

УДК 597.553.2 : 597—2/9

СИСТЕМАТИКА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ САХАЛИНСКИХ
ГОЛЬЦОВ РОДА SALVELINUSО. Ф. Гриценко
ВНИРО

По современным данным, на Сахалине обитают два вида рода *Salvelinus*: кунджа — *Salvelinus leucomaenis* (Pall.) и мальма — *Salvelinus malma krascheninnikovi* Taranetz. Мальма наряду с проходной имеет жилую форму — *S. malma krascheninnikovi infra sp. curilus* Taranetz (Таранец, 1937; Берг, 1948; Линдберг, Лереца, 1965). Однако исследования В. В. Барсукова (1960) и К. А. Савvaitовой (1961а, 1962), в результате которых было установлено, что *S. malma* Камчатки и Чукотки является синонимом *Salvelinus alpinus* (L.), заставляя пересмотреть систематику тихоокеанских гольцов. В связи с этим было предпринято изучение систематического положения гольцов Сахалина.

Материал собирали с 1961 по 1966 г. преимущественно в бассейнах рек Тымь и Поронай, отдельные пробы были взяты на реках Богатой, Ясноморке и Лесной. Изучали сроки нерестового хода и ската производителей, продолжительность пребывания молоди в реках, морфометрические признаки и окраску. Всего было проанализировано более 5 тыс. гольцов, морфометрическому анализу подвергнуто 436 особей.

Все размеры вычисляли в % от L — длины тела по Смитту: l — длина тела до конца чешуйного покрова, c — длина головы, r — длина рыла, o — горизонтальный диаметр глаза, l_{mc} — заглазничное пространство головы, Hcd — высота головы через затылок, Hco — высота головы через глаз, io — межглазное расстояние, l_{max} — длина верхней челюсти, mx — длина maxillare mn — ширина maxillare, lmd — длина нижней челюсти, H — наибольшая высота тела, h — наименьшая высота тела, Pl — длина хвостового стебля, u — наибольшая толщина тела, AD — антедорзальное расстояние, PD — постдорзальное расстояние, V — антевентральное расстояние, AA — антеанальное расстояние, $P-V$ — пектовентральное расстояние, $V-A$ — вентроанальное расстояние, l_D — длина основания спинного плавника, h_D — высота спинного плавника, l_A — длина основания анального плавника, h_A — высота анального плавника, l_P — длина грудного плавника, l_V — длина брюшного плавника.

Просчитаны: D — лучи в спинном плавнике, ll — число чешуй в боковой линии, rb — жаберные лучи, gr — жаберные тычинки, Pc — пилорические придатки, V — позвонки.

Сравнение пластических признаков проводилось только по самкам, меристических — по самкам и самцам недифференцированно.

Тихоокеанский голец (*Salmo malma*) был описан Вальбаумом в 1972 г. по экземплярам с Камчатки. В 1896 г. Джордан и Эверман (Jordan and Everman, 1896) включили его в род *Salvelinus*. Л. С. Берг в 1909 г. ввиду большого сходства *S. malma* и *S. alpinus* предложил считать его тихоокеанским подвидом последнего. Это мнение разделяли В. К. Солдатов (1923), Г. У. Линдберг и Г. Д. Дулькейт (1929) и др. Впоследствии Л. С. Берг (1932) снова выделил мальму в самостоятельный вид, причем в качестве диагностического признака была принята длина верхней челюсти.

Среди американских и канадских ихтиологов также нет единого мнения относительно таксономического ранга мальмы. Одни рассматривают ее как самостоятельный вид (Delacy, Morton, 1943; McPhail, 1961), другие — как тихоокеанский подвид *S. alpinus* (Carl, Clemens, 1953; Lindsey, 1956).

А. Я. Таранец в 1936 г. описал южный подвид мальмы *S. malma krascheninnikovi*. Его ареал простирается от устья Амура до залива Петра Великого, включая Сахалин, Южные Курильские острова и частично Японию. Согласно данным А. Я. Таранца, морфологически от основной формы южная мальма отличается более крупной чешуей, меньшим количеством позвонков и чешуей в боковой линии.

