus</i>	<i>Prosopium</i>
Рот	Большой, колючий, сочленение нижней челюсти с черепом лежит за задним краем глаза	Небольшой, занимает верхнее положение, нижняя челюсть сочленяется с черепом на вертикали заднего края глаза или вентрального впереди	Маленький, чаще нижний, сочленение нижней челюсти с черепом как у <i>Coregonus</i>
Заглазничные кости Сосняк	Не достигают праореорескулум На голове имеются слабо развитые зубы, рукоятка короткая, без зубов	Соприкасаются с праореорескулум Чаще без зубов	Соприкасаются с праореорескулум Без зубов
Базибранхиальная пластинка Зубы на язычной кости	Нет	Нет	Есть, без зубов Как у <i>Coregonus</i>
Носовое отверстие Темные кости	Мелкие, иногда крючкообразные, покрывают значительную часть кости Поделено двумя перегородками Обычно не соприкасаются друг с другом	Бывают слабо развитые, легко снимаются вместе с кожей Поделено двумя перегородками Чаще соприкасаются друг с другом, но иногда бывают разделены на всем протяжении	Поделено круглой лопастиной Соприкасаются друг с другом
Хромосомы Форма тела	$2n=74$, $NF=106$ Вальковатая	$2n=80$, $NF=92-108$ Невальковатая, чаще сплюснутая с боков	$2n=64-80$, $NF=100$ Вальковатая
Чешуя	Крупная	Крупная	Мелкая, особенно в боковой линии
Окраска молоди	Однотонная	Однотонная	Темные пятна на боках тела и на голове
Яркие цвета в окраске	Во время нереста яркой окраски нет	Во время нереста яркой окраски нет	Плавники приобретают желтовато-оранжевую окраску

предположение о происхождении рода *Oncorhynchus* от предковой формы последнего. Необходимо отметить, что подобное разделение подкрепляется и карбиологическими данными (Горшкова, 1978).

У видов подсем. *Coregoninae* (табл. 1 и 3) в отличие от представителей предыдущего подсемейства межглазничная перегородка соединительно-пластинчатая, имеет *hypethmoidium*, темные кости чаще соприкасаются, если они есть, то слабо развитые (Шапошникова, 1967а, 1968а, 1971а, 1973; Shaposhnikova, 1970). Сиговые рыбы имеют чаще сплюснутое с боков тело и крупную чешую; половой диморфизм выражен слабо или его вообще нет; яркой брачной окраски не бывает (за исключением вальков горки).

Палеонтологические данные позволяют предполагать, что к середине третичного периода сиговые отделились от харисовых и других лососевых и имели характерные признаки этой группы, подразделяясь на 3 ветви, которые сегодня рассматриваются как самостоятельные роды: *Prosopium*, *Coregonus* и *Stenodus*. Морфологические различия между ними показаны в табл. 5. Следует подчеркнуть обоснованность выделения *Prosopium* в самостоятельный род, что еще не всеми отечественными ихтиологами принято, причем по ряду признаков этот род можно считать самым древним среди сиговых.

Род *Prosopium* представляет собой раннюю эволюционную ветвь сиговых, хотя ископаемые остатки рыб этого рода и многие современные виды американских вальков найдены лишь в плио-плейстоценовых отложениях Бонневильского озера штата Айдахо (Miller, Smith, 1967; Smith et al., 1968). Характерные морфологические признаки этого рода: 1) тело вальковатое, сравнительно мелкая чешуя, особенно в боковой линии; 2) носовое отверстие поделено одной лопастиной; 3) имеется окостеневшая базибранхиальная пластинка; 4) у молоди на боках тела есть темные пятна (Шапошникова, 1977).

Своеобразен и кариотип у рыб рода *Prosopium*: все 6 видов вальков имеют постоянное число плеч ($NF=100$) при колебании диплоидного набора от 72 до 82 (Booke, 1968, 1970, 1974). Методом молекулярной гибридизации также показано обособленное положение этого рода среди других сиговых рыб (Медников и др., 1977).

6 известных видов вальков живут в Северной Америке и лишь 1 вид *P. cylindraceum* (Pallas et Pennant) на западе доходит до Енисея. Этот вид относительно простой по своей структуре и мало изменчив на территории СССР (Решетников и др., 1975); в видах Северной Америки образует озерные формы.

