



УДК 597:591.9

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОЗЕРНЫХ ФОРМ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ РОДОВ *SALMO* И *ONCORHYNCHUS* (PISCES: SALMONIDAE)

## MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF LAKE FORMS OF SALMONID FISHES OF THE GENERA *SALMO* AND *ONCORHYNCHUS* (PISCES: SALMONIDAE)

Е.А. Дорофеева

Е.А. Dorofeyeva

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1. 199034 С.-Петербург, Россия;  
e-mail: salmo@zin.ru

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;  
e-mail: salmo@zin.ru

### РЕЗЮМЕ

На основании изучения морфологических особенностей севанской форели *Salmo ischchan* Kessler, 1877, акклиматизированной в оз. Иссык-Куль (Киргизия) и озерной формы симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) из оз. Бива (Япония) выделены их уникальные признаки, позволяющие рассматривать их в ранге подвидов. Рассмотрены основные направления и скорость изменения признаков при формировании форелей и лососей в озерных условиях у атлантических и тихоокеанских видов.

**Ключевые слова:** биология, лососевые, морфология, озерные форели, таксономия, Salmonidae

### ABSTRACT

Based on a study of the morphological characteristics of the Sevang trout *Salmo ischchan* Kessler, 1877 acclimatized in Lake Issyk Kul (Kirghizia) and the lake form of the masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) in Lake Biwa (Japan) their unique characteristics were defined. These characters allow to consider these forms as subspecies. The main directions and the rate of change of the characters with the forming of trouts and salmons in Atlantic and Pacific species in lake conditions are considered.

**Key words:** biology, salmonid, morphology, lake trouts, taxonomy, Salmonidae

### ВВЕДЕНИЕ

Видообразование и формирование внутривидовой структуры у озерных эндемичных форелей имеет ряд особенностей по сравнению с проходными и речными формами, поэтому есть основание остановиться на них особо.

Известно, что лососи и форели всех видов рода *Salmo* отличаются большой изменчивостью, что обычно затрудняет установление родственных отношений между отдельными формами и вида-

ми, а также их классификацию. Эта изменчивость особенно сильно выражена у рыб, обитающих в замкнутых водоемах. Причем глубина и скорость морфологической и экологической дифференциации, как правило, зависит от возраста озера (Дорофеева 1984). В наиболее древних плиоценовых озерах наблюдается и наибольшее таксономическое разнообразие, которое связано, с одной стороны, с неоднократным проникновением в озеро предковых форм лососей и форелей, и в этом случае различия между потомками, проникших в

разное время форелей, могут достигать родового уровня; с другой – с возникновением полиморфных эндемичных видов, которые в разной мере различаются морфологически, кариологически и биохимически. Эти виды образуют систему экологических рас с осенне-зимним и летним нерестом и используют для размножения не только привычные речные нерестилища, но и озерные.

Параллельное возникновение в озерных условиях, особенно в горных озерах, экологически и морфологически различающихся внутривидовых форм – закономерность, свойственная многим лососевым рыбам. Анализ степени дифференциации озерных форелей в географически удаленных водоемах, имеющих разный геологический возраст и исследование особенностей отдельных рас во время изменений условий существования дает возможность судить о соотношении наследственно закрепленных и ненаследуемых признаков у внутривидовых форм (рас), а также выявить механизмы дивергенции и ее последовательность (Дорофеева 1999).

Лососи и форели дивергировали от предковой формы двумя независимыми линиями в бассейнах Атлантического и Тихого океанов, характеризующимися разными особенностями и разной скоростью видообразования (Дорофеева 1999). Основное направление специализации, ведущее к видообразованию у атлантических лососей, было образование множественных озерных видов (подрод *Trutta*), направление специализации у тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) – переход к проходному образу жизни.

Эндемичные озерные форели атлантической группы имеют ряд общих специализированных черт, отличающих их от *Salmo trutta* L., 1758 и являющихся, по-видимому, результатом озерного обитания – короткую голову, прямую верхнюю челюсть, малое число чешуй в боковой линии, плоскую рукоятку сошника, короткие лобные кости. В тоже время каждый вид имеет свои уникальные особенности. При этом различия между видами, относятся, как правило, к одним и тем же структурам (форма межчелюстной кости и ее отростков, расположение зубов на рукоятке сошника, форма язычной кости, ширина и высота черепа), связанной с этмоидальным отделом черепа. Различия между расами наблюдаются только по пластическим признакам (Дорофеева 1967, 1983, 1984, 1999; Дорофеева и Рухкян,

1982; Дорофеева и др. 1983, 1986; Савваитова и др., 1989).

Одна из форм эндемичной форели *Salmo ischchan* inf. *gegarkuni* Kessler 1877, обитающая в оз. Севан (Армения), была успешно акклиматизирована в оз. Иссык-Куль (Киргизия). В 1930 и 1936 гг. была проведена интродукция форели в Иссык-Куль (икра на стадии “глазка”). В результате в Иссык-Куле сформировалось стадо форели, существенно отличающееся от исходного севанского гегаркуни как биологическими, так и морфологическими особенностями (Лужин 1956), что дало основание рассматривать этих рыб в качестве самостоятельного таксона *Salmo ischchan issykogegarkuni* Lushin, 1951. Более того, помимо популяции форелей, заходящих на нерест в реки, впадающие в оз. Иссык-Куль, а нагуливающих в озере, сформировалась чисто речная популяция, не покидающая реки после нереста, весь жизненный цикл которой проходит в речных условиях, несмотря на то, что вселена была только форма, нагуливающаяся в озере. Необходимо отметить, что в оз. Севан также существует чисто речная форма (*Salmo ischchan gegarkuni*), хотя родственные отношения последней с гегаркуни в последнее время подвергаются сомнению (Дадикян 1955, 1986; Рухкян 1984, 1989).

Озера Севан и Иссык-Куль различаются многими параметрами, хотя во многом сходны. Оба озера являются горными водоемами (1916 и 1621 м над уровнем моря), однако Иссык-Куль значительно больше по площади и глубже. Имеются существенные различия по уровню воды, течениям, температуре, прозрачности, кислородному режиму (Лужин 1956), но особенно существенны различия в солености – соленость воды в Иссык-Куле более чем в 10 раз выше, чем в Севане. Севан имеет сток через реку Раздан. Иссык-Куль – озеро бессточное. Существенно различают эти озера планктоном и бентосом, а также и ихтиофауной. Особенно эти различия касаются состава фауны гаммарид, которые имеют в Севане высокую численность, составляя до 40% всей массы бентоса. В Иссык-Куле в количественном отношении они занимают небольшую часть.