В. В. Барсуков (1960) и К. А. Савваитова (1961а) на основании изучения мальмы из водоемов Чукотки и Камчатки пришли к выводу, что *S. malma* — синоним *S. alpinus*. К. А. Савваитова показала, что *S. malma* — политипический вид, состоящий из ряда внутривидовых биологических форм, подверженных значительной географической и экологической изменчивости, и, по ее мнению, длина верхней челюсти не может служить диагностическим признаком, так как и у гольца, и у мальмы она изменяется в одинаковых пределах.

Рассмотрим черты сходства и различия у *S. malma krascheninnikovi* Сахалина и *S. alpinus* Камчатки и Чукотки в окраске, морфологических показателях и образе жизни.

По данным К. А. Савваитовой (1961а), в реках у камчатского гольца спинка зеленовато-коричневая, бока темно-коричневые с серебристым отливом и многочисленными красными пятнами, брюхо серо-белое, плавники — розовато-красные. Во время нереста самцы и самки темнеют. Голова становится почти черной, брюхо и губы оранжевыми, на боках ярче проступают красные пятна с синими ободками. Грудные, брюшные и анальный плавники ярко окрашены, наружный луч молочно-белый, остальные оранжевые с серым и черным. Такой тип окраски в деталях соответствует окраске сахалинских гольцов. Следовательно, на основании этого признака мальма о-ва Сахалина не может быть выделена в самостоятельный вид.

По образу жизни сахалинская мальма и камчатский голец также не различаются. Молодь их обитает в пресной воде в течение 2—4 лет. Половозрелые особи ежегодно весной мигрируют в море, а в конце лета — начале осени возвращаются в реки на нерест и зимовку.

При сравнении пластических признаков сахалинской мальмы и камчатского гольца из разных водоемов статистически достоверны различия по 19—20 признакам из 28 использованных в работе. Однако и в пределах Сахалина различия эти также велики: 11—20 признаков из 28 различаются статистически достоверно. У сахалинской мальмы бо-

лее длинная верхняя челюсть, менее длинный и более высокий хвостовой стебель, более короткие *PD* и *AA* (табл. 1).

Таблица 1

Географическая изменчивость некоторых морфометрических признаков проходной формы гольца¹

Признаки	Чаунская губа	Залив Святого Лаврентия	Море около Усть-Камчатска	Оз. Тополовое (Камчатка)	Тарнинская бухта (Камчатка)	Р. Тымь	Р. Пороной	Р. Богатая
l_{max}	—	—	9,0	8,9	8,7	10,2	10,4	9,8
mx	6,8	—	7,9	7,3	6,9	7,9	8,0	7,7
h	6,6	6,6	6,5	7,0	6,7	8,0	8,0	7,7
Pl	19,7	—	19,6	18,9	19,2	17,9	17,5	18,0
PD	43,9	—	44,0	42,7	44,3	39,5	38,9	40,9
AA	68,0	—	67,6	67,2	69,2	66,6	65,1	65,6
gr	23,5	23,4	21,6	21,9	22,2	21,6	21,4	20,6
Pc	33,6	26,4	29,2	29,0	28,5	22,3	25,5	21,4
V	68,3	67,6	67,1	66,3	66,3	62,2	61,1	61,2
ll	—	—	133,0	—	133,6	125,9	124,7	127,3

¹ При составлении таблицы использованы данные К. А. Савваитовой (1962) и В. В. Барсукова (1960).

Анализируя различия по пластическим признакам, следует помнить, что признаки эти наиболее изменчивы. Их показатели зависят от возраста, размера, скорости роста особей, состава пищи, а также от характера мест обитания.

В нашем случае различия между мальмой Сахалина и гольцом Камчатки вызваны различием условий обитания в населяемых ими реках. Сахалинские реки короче и быстрее камчатских, и различия в пропорциях тела между обитающими в них рыбами подобны различиям между проходной и ручьевой формой в пределах одного бассейна. Известно, что у ручьевого гольца (*S. alpinus*) челюсти длиннее, хвостовой стебель короче и выше, спинной плавник расположен более, а анальный — менее каудально, чем у проходного гольца (Савваитова, 1961а, б). На основании этого можно считать, что существующие различия в пластических признаках у камчатского гольца и сахалинской мальмы имеют фенотипический характер и не могут служить основанием для их таксономического подразделения.