Род *Coregonus* подразделяется на 2 подрода: 1) *Leucichthys* — рыбы с верхним и конечным ртом — европейская *C. albula* (L.) и сибирская *C. sardinella* Val. ряпушки, тугун *C. tугун* (Pallas), пелядь *C. peled* (Gmelin), омуль *C. autumnalis* (Pallas), уссурийский сиг *C. ussuriensis* Berg и 2) *Coregonus* — рыбы с нижним ртом — муксун *C. mуксун* (Pallas), чир *C. nasus* (Pallas), сиг-хадары *C. chadary* Dybowski, сиг *C. lavaretus* (L.). Это подразделение на 2 подрода подтверждает и анализ структуры ДНК (Медников и др., 1977). У всех рыб этого рода сильно сплюснутое с боков тело и крупная чешуя, окраска тела однотонная без поперечных темных полос, носовое отверстие разделено 2 перегородками, зубы слабо развиты, костной пластинки на *basibranchiale* нет. Ископаемые остатки сиговых рода *Coregonus* относятся к верхнетретичному (эоцен) периоду (Штылько, 1934; David, 1946; Bonde, 1966).

Все известные виды сиговых рода *Coregonus* имеют постоянное диплоидное число хромосом ($2n$ около 80), различное сочетание акро- и метацентрических хромосом с колебаниями числа плеч у разных видов от 92 до 108.

Род включает около 20 видов в водоемах Европы, Сибири и Северной Америки из бассейнов Северного Ледовитого, Тихого и Атлантического океанов; на юг сиговые проникают до $40-50^\circ$ с. ш., есть в бассейне Волги, Амура, в Монголии, в бассейне Тихого океана, но во всех этих районах их современный ареал ограничен, и проникли они сюда сравнительно недавно.

Представители рода *Coregonus* характеризуются большим разнообразием форм. По занимаемым экологическим нишам — планктофаги, бентофаги, реке хищники; есть полупроходные и чисто пресноводные виды и формы, часто для вагула используют предустьевые пространства северных рек, но далеко в море не уходят. В эволюции сиговых рыб ведущее место занимал пищевой фактор. Обилие форм у сиговых рассматривается как одно из приспособлений, направленное на более полное использование ограниченных кормовых ресурсов северных водоемов (Решетников, 1963).

Среди сиговых есть виды полиморфные и сложные по своей структуре (европейская ряпушка, сиг) и относительно простые по структуре и мало изменчивые (чир, тугун и др.).

Полиморфный вид *Coregonus lavaretus* (L.), распространенный циркулярно, образует многочисленные местные формы благодаря своей пластичности. На основании анализа обширной литературы и сопоставления некоторых морфологических особенностей отдельных групп сигов из разных частей ареала более чем 100 форм разного таксономического ранга, описанных ранее многими исследователями, сведены одним из авторов (к 16 подвидам (Шапошникова, 1976, 1977а), другим — к 6 подвидам (Решетников, 1980). Но все многообразие форм не может быть сведено только к подвидам. Среди сигов имеются хорошо выраженные экологические формы, которые в отличие от подвигов не имеют четко обособленного ареала, в одном водоеме может обитать несколько форм, причем перекрывающие ареалы достигает почти 100%. Различия между экологическими формами по многим показателям приближаются к подвидам различиям, а по основным морфологическим критериям они удовлетворяют «правилу 75%». Примером таких экологических форм являются лудога, волховский сиг, глубоководный или ямный сиг, высокогорные (горбатые) сига и сига с вытянутым рылом, остроносые (Nikolsky, Reshetnikov, 1970).