Лужин (1956) всесторонне исследовал натурализовавшуюся в Иссык-Куле севанскую форель в 1947–1951 гг, т.е. почти через двадцать лет после вселения и обнаружил существенные морфобиологические изменения по сравнению с формами

из нативного ареала. Изменились сроки и время нерестовой миграции, наступление половой зрелости, увеличилась плодовитость, усилился темп роста, и главное – изменился характер питания взрослого гегаркуни. В Севане, как упоминалось, основную пищу этой форели составляют гаммарусы и лишь изредка взрослые, крупные экземпляры захватывают рыбу, в основном храмулю (Дадикян 1955). В Иссык-Куле основным объектом питания взрослых форелей является рыба (гольцы рода *Nemachilus*), т.е. гегаркуни превратился в хищника. Изменились и морфологические, в основном пластические, признаки иссыккульской форели, ее окраска и некоторые половые различия. Таким образом, все исследованные признаки иссыккульской форели оказались отличными от исходной формы. Что касается речной формы, по данным Лузина, она, в свою очередь, отличается по ряду пластических признаков и от озерного иссык-кульского гегаркуни и от речной формы севанской форели – алабалаха. Однако степень всех возможных отличий иссыккульской формы может быть оценена таксономически лишь при комплексном исследовании, включающим остеологические, наиболее консервативные признаки, на основе которых в роде *Salmo* различаются виды и внутривидовые формы. Проведенное ранее изучение остеологических признаков (Nikolskaia 2001) выявило ряд особенностей в форме некоторых костей у иссык-кульских форелей по сравнению с севанскими.

Для установления таксономического статуса акклиматизанта, учитывая изменения в характере питания (одного из ведущих факторов в эволюции лососевых рыб) – переход к хищничеству в солоновато-водной среде оз. Иссык-Куль, необходимо провести сравнение с наиболее генерализованным видом рода *Salmo* – кумжей, основу питания которой также составляют рыбы.

В свете этих данных особый интерес представляет сравнительное изучение изменений морфологических признаков форелей атлантической группы при быстром изменении условий их существования (например, при акклиматизации в новые водоемы) и озерных форм лососей рода *Oncorhynchus*, обитающих в древних озерах.

Эндемичные озерные формы тихоокеанской группы, ведущие начало от рода *Oncorhynchus*, немногочисленны и изучены морфологически недостаточно по сравнению с озерными фор-

мами, обитающими в бассейне Атлантического океана.

Для сравнительного анализа морфологических особенностей озерных форелей атлантической и тихоокеанской группы были использованы озерные лососи оз. Бива. Озеро Бива, расположенное на острове Хонсю, является крупнейшим в Японии, лежит в межгорной тектонической котловине и занимает площадь около 716 км<sup>2</sup>, глубина его достигает 95 м. Имеет сток через реку Йодо.

В оз. Бива обитает эндемичный лосось, таксономический статус которого спорен. Одни авторы считают его самостоятельным видом *O. rhodurus* (Jordan et McGregor, 1925) (Hikita, 1962), другие – подвидом симы *O. m. rhodurus* (Behnke et al. 1962). Берг (1948) считал, что лосось оз. Бива – жилая форма симы *O. masou* (Brevoort, 1856). Японские авторы в большей степени придерживаются мнения о видовой самостоятельности этой формы (Mori and Miura 1990; Kato 1991 и др.). Следует отметить также, что японские исследователи (согласно работе Kato 1991) разделяют *O. masou* на две формы (анадромную и жилую): *O. masou* var. *masou* проходная форма и *O. m.* var. *ishikawae* (Jordan et McGregor, 1925), которую называют уамаме или уамабэ – жилая форма. *O. rhodurus* также разделяют на две формы: *O. rhodurus* var. *rhodurus* (Jordan et McGregor, 1925), называемую биwамасу, озерная форма, эндемик оз. Бива, и ручьевую форму *O. rhodurus* var. *macrostomus* (Günther, 1859), называемую амаго. Пресноводная форма симы распространена широко, в том числе южнее проходной симы (Kato 1991). Кроме того известно, что *O. rhodurus* var. *macrostomus* иногда мигрирует в море (Macchidori and Kato 1984). Справедливости ради, нужно заметить, что между японскими исследователями нет единого мнения относительно употребления названия амаго (amago). Так, в двух работах, изданных почти одновременно, это название соответствует, как указано выше, лишь жилой форме *O. rhodurus* (Kato 1991); в “Приложении к каталогу Национального Музея”, Токио оно относится к *O. m.* var. *ishikawae*, а лосось оз. Бива обозначен в качестве подвида *O. rhodurus* var. *rhodurus* (Matsuura et al. 2000). Различия между аборигенной озерной формой оз. Бива и остальными пресноводными формами сводится к отсутствию у жилой формы *O. masou* красных пятен на боках тела, которые имеются у лососей из оз. Бива, и по данным экс-

периментов являются генотипическим признаком (Kato 1991).

В 1923 г. молодь проходной сима, полученная от родителей, входящих в реки о. Хоккайдо (Япония), была пересажена в оз. Бива на о. Хонсю. В 1926 г. зрелые самцы и самки начали входить для нереста из оз. Бива во впадающие в него реки. Таким образом, проходная сима превратилась в жилую (Oshima 1935, цит. по Берг 1948). Сведения о дальнейшей судьбе этой популяции в англоязычной литературе обнаружить не удалось. Однако в отечественной литературе укрепилось мнение, что вселение проходной сима в оз. Бива является удачным (Карпевич 1999, ошибочно указывает, что материалом для вселения послужили лососи *O. masou* из США). В настоящее время невозможно судить имела место в дальнейшем натурализация вселенца или это вселение осталось без последствий. Не исключено, что это вселение оказало влияние на формирование аборигенной озерной фауны лососей.

Таким образом, в настоящее время статус пресноводных лососей, обитающих на японских островах крайне запутан, и, очевидно, требуется серьезная ревизия всех форм, близких к *O. masou* чтобы можно было с уверенностью определить их систематическое положение и, прежде всего, необходимо рассмотреть комплекс признаков, используемых в систематике рода *Oncorhynchus*.

При проведении данного сравнительного исследования ставились две основные задачи. Во-первых, определить направление изменения признаков у лососей атлантической и тихоокеанской групп при переходе к озерному образу жизни. Во-вторых, на основании наиболее консервативных остеологических признаков установить таксономический статус иссыкульской форели (атлантическая группа) и пресноводных лососей оз. Бива (тихоокеанская группа).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования форелей атлантической группы использовали материалы, собранные в 1977 – 1981 годах в бассейне озера Иссык-Куль (реки Тон и Бар-Булак), представленные самками форелей без брачного наряда (30 экз.) и материалы из бассейна оз. Севан (сборы 1969 – 1970 годов), представленные также самками форелей расы гегаркуни, без брачного наряда (25 экз.).