По меристическим признакам в большинстве случаев между сахалинской мальмой и камчатским гольцом существуют достоверные различия: у мальмы число позвонков, чешуй в боковой линии и пилорических придатков меньше, чем у гольца (см. табл. 1).

Для ряда меристических признаков гольца характерна географическая изменчивость. По данным К. А. Савваитовой (1962)*, у гольцов по направлению с севера на юг уменьшается количество пилорических придатков, число позвонков и число чешуй в боковой линии. Наши материалы подтверждают эту закономерность (см. табл. 1). Поэтому, принимая во внимание большое морфоэкологическое сходство мальмы

* Выражаем благодарность К. А. Савваитовой, любезно разрешившей воспользоваться неопубликованными материалами ее диссертации.

Сахалина с гольцом Камчатки, считаем, что они принадлежат к одному виду — *S. alpinus*.

Однако видам свойственно распадаться на естественные внутривидовые категории: подвиды, нации, сезонные расы. В связи с этим рассмотрим подробнее характер различий в числе позвонков у *S. alpinus* Сахалина, Камчатки, Чукотки и Восточной Сибири.

В пределах Сахалина число позвонков у гольца колеблется от 58 до 65, а на участке побережья материка от Чаунской губы до Тарьинской бухты — от 64 до 70 (Барсуков, 1960; Савваитова, 1962). Разница между крайними значениями среднего числа позвонков у гольцов из различных рек Сахалина — 1,1 (62,2—61,1), в водоемах Камчатки — 0,8 (67,1—66,3), разница между средним числом позвонков у гольцов Чукотки (залив Святого Лаврентия) и Восточно-Сибирского моря (Чаунская губа) — 0,7 (68,3—67,6). Для всего участка побережья от Чаунской губы до Тарьинской бухты эта разница составляет 2 позвонка (68,3—66,3). Если сравнить наибольшее среднее число позвонков у гольца Сахалина с наименьшим средним числом позвонков у гольца Камчатки, разница окажется гораздо больше — 4,1 (66,3—62,2).

Как видно, число позвонков у гольца, оставаясь относительно постоянным на огромном расстоянии от Чаунской губы до Тарьинской бухты, резко уменьшается на сравнительно небольшом расстоянии, отделяющем Камчатку от Сахалина.

Установлено, что число позвонков у рыб зависит от условий развития икры. Так, понижение температуры в период их эмбрионального развития ведет к увеличению числа позвонков (Vernon, 1957; Garside, 1966 и др.). Исходя из этого, число позвонков в качестве показателя видовых или внутривидовых различий можно использовать двояко: во-первых, как наследственно закрепленный морфологический признак, изменяющийся в известных пределах, во-вторых, как показатель отношения данного вида или популяции к температурному фактору среды в период эмбриогенеза.

Нерестилища гольца в реках Тымь и Поронай расположены на широте южной оконечности Камчатки. Температура воды в реках Северного Сахалина и Южной Камчатки в конце лета, осенью и зимой колеблется в одних и тех же пределах: в октябре в р. Тымь от 8,0 до 1,2°С, в р. Большой (Камчатка) — от 7,0 до 1,5°С (Крохин, Крогиус, 1937); в начале ноября в этих реках температура обычно не поднимается выше 3°С, в конце ноября она опускается ниже 1°С.

При нересте в одни и те же календарные сроки икра гольцов в реках Камчатки и Сахалина могла бы развиваться в одних и тех же температурных границах. Однако сахалинский голец нерестится раньше камчатского и процесс дифференциации, вероятно, происходит при более высокой температуре и в более короткие сроки.