Согласно современным представлениям, низшим таксоном признается подвида, поэтому проведена ревизия всех описанных ранее форм и до уровня подвида рассмотрен современный статус всех сиговых рыб нашей страны. Этот анализ проведен в монографии Ю. С. Решетникова (1980). Восстановлен видовой статус сибирской ряпушки *C. sardinella* Val., в качестве синонима ледовитоморского омуля рассматривается описанный из Пенжинского вида *C. subautumnalis* Kagan. Показано, что в водоемах Европы обитает только 2 вида сиговых рыб — *C. albula* (L.) и *C. lavaretus* (L.). Приводятся списки идентичных и близкородственных видов из водоемов Сибири и Северной Америки. Отмечается, что в водоемах Европы эволюция сиговых пошла по линии создания обилия экологических форм в пределах 2 видов (*C. albula*, *C. lavaretus*), а в водоемах Северной Америки — по пути создания «букета видов» среди ряпушек и вальков (Решетников, 1977, 1980).

Род *Stenodus* включает только 1 вид *S. leucichthys* (Güldenstädt) с 2 подвидами. Это крупные рыбы с коническим рылом, у некоторых сочленение нижней челюсти с черепом лежит за задним краем глаза, окраска тела без темных пятен, носовое отверстие с 2 перегородками, костной пластинки на *basibranchiale* нет. В отличие от прочих сиговых имеются хорошо развитые зубы на челюстях, сошнике, небных костях и языке; имеется замкнутое орбитальное кольцо, когда узкая и длинная первая надглазничная кость соединяется с *dermosphenoticum*, иногда присутствует надсочленовая косточка на нижней челюсти. Позвонок 65—71, т. е. гораздо больше, чем у других сиговых. По кариотипу нельма *S. leucichthys nelma* (Pallas) обближается с сигами: она имеет $2n=74$ при 20 мета-, 14 субмета- и 40 акроцентрических хромосомах, $NF=108$ (Booke, 1975).

Нельма населяет все арктические реки от Пооя и Онеги на западе до Анадыря на востоке СССР и Юкона и Маккензи в Северной Америке. В ряде озер она образует жилые формы. В бассейне Волги живет другой подвида — белорыбца *S. leucichthys leucichthys* (Güld.), который слабо отличается по некоторым остеологическим признакам от нельмы (Берг, 1948; Шапошникова, 1967а).

О происхождении и распространении сиговых рыб существуют противоречивые данные. Несомненно, что история четвертичного периода с его чрезвычайно резкими изменениями климата, колебаниями уровня океана и образованием ледников во многом определила современное распространение сиговых (Решетников, 1977). Вероятно, существовали 2 пути обмена фауны между Азией и Америкой по сухопутному мосту (Берингия): через бассейны рек Ледовитого океана, по осушенным шельфам Чукотского

Юкона и Анадыря. Первым путем из Азии в Америку проникли нельма, омуль, чир, сибирская ряпушка и сиг-выжляки *C. lavaretus pidchian* (Gmelin). Последнее проникновение было сравнительно недавно (11 000 лет назад), и на американском побережье эти виды имеют ограниченное распространение (Решетников, 1977, 1980).

Подсемейство *Thymallinae* достаточно четко отличается от лососевых и сиговых как внешними, так и остеологическими признаками (Norden, 1961). В кариологическом отношении оно изучено еще недостаточно, но имеющиеся данные свидетельствуют о большом своеобразии его кариотипа. Подсемейство представлено одним родом *Thymallus* (L.) — европейский, авторами подразделяется на 6—7 видов. Наиболее обосновано в настоящее время выделение 3 видов хариусов: *Th. thymallus* (L.) — европейский, *Th. arcticus* (Pall.) — сибирский и *Th. brevirostris* Kessler — монгольский. В основу классификации видов до последнего времени были положены внешнеморфологические признаки (величина, форма и положение челюстей, длина рыла, форма и величина спинного плавника, положение парных плавников, окраска, число жаберных тычинок и т. д.). Лишь недавно было показано (Русских, Зинovieв, 1977), что эти виды хорошо различаются и остеологически (форма и размеры невробраниума, *lacrimale*, *mesethmoideum*, *vomer* и *dentale*).

Из особенностей биологии важно отметить высокую пластичность всех видов — способность образовывать короткоцикловые, средние и длиннотельные расы, созревать в возрасте от 2 до 6—7 лет, переставать в озерах и проточных водоемах, закапывать икру или откладывать ее на поверхность грунта и т. д.