Для исследования лососей тихоокеанской группы использовали материалы озерных лососей из оз. Бива (10 экз.) и самки проходной сима без брачного наряда из р. Утка (Камчатка) – 15 экз., р. Тумнин – 9 экз., р. Амур – 7 экз., собранные в период 1978 – 1989 годов.

Остеологические препараты изготавливались по общепринятой методике с подкрашиванием водорастворимым эозином. Измерения костей проводили штангенциркулем, при этом точками отсчета считались наиболее удаленные друг от друга точки, например, наибольшая ширина кости, наибольшая длина кости и т.д. (схема промеров приведена в работах Горшков и др. 1979; Савваитова и др. 1989).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Форели оз. Иссык-Куль.** В результате сравнительного исследования костей черепа акклиматизированной в оз. Иссык-Куль одной из рас форелей оз. Севан *Salmo ischchan* inf. *gegarkuni* были обнаружены следующие различия.

Сошник (vomer, Рис. 1; Табл. 1). Форма сошника иссыкульского гегаркуни имеет ряд отличий от севанского. Во-первых, головка сошника у него имеет четко выраженную треугольную форму с заостренным передним углом. У севанских форей

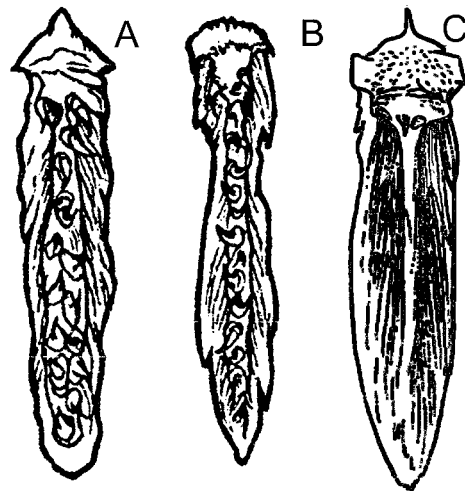


Рис. 1. Сошники (vomer) лососевых рыб. А – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Иссык-Куль; В – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Севан; С – *Salmo trutta labrax*, басс. Черного моря.

Fig. 1. Vomer of salmon fishes. А – *Salmo ischchan gegarkuni*, Issyk-Kul Lake; В – *Salmo ischchan gegarkuni*, Sevan Lake; С – *Salmo trutta labrax*, Black Sea.

**Таблица 1.** Размерные показатели костей черепа *Salmo ischchan* из оз. Иссык-Куль и оз. Севан.\***Table 1.** Measurements of skull bones of *Salmo ischchan* from Issyk Kul and Sevan Lake.\*

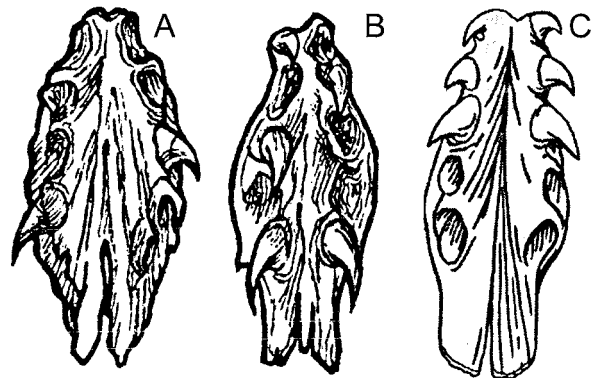
Регион (Region)	lim	M±m	CV	N
Vomer (длина рукоятки в % длины кости) Vomer (length of handle in % of bone length)				
Иссык-Куль (Issyk Kul)	76.70–95.80	88.00±0.90	5.10	25
Севан (Sevan)	79.60–93.50	87.00±1.17	4.80	13
Vomer (ширина головки в % длины кости) Vomer (length of head in % of bone length)				
Иссык-Куль (Issyk Kul)	16.50–24.90	20.50±0.60	14.70	25
Севан (Sevan)	16.30–24.90	20.30±0.55	9.90	13
Праемаксилляре (высота в % длины кости) Praemaxillare (height in % of bone length)				
Иссык-Куль (Issyk Kul)	62.90–84.50	75.0±2.53	18.50	30
Севан (Sevan)	62.60–87.00	78.3±1.90	8.80	13

\*Длина основания черепа форелей из оз. Иссык-Куль 35.9–80.5 мм, из оз. Севан 46.1–55.8 мм.

\*Length of skull base in trouts from Issyk-Kul Lake is 35.9–80.5 mm, Sevan Lake 46.1–55.8 mm.

лей, наоборот, у большинства экземпляров передний угол сглажен или затуплен. Поперечный ряд зубов, отделяющий головку от рукоятки сошника, у иссыккульского гегаркуни хорошо выражен, два – три зуба располагаются на возвышении, у севанского гегаркуни поперечный ряд зубов выражен слабо и скорее представляется возвышением с одним-двумя зубами. Рукоятка сошника массивная и широкая у иссыккульской форели и более слабая у севанской. Зубы на рукоятке иссыккульского гегаркуни простираются двумя направленными рядами до заднего края кости, как и у севанского, но, у первого их, как правило, значительно больше, хотя число зубов может варьировать. Необходимо отметить, что часть отличий сошника иссыккульского гегаркуни – заостренный передний угол рукоятки и массивная рукоятка, сближает его по форме с сошником кумжи и, в частности, одного из ее подвидов – черноморского лосося.

Язычная кость (linguale plate, Рис. 2). Язычная кость севанских гегаркуни сравнительно узкая, овальной формы, по краям расположены 5 зубов, наиболее широкая часть кости приходится на уровень 3–4 пары зубов. Примерно 30% кости приходится на тонкую раздвоенную пластинку, лишенную зубов. Язычная кость иссыккульского гегаркуни более массивная и овальная форма