Это различие обусловлено исторически. Макфейл (McPhail, 1961), относящий *S. malma* и *S. alpinus* к различным видам, на основании морфоэкологического сходства между этими видами предполагает, что они произошли от одного предка. Этот предок в начале ледникового периода был распространен как в Арктике, так и в северной части Тихого океана. В плейстоцене Арктика несколько раз отделялась от Тихого океана Берингийской сушей. По мнению Макфейла, в один из таких периодов изоляции к югу от Берингийской суши образовался вид *S. malma*, а к северу — *S. alpinus*. Впоследствии *S. alpinus* смог продвинуться по американскому побережью на юг до п-ова Аляска, а

мальма будучи более тепловодным видом распространиться на север не смогла.

Оставляя в стороне вопрос о видовой самостоятельности *S. malma* американского континента, мы согласны с взглядами Макфейла на историю гольцов в течение ледникового периода и признаем существование у азиатского *S. alpinus* двух географических форм. С этих позиций мы объясняем разницу в числе позвонков у гольцов Камчатки и Сахалина. Камчатка и, вероятно, Северные Курильские острова — южный предел распространения по азиатскому побережью северной формы гольца, некогда изолированной в Арктике. На Сахалине, Южных Курильских островах, в Приморье и Японии обитает южная форма, образовавшаяся в Тихом океане в период существования Берингийской суши.

По-видимому, основополагающим моментом в образовании этих форм была адаптация к различным термическим условиям, что и получило отражение в различии среднего числа позвонков и чешуй в боковой линии. Таким образом, наши данные подтверждают реальность описанного А. Я. Таранцом подвида мальмы, который, по приоритету, следует называть *Salvelinus alpinus krascheninnikovi* (Taranetz).

Как уже говорилось, гольцам рода *Salvelinus* характерна хорошо выраженная внутривидовая изменчивость. Практически все виды гольцов состоят из форм, отличающихся друг от друга морфоэкологически (Линдберг, Дулькейт, 1929; Есипов, 1935; Таранец, 1936; Берг, 1948; Никольский, 1956; Барсуков, 1960; Савваитова, 1961б; Мина, 1961; Okada, 1955 и др.). Это проходные, речные и озерные формы, которые в свою очередь экологически неоднородны. Так, К. А. Савваитова (1961а) обнаружила у гольца Камчатки проходную, озерную и озерно-речную внутривидовые биологические формы. Под внутривидовой биологической формой она понимает «негеографическую таксономическую единицу, объединяющую группу особей, обособившуюся в результате экологической изменчивости, т. е. в результате приспособления к жизни в определенных стациях обитания. Биологическая форма может состоять из локальных популяций, сезонных рас, элементарных популяций и т. д.».

В реках Сахалина мы обнаружили проходную, ручьевую и речную внутривидовые биологические формы гольца, описание которых приведено ниже. Пределы колебаний меристических признаков даны на основании анализа всех имевшихся в нашем распоряжении проб той или иной формы. Полностью материалы морфометрического анализа приведены только для гольца из р. Тымь, где все три формы обитают совместно, что делает наиболее наглядным их сравнение.

Проходная форма. Проходной голец на Сахалине встречается преимущественно в реках восточного побережья. Половозрелые особи ежегодно весной и в начале лета скатываются в море, а в конце лета заходят в реки на нерест и зимовку. Молодь до ската в море проводит в реках 3—4 года. По размерам проходной голец превосходит речного и ручьевого. Наиболее крупный из выловленных нами гольцов имел длину 65 см и массу 3,85 кг.

Меристические признаки этой формы: *D* 10—14, 115—136, жаберных лучей 10—13, жаберных тычинок 18—25, пилорических придатков 18—35, позвонков 58—65. Между самками и самцами по этим признакам различий нет. По пластическим признакам самцы проходной формы 10—1208

мы отличаются от самок большей длиной головы, челюстей, брюшных и грудных плавников (табл. 2 и 3).

В период нереста на верхней челюсти у самцов хорошо заметна небольшая выемка, куда заходит загнутый кверху конец нижней челюсти.