Наиболее сложная внутривидовая структура наблюдается у сибирского хариуса. Различают 7 подвигов этого хариуса в Азии. В Америке, вероятно, имеется один. Сибирский хариус образует несколько экологических форм — озерных, озерно-речных, речных, ручьевых. Существование сибирского хариуса как самостоятельного вида отрицается некоторыми авторами (Pivnička, Hensel, 1978). Однако эти исследователи работали с недостаточным количеством (7) диагностических признаков. Сложную внутривидовую структуру имеет и европейский хариус, образующий систему экологических форм, приуроченных к определенным типам водоемов независимо от географического района обитания. Эти экотипы (озерный, речной и ручьевой) характеризуются комплексом морфобиологических особенностей. При этом часто экотипы более четко различаются по экологическим особенностям, чем по внешнеморфологическим признакам (Зинovieв, 1970, 1976). Особый интерес представляют зоны перекрывания ареалов сибирского и европейского хариусов в заполярных и субарктических районах Урала, а также сибирского и монгольского хариусов в бассейне р. Колдо. В этих районах имеет место межвидовая гибридизация (до 5% в реках Кожим и Кара).

Заключение

В заключение следует отметить, что в результате проведенных исследований по классификации и филогении отдельных групп лососевидных и подотряда в целом достигнуты определенные успехи в разработке системы лососевидных, в значительной мере связанные с использованием данных смежных наук, в особенности кариологии и геносистематики. При этом наиболее обоснованной оказалась классификация таксонов высокого ранга — семейств и родов. В то же время при работе с видами и внутривидовыми формами исследователи встретили ряд трудностей. Высокая пластичность многих лососевидных рыб приводит к вариабельности их морфологических и экологических признаков, что наряду со способностью этих рыб образовывать в различных водоемах сходные, но не идентичные си-

стемы экологических рас в значительной мере затрудняет установление таксономического ранга многих форм. В решении этих вопросов большую помощь могут оказать данные зоогеографии и истории формирования популяций. Кроме того, становится все более очевидным, что изолированные популяции родов и видов не дает возможности получить правильное представление об их происхождении и эволюции. Лишь в результате сравнительного многостороннего изучения родственных форм могут быть сделаны обоснованные таксономические выводы и решены спорные вопросы. Накопившийся в последние годы обширный материал требует общей систематической переработки и ревизии подотряда в целом.