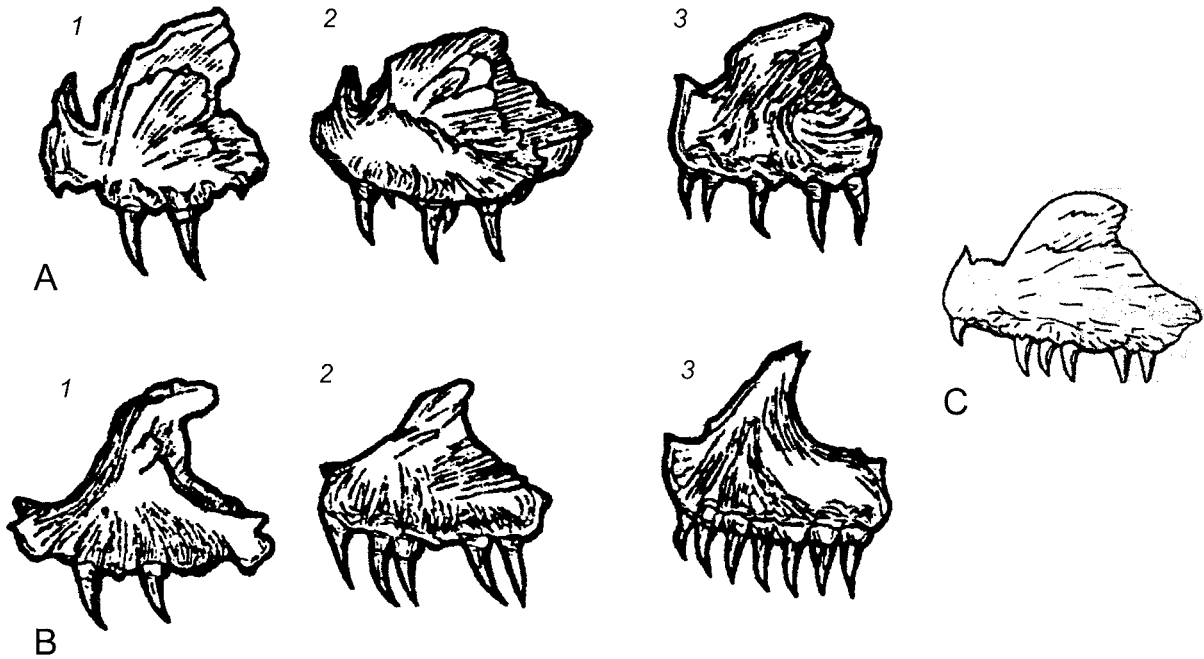


**Рис. 2.** Язычная кость (lingual plate) лососевых рыб. А – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Иссык-Куль; В – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Севан; С – *Salmo trutta*, басс. Балтийского моря.

**Fig. 2.** Lingual plate of salmon fishes. А – *Salmo ischchan gegarkuni*, Issyk Kul Lake; В – *Salmo ischchan gegarkuni*, Sevan Lake; С – *Salmo trutta*, Baltic Sea.

более сплюснута, поэтому самая широкая часть приходится на уровень 2–5 пары зубов. Задняя, лишенная зубов часть, глубоко раздвоена и составляет около 20% длины кости. Форма этой кости отличается как от севанской гегаркуни, так и от *S. trutta trutta*.

Межчелюстная кость (праемаксилляре, Рис. 3; Табл. 1). Межчелюстная кость севанских фо-

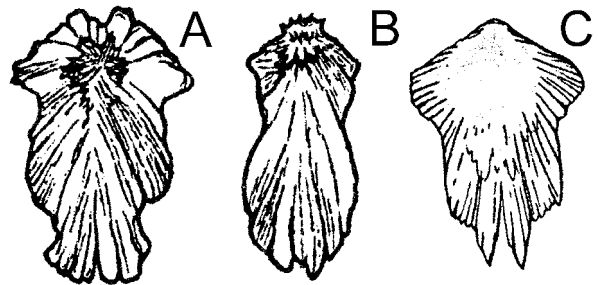


**Рис. 3.** Межчелюстная кость (праемахилларе) лососевых рыб. А, 1–3 – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Иссык-Куль; В, 1–3 – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Севан; С – *Salmo trutta*, басс. Балтийского моря.

**Fig. 3.** Praemaxillare of salmon fishes. А, 1–3 – *Salmo ischchan gegarkuni*, Issyk Kul Lake; В, 1–3 – *Salmo ischchan gegarkuni*, Sevan Lake; С – *Salmo trutta*, Baltic Sea.

релей изменчива по форме и характеризуется сдвинутым к середине кости сравнительно узким восходящим отростком, слегка направленным назад. Существенным отличием от кумжи является отсутствие переднего, “зубовидного” отростка. Межчелюстная кость иссыккульской формы также изменчива по форме, но имеет две особенности: восходящий отросток у нее широкий и направлен вверх. Кроме того, в передней части кости, как и у кумжи, имеется хорошо выраженный “зубовидный отросток”, также направленный вверх, что способствует укреплению всей челюстной дуги.

Супраэтноид (supraethmoideum, Рис. 4). Супраэтноид иссыккульского гегаркуни – сравнительно широкая и массивная кость (в среднем наибольшая ширина кости составляет около 70% ее длины). Головка кости представлена сравнительно твердой тонкой треугольной пластинкой, поверхность которой радиально исчерчена. Задняя часть кости тонкая, сужается каудально и имеет на конце слабую развилку. Эта кость у севанской форели в значительной мере сходна по форме с костью акклиматизанта, но значительно уже (ее ширина составляет примерно 1/2 длины), более тонкая. В то

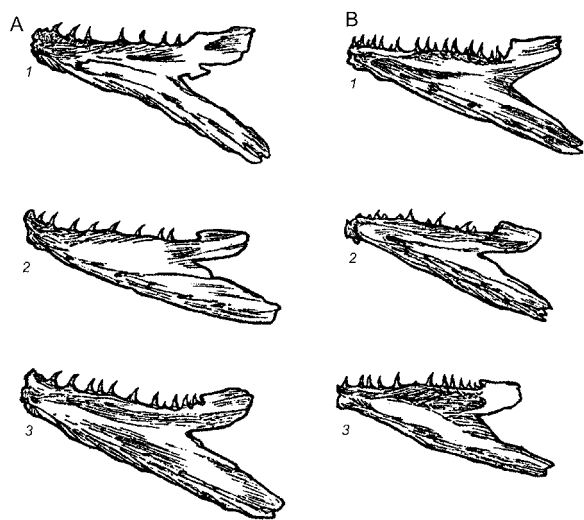


**Рис. 4.** Супраэтноид (supraethmoideum) лососевых рыб. А – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Иссык-Куль; В – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Севан; С – *Salmo trutta*, басс. Балтийского моря.

**Fig. 4.** Supraethmoideum of salmon fishes. А – *Salmo ischchan gegarkuni*, Issyk Kul Lake; В – *Salmo ischchan gegarkuni*, Sevan Lake; С – *Salmo trutta*, Baltic Sea.

же время, у иссыккульской формы прослеживаются некоторые остеологические черты, сближающие ее с *S. trutta* – радиально исчерченная переднюю часть, общее сходство по форме за счет хорошо выраженной треугольной головки.

Нижнечелюстная кость (dentale, Рис. 5). Зубная кость у иссыккульской и севанской форелей сильно варьирует по форме. Однако, у севанских



**Рис. 5.** Нижнечелюстная кость (dentale) лососевых рыб. А. 1–3 – *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Иссык-Куль; В. 1–3. *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Севан.

**Fig. 5.** Dentale of salmon fishes. А. 1–3 – *Salmo ischchan gegarkuni*, Issyk Kul Lake; В. 1–3. *Salmo ischchan gegarkuni*, Sevan Lake.

рыб верхняя ветвь, как правило, лишь немного короче нижней, нижняя ветвь широкая, плотная и длинная и оканчивается небольшой уплощенной пластинкой и несет 3–6 пор мандибулярного канала. Кaudальная вырезка между ветвями кости сравнительно неглубокая. У иссыккульского гегаркуни верхняя ветвь, которая значительно короче нижней, слегка приподнята, и уплощенный край

ее удлинена. Нижняя ветвь длинная и часто направлена вниз. Число пор мандибулярного канала 6–7. Кaudальная вырезка составляет около 1/3 длины кости.

Предкрышечная кость (праеореперкулум, Рис. 6). Предкрышка и у севанского, и у иссыккульского гегаркуни очень изменчива по форме. При этом сходные формы можно найти в обеих популяциях, однако у иссыккульской формы число вариаций значительно больше. Это касается и формы кости и прохождения каналов сейсмочувствительной системы – число каналов варьирует, а иногда они полностью отсутствуют.

**Форели оз. Бива.** При сравнительном исследовании костей черепа симы из о. Бива и других частей ее естественного ареала были отмечены следующие различия в основных систематических признаках.

Сошник (vomer, Рис. 7; Табл. 2). В целом форма сошника сходна у рыб из оз. Бива и симы из других районов ареала. Однако, головка сошника у симы оз. Бива, по сравнению с симой на р. Тумнин и Утка более вытянута и заострена спереди, и в этом отношении напоминает головку сошника у рыб рода *Parasalmo*. Рукоятка лодкообразная, широкая в передней части и сильно сужена кaudально таким образом, что образуются так называемые “крылья”, характерные для *Parasalmo*. Еще одной особенностью, сближающей эту кость с *Parasalmo mykiss* Walbaum, 1755 является костный валик,



**Рис. 6.** Предкрышечная кость (праеореперкулум) лососевых рыб. А, 1–3. *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Иссык-Куль; В, 1–3. *Salmo ischchan gegarkuni*, оз. Севан.

**Fig. 6.** Praeoperculum of salmon fishes. А, 1–3. *Salmo ischchan gegarkuni*, Issyk Kul Lake; В, 1–3. *Salmo ischchan gegarkuni*, Sevan Lake.

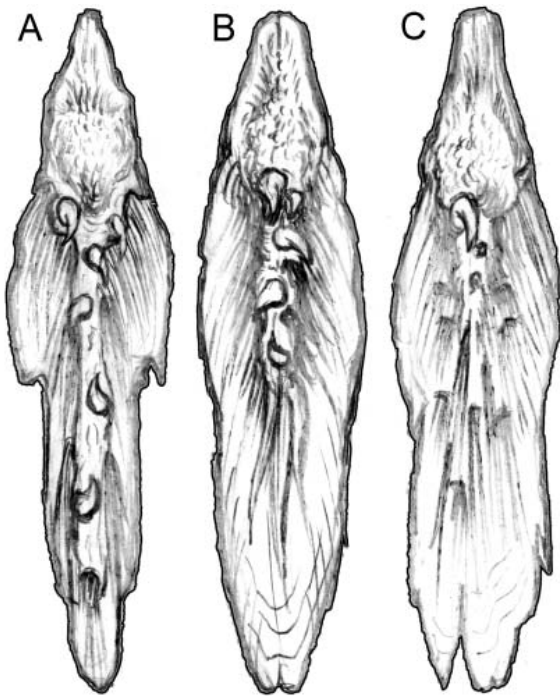


Рис. 7. Сошник (vomer) *Oncorhynchus masou*. А – оз. Бива; В – река Тумнин (Приморье); С – река Утка (Камчатка).

Fig. 7. Vomer of *Oncorhynchus masou*. А – Biva; В – Tumnin River (Primorie); В – Utkha River (Kamchatka).

расположенный в углублении рукоятки и несущий один направленный ряд зубов, причем в отличии от всех видов рода *Oncorhynchus* этот ряд доходит до заднего края рукоятки, что характерно для озерных видов ряда лососевых – *Salmo* (Дорофеева 1999).

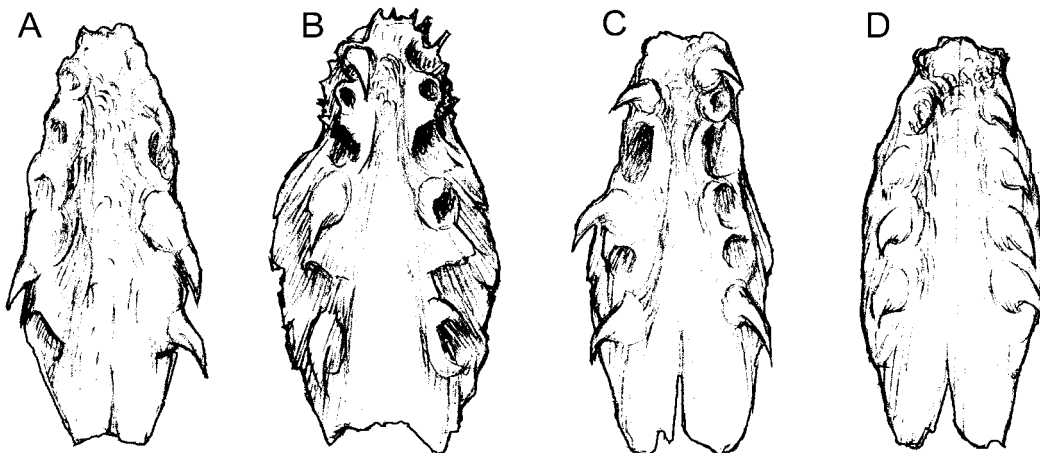


Рис. 8. Язычная кость (lingua plate) *Oncorhynchus masou*. А – оз. Бива; В – р. Тумнин (Приморье); С – р. Утка (Камчатка); D – р. Амур.