Поступила
17.VII.1979 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Ахундов А. Д. Г., Медников Б. М. 1976. Анализ родственных взаимоотношений внутри группы «trutta» и оценка генетической близости с группой «Salmo thymus» в свете данных гибридизации ДНК: ДНК. В кн. «Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология)». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Берг Л. С. 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 5, вып. 2.—1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Бессонов Л. И., Кучеров А. Н. 1972. К систематическому положению ленков рода *Brachymystax* р. Иман. В сб. «Зоологические проблемы Сибири». Новосибирск.
- Васильев В. П. 1975. Картиотипы некоторых форм арктического гольца водоёмов Камчатки. Вопр. ихтиологии, т. 15, вып. 3.
- Васильева Е. Д. 1978. Osteological characteristics of lenka (rod *Brachymystax*; *Salmoniformes*, *Salmonidae*) озера Маркаколь и реки Кальджир. Зоол. ж., т. 57, вып. 4.
- Викторовский Р. М. 1975. Хромосомные наборы эндемичных гольцов Кроноцкого озера. Цитология, т. 17, № 4.—1975а. Хромосомные наборы кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и мальмы (*S. malma*) (*Salmoniformes*, *Salmonidae*). Зоол. ж., т. 54, вып. 5.—1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М., «Наука».
- Гликман Л. С., Коновалов С. М., Рассадников О. А. 1973. Направление эволюционного развития хондрокраниума лососевых родов *Salvelinus*, *Salmo* и *Oncorhynchus*. Докл. АН СССР, т. 241, № 6.
- Глубоковский М. К. 1976. Сравнительная остеология и систематика гольцов рода *Salvelinus*. В кн. «Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология)». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.—1977. Таксономические отношения гольцов рода *Salvelinus* в бассейне реки Камчатки. Биология моря, № 3.—1977а. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson. В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Горшков С. А. 1977. К вопросу о дорсальных фонтанелях у жилых и карликовых форм живуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) и нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.). В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Горшков С. А., Дорофеева Е. А., Кляуков В. А., Куликова Н. И. 1979. Osteological features of тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Вопр. ихтиологии, т. 19, вып. 6.
- Горшкова Г. В. 1978. Некоторые особенности картиотипов тихоокеанских лососей. Цитология, т. 20, № 12.
- Дорофеева Е. А. 1965. Картиологическое обоснование систематического положения каспийских и черноморских лососей (*Salmo trutta caspius* Kessler, *Salmo trutta labrax* Pallas). Вопр. ихтиологии, т. 5, вып. 1.—1967. Сравнительно-морфологические основы систематики восточноевропейских лососей. Там же, т. 7, вып. 1.—1967а. Хромосомные комплексы севанских форелей (*Salmo ischchan* Kessler) в связи с картиосистематикой лососевых. Зоол. ж., т. 46, вып. 2.—1975. Систематические отношения лососей рода *Salmo*. Там же, т. 54, вып. 4.—1977. Использование данных картиологии для решения вопросов систематики и филогении лососевидных рыб. Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.—1978. Сравнительно-морфологические основы классификации эндемичных форелей горных озер. В кн. «Морфология и систематика рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Дорофеева Е. А., Серагиш-Савич Д. 1972. Систематическое положение *Salmo taimyrensis* Сув. в связи с его остеологическими особенностями. Зоол. ж., т. 51, вып. 5.
- Зелинский Ю. П. 1976. Морфологическая дифференциация проходных и озерных популяций атлантического лосося бассейнов Белого и Балтийского морей. В кн. «Экология и систематика лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Зиновьев Е. А. 1970. К познанию внутривидовой изменчивости европейского хариуса. Материалы итоговой научной конференции зоологов Волжско-Камского края. Казань.—1976. Параллелизм изменчивости у европейского и сибирского хариусов. В кн. «Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология)». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Кириллов Ф. Н. 1962. Икhtiофауна бассейна реки Вилюя. Тр. Ин-та биол. Якут. фил. АН СССР, вып. 8.