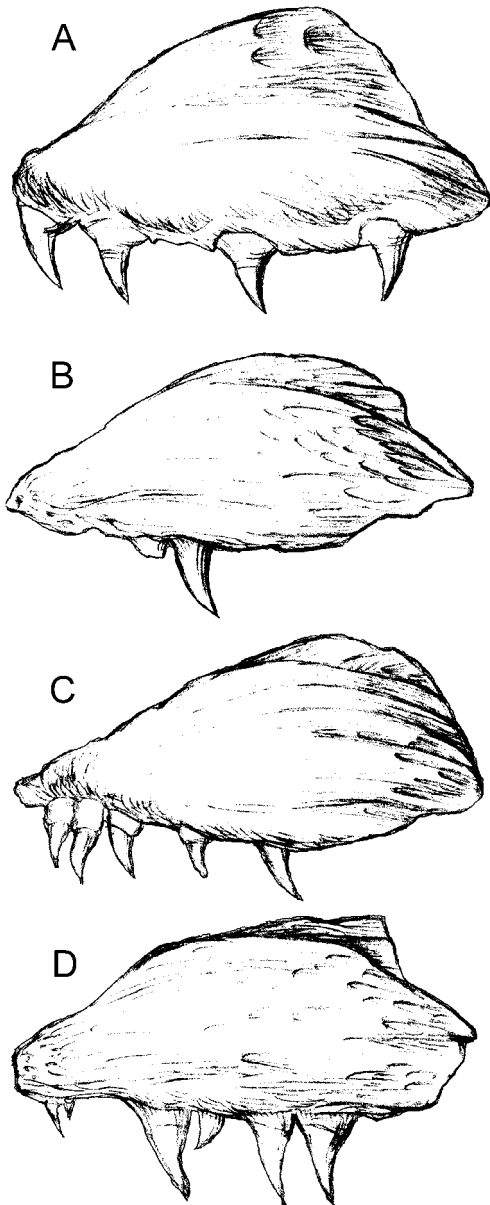
Fig. 8. Lingua plate of *Oncorhynchus masou*. А – Biva River; В – Tumnin River (Primorie); С – Utkha River (Kamchatka); D – Amur River.

Язычная кость (linguale, Рис. 8; Табл. 2). У рыб оз. Бива – кость узкая (ширина 27.5–41.5% от длины кости) имеет форму почти правильного овала и в целом по форме сходна с костью рыб из других регионов. Число зубов, расположенных по краю кости, составляет 5–6 пар, наиболее широкая часть кости находится на уровне 5–6 пары. Отличается от костей симы из рек Утка и Амур, в основном, более короткой задней частью, лишенной зубов, но в этом отношении сходна с язычной костью из р. Тумнин, хотя отличается от последней меньшей шириной кости.

Межчелюстная кость (praemaxillare, Рис. 9; Табл. 2). Основное отличие видов р. *Oncorhynchus* от других лососевых состоит в своеобразии предчелюстной кости в том, что восходящий отросток у этой кости сглажен, выражен слабо и едва заметно выдается над верхним краем в виде тонкого направленного назад гребня. Именно высотой восходящего отростка виды различаются между собой. Высота этого отростка у симы, по сравнению с другими видами, невелика и он сильно сдвинут назад. В целом форма кости биванской формы укладывается в параметры, характерными для симы. Однако, по сравнению с рыбами из рек Амура, Тумнин и Утки восходящий отросток у этой формы несколько выше (отношение высоты к длине кости составляет 30.0–53.7%), в то время как наиболее высокий отросток у рыб других регионов в среднем не превышал 37.5%.

Супраэтмоид (supraethmoidale, Рис. 10; Табл. 2). Форма супраэтмоида является родовым призна-

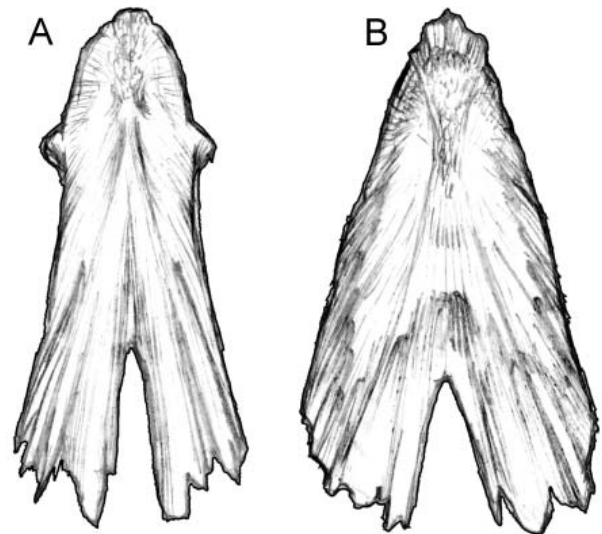




**Рис. 9.** Межчелюстная кость (праemaxillare) *Oncorhynchus masou*. А – оз. Бива; В – р. Тумнин (Приморье); С – р. Утка (Камчатка); D – р. Амур.

**Fig. 9.** Praemaxillare of *Oncorhynchus masou*. A – Biva River; B – Tumnin River (Primorie); C – Utka River (Kamchatka); D – Amur River.

ком при разделении родов *Salmo* и *Oncorhynchus*, в первом случае это тонкая с уплотнением пластинка, разделяющаяся на головку с боковыми выростами, и хвостовую в большинстве случаев неглубоко разделенную часть, во втором форма



**Рис. 10.** Супраэтноид (supraethmoideum) *Oncorhynchus masou*. А – оз. Бива; В – р. Утка (Камчатка).

**Fig. 10.** Supraethmoideum of *Oncorhynchus masou*. A – Biva River; B – Utka River (Kamchatka).

кости приближается к вытянутому треугольнику и развилка в хвостовой части очень глубокая. Все виды рода *Oncorhynchus* в разной мере различаются этими признаками, сохраняя общую для рода форму. В целом форма супраэтноида у рыб из оз. Бива соответствует видовым признакам *O. masou*, однако имеет ряд особенностей (Горшков и др. 1979). Во-первых, кость уже, чем у симы. Так, относительная ширина кости у рыб р. Утки  $60.2 \pm 1.30$ , а у рыб из оз. Бива  $50.4 \pm 1.89$ . Кроме того, по бокам кости имеются боковые выросты, сходные с выростами на головке кости у представителей р. *Salmo*.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Скорость процесса видо- и формообразования у форелей атлантической группы может быть различной. Внешняя связь дивергенции видов с возрастом водоемов несомненна (Дорофеева и др. 1983). Озерные виды, обитающие в сравнительно геологически молодых водоемах, как правило, имеют меньшие морфобиологические отличия от предкового вида, чем обитающие в более древних озерах. В силу своего географического обособления виды в обоих случаях хорошо приспособлены к конкретным условиям, но у молодых видов

**Таблица 2.** Размерные показатели костей черепа *Salmo masou* из разных районов ареала.\***Table 2.** Measurements of skull bones of *Salmo masou* from different parts of range.\*