- Кляуков В. А. 1976. Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax*, сем. *Salmonidae*) из бассейна Амура и их систематическое положение. В кн. «Зоогеография и систематика рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Кляуков В. А. 1970. Классификация корюшек (*Osmeriidae*) в связи с особенностями строения скелета рода *Thaleichthys*. Зоол. ж., т. 49, вып. 3.—1970а. Морфологические основы систематики малоротых корюшек рода *Hypomesus* (*Osmeriidae*). Зоол. ж., т. 49, вып. 10.—1973. Положение корюшковых в системе отряда *Salmoniformes*. В сб. «Тезисы докладов отчетной научной сессии Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1972 г.».—1975. Положение корюшковых в системе отряда *Salmoniformes*. Вопр. ихтиологии, т. 15, вып. 1.—1977. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (*Osmeriidae*). В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Колушев А. И. 1971. Некоторые остеологические признаки паллий (род *Salvelinus*) северо-запада СССР в связи с вопросом их систематического положения. Вопр. ихтиологии, т. 11, вып. 4.
- Королева В. М. 1974. Эмбриологические и анатомо-гистологические данные, уточняющие филогенетические связи некоторых лососевидных (*Salmonoidae*). В сб. «Тез. докл. научной сессии Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1973 г.».—1977. Эмбриологические материалы, свидетельствующие о филогенетической близости корюшковых (*Osmeriidae*) и айювых (*Plecoglossidae*). В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Максимов В. А., Савваитова К. А. 1967. Некоторые особенности строения черепа и хвостового отдела скелета камчатской семги (*Salmo penshinensis* Pallas) и микижи (*Salmo mykiss* Walbaum). Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 5.
- Медведева Е. Д. 1976. Популяционная и географическая изменчивость некоторых остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus*, *Salmonidae*). В кн. «Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология)». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.—1977. Внутривидовая изменчивость хондрокраниума и некоторых других остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus*, *Salmoniformes*, *Salmonidae*) острова Беринга (Командорские острова). Зоол. ж., т. 56, вып. 4.—1977а. Внутривидовая изменчивость некоторых покровных костей черепа гольца *Salvelinus alpinus* (*Salmoniformes*, *Salmonidae*) острова Беринга (Командорские острова). Там же, т. 56, вып. 5.—1978. Osteological analysis of lake form of goltca *Salvelinus alpinus* (L.) бассейна реки Камчатки. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 2.
- Медников В. М., Решетников Ю. С., Шубина Е. А. 1977. Изучение родственных связей сиговых рыб (*Coregonidae*) методом молекулярной гибридизации ДНК. Зоол. ж., т. 56, вып. 3.
- Мина М. В. 1977. Морфоэкологическая характеристика ленка *Brachymystax lenok* (Pallas) р. Кальджир. В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Митрофанов В. П. 1959. К систематике ленка оз. Марка-Куль. Сб. работ по ихтиол. и гидробиол. Ин-та зоол. АН КазССР, вып. 2.
- Пирожников П. Л., Дрягин П. А., Покровский В. В. 1975. О таксономическом ранге и филогении сиговых (*Coregonidae*, *Pisces*). Изв. Гос. п.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. х-ва, т. 104.
- Решетников Ю. С. 1963. Об изменчивости сигов. Зоол. ж., т. 42, вып. 8.—1975. О систематическом положении сиговых рыб. Там же, т. 54, вып. 11.—1977. Сложные вопросы таксономии сиговых рыб и проблемы зоогеографии. В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.—1980. Экология и систематика сиговых рыб. М., «Наука».
- Решетников Ю. С., Новиков А. С., Слугин И. В., Штундюк Ю. В., Постников В. М. 1975. Валец — *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant) Чукотки. Вопр. ихтиологии, т. 15, вып. 4.
- Решетников Ю. С., Савваитова К. А. 1962. Некоторые особенности строения черепа и хвостового отдела скелета у гольцов рода *Salvelinus*. Вопр. ихтиологии, т. 2, вып. 3.
- Русских В. С., Зиновьев Е. А. 1977. О видовой специфике и внутривидовой изменчивости остеологических признаков трех видов хариусов. В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Савваитова К. А. 1963. О росте внутривидовых биологических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки. Вестн. Моск. Гос. ун-та, сер. VI, № 1.—