Регион (Region)	Lim	M±m	CV	N
Supraethmoid (глубина вырезки в % длины рукоятки) Supraethmoid (depth of notch in % of handle length)				
Бива (Biva)	27.70–43.70	35.80±17.30	15.31	10
Утка (Utka)	25.20–33.00	30.00±0.85	11.97	15
Supraethmoid (ширина рукоятки в % длины рукоятки) Supraethmoid (width of handle in % of handle length)				
Бива (Biva)	40.10–61.30	50.4±1.89	11.83	10
Утка (Utka)	50.40–67.3	60.00±1.30	8.39	15
Vomer (длина рукоятки в % длины кости) Vomer (length of handle in % of bone length)				
Бива (Biva)	64.80–79.00	72.90±1.53	6.68	10
Утка (Utka)	67.50–79.20	73.70±0.95	4.45	12
Vomer (ширина головки в % длины кости) Vomer (width of head in % of bone length)				
Бива (Biva)	14.70–18.60	16.90±0.44	8.16	10
Утка (Utka)	15.40–22.00	19.00±0.53	9.68	12
Praemaxillare – (высота в % длины кости) Praemaxillare – (height in % of bone length)				
Бива (Biva)	30.00–53.70	41.60±2.90	21.9	10
Утка (Utka)	23.70–42.70	33.60±1.58	16.25	12
Тумнин (Tumnin)	32.20–43.10	37.50±3.16	14.56	13
Linguale (ширина в % длины кости) Linguale (width in % of bone length)				
Бива (Biva)	27.50–41.40	34.80±1.40	12.04	9
Утка (Utka)	33.10–41.70	38.40±0.63	6.33	15
Тумнин (Tumnin)	36.90–46.20	42.40±2.82	11.51	13

\*Расстояние между pteroticum черепов лососей оз. Бива 30.1–36.6 мм, р. Утка 33.9–36.3 мм, р. Тумнин 40.4–48.0 мм.

\*Distance between pteroticum in skulls of salmon of Biva Lake is 30.1–36.6 mm, Utka River – 33.9–36.3 mm, Tumnin River – 40.4–48.0 mm.

преобладают изолирующие механизмы, в основном, касающиеся биологических особенностей, а у более древних имеются и морфологические различия. В связи с этим представляют интерес ряд форелей из озер Охрид (Македония), Севан (Армения), Гарда (Италия), в значительной мере различающиеся временем происхождения и временем и кратностью проникновения в них предковых форм.

Озеро Охрид образовалось, по-видимому, в плиоцене, обитающие там форели *Salmo letnica* существенно отличаются от близкого им вида *S. trutta* короткой головой и челюстями, прямой верхней челюстью, коротким хвостовым стеблем, меньшим числом чешуй в боковой линии, большим числом жаберных тычинок, среди которых отсутствуют бугорковидные. Вероятно, такие особенности жаберного аппарата связаны с характером питания

этих рыб, которые до 3-х летнего возраста питаются исключительно планктоном. Остеологические различия также существенны и касаются формы сошника, язычной кости, параметров черепа. Форели *S. carpio* из озера Гарда, возникновение которого датируется четвертичным периодом, значительно меньше отличаются от *S. trutta*. Отличия наблюдаются лишь в числе позвонков и малом антедорсальном расстоянии. Что касается остеологических отличий, то они имеются в расположении зубов на рукоятке сошника и язычной кости и в форме предчелюстной кости.

Форели оз. Севан, возникновение которого датируется рубежом третичного и четвертичного периодов, а формирование его ложа и гидрографической сети приходится на плейстоцен, занимают в этом ряду по степени отличий от предковой формы промежуточное положение (Дорощева 1999).

Результаты изучения одной из рас озерной севанской форели *Salmo ischchan* inf. *gegarkuni*, акклиматизированной в оз. Иссык-Куль, показывают, что многие морфологические признаки этой расы в новых условиях за 20–30 лет претерпели значительные изменения (Лужин 1956). Изменилась ее окраска, из 21 изученного пластического признака изменилось 10, причем многие их показатели, как уже упоминалось, выходят за видовые рамки *Salmo ischchan*. Еще в большей степени изменились ее биологические особенности: сроки нерестовых миграций, сроки созревания, плодовитость, сроки инкубации и др. Гегаркунни в условиях Иссык-Куля стал значительно крупнее, достигая 89 см и более 10 кг массы, в то время как в Севане даже в лучшие времена до падения уровня озера в редких случаях рыбы достигали 50 см. На этом основании Лужин сделал вывод, что за короткий период акклиматизации в новом водоеме сформировалась новая форма, минимум подвидового ранга, которая получила название *Salmo ischchan issykogegarkuni* Lushin, 1951.

Однако в основе его рассуждений лежало использование t-критерия Стьюдента как показателя величины различия. По данным Миной (1986), вычислившего по материалам Лужина коэффициент различия, последний оказался невелик, и достоверно увеличилось лишь число жаберных тычинок. Таким образом, согласно этим данным, иссык-кульских форелей можно рассматривать лишь как экотип (Савваитова и др. 1989).

Проведенное остеологическое исследование выявило наличие более существенных морфологических изменений в форме сошника, супраэтноида и язычной кости. Изменилась также форма межчелюстной и нижнечелюстной костей, хотя у них отмечена сильная вариабельность. При этом у иссык-кульских форелей появилась новая особенность, отсутствующая у севанских форелей – на нижнечелюстной кости появился “зубовидный” отросток, способствующий укреплению всей челюстной дуги. Появление этого “древнего” признака, имеющегося у *Salmo trutta*, но отсутствующего у других озерных форелей, вероятно, связано с переходом форели в оз. Иссык-Куль на хищное питание рыбой. Такие же изменения, связанные с питанием возникли, как уже отмечалось, у форелей озера Гарда (*S. carpio*). Важно отметить, что ряд остеологических признаков иссык-кульской форели, например, форма язычной кости отличается как от кости у севанской форели, так и у *Salmo trutta*. Таким образом, у иссык-кульской форели имеются две особенности – тенденция к появлению предположительно древних черт строения, в том числе и в таксономически значимых признаках, присущих наиболее генерализованному среди видов рода *Salmo* виду *Salmo trutta* и появлению признака, присущего только иссык-кульской популяции.

Как уже отмечалось, остеологические отличия между расами севанских форелей связаны только с параметрами черепа, а по форме отдельных костей они не различаются. Следовательно, иссык-кульские форели, имеющие ряд уникальных остеологических признаков и морфологически отличные от всех рас, с этой точки зрения, учитывая их географическую изоляцию, могут формально рассматриваться в ранге подвида.

Сравнительно-морфологическое изучение особенностей симы озера Бива и популяций симы из водоемов Камчатки, приморья и бассейна Амура выявило ряд признаков, которыми эта форма отличается от других, однако эти признаки распределяются мозаично. Сошник по форме, хотя и близок к форме сошника лососей из других регионов, но имеет ряд особенностей (боковые “крылья” и длинный ряд зубов на рукоятке), присущих только этой озерной форме. Язычная кость и супраэтноид сходны с формами костей симы из р. Тумнин. В целом, форма супраэтноида соответствует видовым признакам симы, но имеют

одно существенное отличие – небольшие боковые выросты, присущие супраэтноидам рыб видов рода *Salmo* (древний признак).

Таким образом, по остеологическим признакам озерный лосось из оз. Бива, хотя и близок к проходной симе, но имеет и уникальные черты. Полученные данные, а также данные литературы о его биологических особенностях, позволяющие сделать вывод, что лосось оз. Бива является озерным подвидом сими *Oncorhynchus masou rhodurus*.

Тенденция к появлению у озерной формы сими признаков филогенетически менее продвинутых видов, и даже близких родов, по-видимому, как и у иссык-кульских форелей является не только следствием изменения условий обитания, но и свидетельством их филогенетических связей.

Обращает на себя внимание разная скорость озерного видообразования у атлантических и тихоокеанских видов. У первых дифференциация озерных форм в геологическом прошлом проходила достаточно интенсивно. Форели даже в озерах четвертичного возраста достигли видового уровня. В подтверждение этого следует упомянуть некоторые виды озерных форелей, описанных из альпийских озер, а также описанных в последние годы эндемичные озерные виды из Марокко *S. pallaryi* Pellegrin, 2003 и *S. akairos* Delling, 2003 (Delling 2003). Видообразование у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* связано в основном со специализацией к проходному образу жизни, и озерные формы редки и не достигают видового уровня. В пределах России можно отметить лишь подвид жилой формы нерки из Кроноцкого озера (*Oncorhynchus nerka odonis* Jordan et MacGregor, 1925). В связи с этим представляется закономерным сравнительно быстро проходящие эволюционные процессы при акклиматизации атлантической формы (*Salmo ischchan*), которые соизмеримы с изменениями у озерной формы тихоокеанской группы (*Oncorhynchus masou*), проходящими на протяжении длительного геологического прошлого, что подтверждает разную направленность их эволюционных преобразований.

В заключение следует отметить, что проведенные исследования выявили основные общие направления изменений признаков лососевых рыб при формировании в озерных экосистемах. Во-первых, вырастает общий уровень изменчивости; во-вторых, озерные формы характеризуются мозаичностью в распределении признаков на

внутривидовом уровне; в-третьих, у озерных форм появляются “предковые” признаки, характерные для более генерализованных видов данного рода или даже другого рода этого же подсемейства.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою глубокую благодарность японским коллегам А. Goto (Университет Хоккайдо) и К. Nakai (Музей озера Бива), приславшим материалы, а также студентке Академии художеств (г. Санкт-Петербург) Е.Г. Никольской за изготовление рисунков.

## ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С.** 1948. *Рыбы пресных вод СССР*. М.Л. Наука, ч. I. 466 с.
- Горшков С.А., Дорофеева Е.А., Клюканов В.А. и Куликова Н.И.** 1979. Остеологические особенности тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. *Вопросы ихтиологии*, **19**: 963–982.
- Дадикян М.Г.** 1955. Питание севанских форелей. *Труды Севанской гидробиологической станции*, **14**: 5–76.
- Дадикян М.Г.** 1986. *Рыбы Армении*. АН Армянской ССР, Ереван: 245 с.
- Дорофеева Е.А.** 1967. О некоторых сравнительно-морфологических признаках севанских форелей (*Salmo ischchan* Kessler) в связи их классификацией. *Зоологический журнал*, **46**: 1362–1370.
- Дорофеева Е.А., Рухкян Р.Г.** 1982. Дивергенция ишкана (*Salmo ischchan* Kessler) в свете кариологических и морфологических данных. *Вопросы ихтиологии*, **22**: 36–48.
- Дорофеева Е.А.** 1983. Морфологические и кариологические особенности внутривидовых форм лососевых рыб. X Всесоюзный симпозиум “Биологические проблемы Севера. Магадан. Часть II: 170–172.
- Дорофеева Е.А.** 1984. Формирование экологических рас форелей в условиях горных водоемов. С. 83–84 в кн.: Р.О. Оганесян (Ред.). Лимнология горных водоемов. Ереван.
- Дорофеева Е.А.** 1999. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук в виде научного доклада. Санкт-Петербургский государственный университет, С.-Петербург, 56 с.
- Дорофеева Е.А., Вукович Т. и Косорич Д.** 1986. Морфологические особенности средиземноморских форелей и их положение в системе полиморфного вида *Salmo trutta* (Salmonidae). *Труды Зоологического института АН СССР*, **154**: 66–74.
- Дорофеева Е.А., Сидоровски М. и Петровски Н.** 1983. Остеологические особенности охридских форелей

- (*Salmo letnica* Karaman) в связи с их классификацией. *Зоологический журнал*, **62**: 1691–1700.
- Карпевич А.Ф.** 1998. *Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. Избранные труды.* Издательство ВНИРО, Москва, 867 с.
- Лужин Б.П.** 1956. *Иссыккульская форель гегаркуни.* АН Киргизской ССР, Фрунзе, 133 с.
- Мина М.В.** 1986. *Микроэволюция рыб.* Издательство “Наука”, Москва, 207 с.
- Рухкян Р.Г.** 1984. К вопросу о происхождении форели алабалах. С. 260–261 в кн.: Р.О. Оганесян (Ред.). *Лимнология горных водоемов.* Ереван.
- Рухкян Р.Г.** 1989. *Кариология и происхождение форелей Закавказья.* Издательство АН Армянской ССР, Ереван, 160 с.
- Савваитова К.А., Дорофеева Е.А., Маркарян В.Г. и Смолей А.И.** 1989. *Форели озера Севан. (Труды Зоологического института АН СССР, 204),* Ленинград, 180 с.
- Behnke R.G., Koh T.P. and Nudham P.R.** 1962. Status of the landlocked salmonid of Formosa with review of *Oncorhynchus masou* (Breevort). *Copeia*, **2**: 400–406.
- Delling B.** 2003. Systematics of trout endemic to Moroccan lakes, with description of a new species (Teleostomi: Salmonidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **16**: 49–64.
- Hikita T.** 1962. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. *Science Hokkaido Salmon Hatchery*, **17**: 1–97.
- Kato F.** 1991. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*). Pp. 449–520 in: C. Groot and L. Margolis (Eds.). *Pacific salmon life histories.* UBC Press.
- Machidori S. and Kato F.** 1984. *Spawning populations and marine life of masu salmon (Oncorhynchus masou).* *International North Pacific Fisheries Commission. Bulletin*, **43**: 138 p.
- Matsuura K., Doi A. and Shinohara G.** 2000. Distribution of Freshwater Fishes in Japan. Pp. 24–28 in: Supplement to Catalog of Freshwater Fish Collection in the National Science Museum, Tokyo. National Science Museum, Tokyo.
- Mori S. and Miura T.** 1990. List of Plant and Animal Species Living in Lake Biwa. *Univ Ser D Biol. Memoirs of the Faculty of Science Kyoto University*, **14**: 13–32.
- Nikolskaya E.G.** 2001. Comparative morphological characters of trouts of Lake Sevan and Issyk-Kul in connection with their taxonomy. *Proceedings of the Zoological Institute*, **287**: 197–206.

Представлена Июнь 10, 2008; принята Август 4, 2008.