1969. Гомологическая замочность видов голец родов *Salvelinus* (Nilsson) Richardson и *Cristivomer* Gill et Jordan. Вopr. иxтoлoгии, т. 9, вып. 1.—1973. Экология и систематика пресноводных гольцов рода *Salvelinus*. Там же, т. 13, вып. 1.—1976. О симметрических морфологических группировках у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). Зоол. ж., т. 55, вып. 11.—1976a. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики. Вopr. иxтoлoгии, т. 16, вып. 2.
- Савваитова К. А., Волобуев В. В. 1978. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae). Зоол. ж., т. 57, вып. 10.
- Савваитова К. А., Медников Б. М., Максимов В. А. 1977. Спорные вопросы систематики гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson. В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Светогидов А. Н. 1975. Сравнительно-остеологическое изучение балканского эндемичного рода *Salmothymus* в связи с классификацией. Зоол. ж., т. 54, вып. 8.
- Светогидов А. Н., Дорофеева Е. А., Каюков В. А., Шапошникова Г. X. 1975. Морфологические основы классификации лососевидных рыб. Зоол. ж., т. 54, вып. 4.
- Черныш В. В. 1923. Опыт систематической группировки некоторых *Salmonoidei*, основанный на их остеологических признаках. Изв. Ин-та опытной агрономии, т. 1.
- Черненко Е. В. 1968. Карлики карликовой и проходной красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) из Дальнего озера (Камчатка). Вopr. иxтoлoгии, т. 8, вып. 5.
- Шапошникова Г. X. 1967. О систематическом положении родов *Hucho* Günther и *Brachymystax* Günther. Зоол. ж., т. 46, вып. 2.—1967a. Сравнительная характеристика нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) и белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys* (Güldenstädt). Вopr. иxтoлoгии, т. 7, вып. 2.—1968. Сравнительно-морфологическое изучение тайменей и ленка. Там же, т. 8, вып. 3.—1968a. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 46.—1971. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson. Там же, т. 48.—1971a. Сравнительно-морфологическое описание сигов рода *Coregonus* оз. Севан. Вopr. иxтoлoгии, т. 11, вып. 4.—1973. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* (L.) Ладожского озера. Там же, т. 13, вып. 1.—1976. История расселения сигов рода *Coregonus*. В кн. «Зоогеография и систематика рыб». Л., Изд-во АН СССР.—1977. О некоторых морфологических особенностях *Prosopium cylindraceum* (Pallas) et Pennant). Вopr. иxтoлoгии, т. 17, вып. 4.—1977a. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации. В кн. «Основы классификации и филогении лососевидных рыб». Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Штышко Б. А. 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири. Тр. Всес. геолог.-разведочн. объедин., т. 359.
- Behnke R. J. 1968. A new subgenus and species of trout, *Salmo* (Platysalmo) platycephalus, from Southcentral Turkey with comments of classification of the subfamily. Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst., B. 66.—1972. The systematics of salmonoid fishes of recently glaciated lakes. J. Fish. Res. Board Canada, v. 29, № 6.
- Berg L. S. 1907. Vorläufige Bemerkungen über die europäisch-asiatischen Salmoniden, insbesondere über die Gattung *Thymallus*. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. XII.—1933. Übersicht der Verbreitung des Süßwasserfische Europ. Zoogeographica, B. 1, H. 2.
- Bonde N. 1966. The fishes of the mo-clay formation (lower eocene). Middl. Dansk. geologisk. forening, B. 16.
- Booke H. E. 1968. Cytotaxonomic studies of the coregoninae fishes of the Great Lakes, USA: DNA and karyotype analysis. J. Fish. Res. Board Canada, v. 25, № 8.—1970. Speciation parameters in Coregonine fishes. I. Egg-size. II. Karyotype. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg, Canada.—1974. A cytotaxonomic study of the round whitefishes, genus *Prosopium*. Copeia, № 1.—1975. Cytotaxonomy of the salmonoid fish *Stenodus leucichthys*. J. Fish. Res. Board Canada, v. 32, № 2.
- Chapman W. M. 1941. The osteology and relationships of isospondylous fish *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel. J. Morphol., v. 68, № 3.
- David L. R. 1946. Some typical Upper Eocene fish from California. Carnegie Inst., Washington, Publ., № 551.
- Everhart W. H. 1950. Fishes of Maine. Maine Dept. Inland Fisheries and Game. Augusta.
- Fukuoka H. 1972. Chromosome-number variations in the rainbow trout (*Salmo gairdneri irideus* (Gibbons)). Jap. J. Genetics, v. 24, № 6.
- Gill Th. 1893. Families and subfamilies of fishes. Mem. Nat. Acad. Sci., v. 6.—1895. The differential characters of Salmonidae and Thymallidae. Proc. U.S. Natur. Museum (1894), v. 17.
- Gold J. R., Avise J. C., Gall G. A. E. 1977. Chromosome cytology in the cutthroat trout *Salmo clarki* (Salmonidae). Cytologia, v. 42, № 2.
- Gosline W. A. 1960. Contribution towards a classification of modern isospondylous fishes. Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.), Zool., v. 6.
- Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H., Myers G. S. 1966. Phyletic studies of teleost fishes, with a provisional classification of living forms. Bull. Amer. Museum Natur. Hist., v. 131, № 4.
- Hadžićić S. 1962. Zur Kenntnis der Gattung *Salmothymus* Berg. Izd. Inst. Piscicult. RP. Macidoino, v. 3, № 2.
- Hikita F. 1962. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. Repr. from Scient. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, № 17.
- Janković D. 1961. Taksonomska i ekološka ispitivanja na mekousnoj pastrmci iz reke Bune. Zbornik radova, kn. 5, № 4—5, Beograd.
- Jordan D. S., Evermann B. W. 1896. The fishes North and Middle America. Bull. U.S. Nat. Museum, v. 1, Washington.
- Karaman S. 1932. New contributions to the knowledge of our Salmonids. Ribar. list, Sarajevo, № 7.—1957. Pastrmke reke Radike, Folia balkanica, v. 1, № 10.
- Legendre P., Schreck C. B., Behnke R. J. 1972. Taximetric analysis of selected groups of Western North American *Salmo* with respect to phylogenetic divergences. System. Zool., v. 21, № 3.
- Li Sze-cung 1966. On a new subspecies of fresh-water trout *Brachymystax lenok tsinlingensis* from Taipaisun, Shensi, China. Acta zootaxonomica sinica, v. 3, № 1.
- Mednikov B. M., Reshetnikov Ju. S., Savvaitova K. A. 1977. Molecular DNA hybridization: an approach to disputable issues in fish taxonomy. Cybium, 3, Serie, № 1.
- Miller R. R. 1972. Classification of the native trouts of Arizona with the description of a new species, *Salmo apache*. Copeia, № 3.
- Miller R. R., Smith G. R. 1967. New fossil fishes from pliopleistocene Lake Idaho. Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich., № 654.
- Mori T. 1930. On the freshwater fishes from the Tumen river with description of new species. J. Chosen Nat. Soc., № 11.
- Morton W. M., Miller R. R. 1954. Systematic position of the lake trout *Salvelinus namaycush*. Copeia, № 2.
- Needham R., Gard R. 1959. Rainbow trout in Mexico and California with notes on the cutthroat series. Univ. Calif. Publ. Zool., v. 67, № 1.
- Nikolsky G. V., Reshetnikov Yu. S. 1970. Systematics of Coregonid fishes in the USSR; intraspecific variability and difficulties in taxonomy. In «Biology of Coregonid Fishes». Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- Norden C. R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny. J. Fish. Res. Board Canada, v. 18, № 5.
- Nybelin O. 1971. On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other teleost fishes. Acta Regiae Soc. Sci. Litt. Gothoburgensis, Zool., v. 7.
- Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. 1968. Cytological studies in Atlantic Salmon (*Salmo salar*). Annu. Acad. Reg. Sci. Upsalien, v. 12.—1971. Cytological studies in *Salmo trutta* and *Salmo alpinus*. Hereditas, v. 67, № 2.—1971a. Cytological studies in *Thymallus thymallus* and *Coregonus albula*. Ibidem, v. 67, № 2.—1971b. Cytological studies in the smelt (*Osmerus eperlanus* L.). Ibidem, v. 67, № 2.
- Ohno S. 1970. Evolution by gene duplication. Berlin—Heidelberg—New York. Springer—Verlag.
- Pivnička K., Hensel K. 1978. Morphological variation in the genus *Thymallus* Cuvier, 1829 and recognition of the species and subspecies. Acta Univ. carol. Biol. 1975—1976.
- Regan C. T. 1913. Antarctic fishes of the Scottish National Antarctic Expedition. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 49, pt. 11, № 2.—1914. The systematic arrangement of the fishes of the family Salmonidae. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, v. 13.
- Rounsefell G. A. 1962. Relationships among North American Salmonidae. Fish. Bull., v. 62.
- Sasaki M., Hitotsumachi S., Makino S., Terao T. 1968. A comparative study of the chromosomes in chum salmon, the kokanee salmon and their hybrids. Caryologia, v. 21, № 4.
- Shaposhnikova G. Kh. 1970. On the taxonomy of whitefishes from the USSR. In: «Biology of Coregonid Fishes». Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- Simon R. S. 1963. Chromosome morphology and species evolution in the five North American species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*). J. Morphol., v. 112, № 1.
- Slavutenko E. 1958. The freshwater fishes of Canada. Toronto.
- Smith G. R., Stokes N. Z., Horn K. F. 1968. Some lake pleistocene fishes of lake Bonneville. Copeia, № 4.
- Svårdson G. 1945. Chromosome studies of Salmonidae. Rept. Swed. State Inst. Freshwater Fish. Res., Drottningholm, № 23.
- Tchernavin V. V. 1938. Change in the salmon skull. Trans. Zool. Soc. London, v. 24, pt. II.
- Vladykov V. D. 1962. Osteological studies on Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Board Canada, Bull. № 136.—1963. A review of Salmonid genera and their broad geographical distribution. Trans. Roy. Soc. Canada, IV ser., v. 1.—1970. Pearl tubercles and certain peculiarities useful in the taxonomy of coregonid genera. Biol. Coreg. Fish., Canada.