Таблица 2

Пластические признаки проходной формы гольца из р. Тымь

Признаки	Самки (n=49)			Самцы (n=11)		
	$M \pm \bar{m}$	σ	CV	$M \pm \bar{m}$	σ	CV
<i>L</i>	371±6,619	0,80	12,5	363±13,589	45,07	12,4
<i>l</i>	92,5±0,079	0,59	0,6	92,5±0,188	0,61	0,7
<i>c</i>	19,1±0,088	0,61	3,2	20,8±0,310	1,03	4,9
<i>r</i>	6,1±0,052	0,36	5,9	7,3±0,142	0,47	6,5
<i>o</i>	2,5±0,042	0,29	11,9	2,5±0,085	0,28	11,4
<i>io</i>	7,5±0,040	0,28	3,7	7,7±0,104	0,34	4,5
<i>l_{шс}</i>	9,9±0,088	0,61	6,2	11,5±0,196	0,65	5,7
<i>l_{max}</i>	10,2±0,063	0,44	4,4	11,9±0,235	0,78	6,5
<i>m_x</i>	7,9±0,059	0,33	4,1	9,3±0,089	0,24	2,5
<i>m_n</i>	1,6±0,031	0,17	10,8	1,7±0,057	0,15	8,8
<i>l_{md}</i>	12,0±0,087	0,61	5,0	14,2±0,241	0,80	5,6
<i>H_{cd}</i>	11,9±0,099	0,69	5,8	12,5±0,136	0,45	3,6
<i>H_{co}</i>	8,8±0,085	0,47	5,4	9,5±0,170	0,45	4,7
<i>H</i>	20,2±0,172	1,21	6,0	20,0±0,150	0,50	2,5
<i>h</i>	8,0±0,043	0,30	3,8	8,1±0,026	0,09	1,1
<i>Pl</i>	17,9±0,113	0,79	4,4	18,1±0,071	0,24	1,3
<i>AD</i>	39,8±0,189	1,32	3,3	40,3±0,154	0,51	1,3
<i>PD</i>	39,5±0,179	1,24	3,2	39,3±0,351	1,16	2,9
<i>AV</i>	45,3±0,232	1,62	3,6	46,1±0,262	0,87	1,9
<i>AA</i>	66,6±0,301	2,11	3,2	66,2±0,263	0,87	1,3
<i>P-V</i>	26,7±0,176	1,73	6,6	26,3±0,392	1,30	4,9
<i>V-A</i>	21,2±0,150	1,23	4,6	20,3±0,148	0,49	2,4
<i>l_D</i>	11,3±0,121	0,85	7,5	11,4±0,213	0,71	6,2
<i>h_D</i>	12,0±0,133	0,91	7,5	13,4±0,232	0,77	5,8
<i>l_A</i>	8,5±0,072	0,51	6,0	8,8±0,089	0,29	3,3
<i>h_A</i>	13,2±0,088	0,62	4,7	13,4±0,226	0,75	5,6
<i>l_P</i>	12,4±0,094	0,53	4,2	13,7±0,384	1,02	7,4
<i>l_V</i>	10,9±0,112	0,62	5,7	12,0±0,309	0,82	6,8

У проходного гольца голова, челюсти и плавники короче, хвостовой стебель ниже и длиннее, спинной плавник несколько больше сдвинут вперед, а анальный расположен более каудально, чем у жилых форм. Хвостовой плавник менее выемчатый.

Такие пропорции тела обусловлены образом жизни проходного гольца: он совершает многократные протяженные миграции, связанные с изменением среды.

На Камчатке отличие проходного гольца от жилых форм аналогично (Савванитова, 1961б).

Ручьевой гольц. Ручьевой формой гольца мы называем форму известную до настоящего времени как *S. malma krascheninnikovi* infrasp. *curilus* (Pallasi); или речная мальма (Таранец, 1936; Линдберг, Легеза, 1965 и др.).

Таблица 3

Меристические признаки проходной формы гольца
из р. Тымь (самцы и самки, $n=60$)

Признаки	Пределы колебаний	$M \pm \bar{m}$	σ	CV
<i>D</i>	10—14	$12,2 \pm 0,101$	0,78	6,4
<i>ll</i>	115—136	$125,9 \pm 0,522$	4,04	3,2
<i>rb</i>	10—13	$11,4 \pm 0,086$	0,66	5,8
<i>gr</i>	18—25	$21,6 \pm 0,174$	1,32	6,1
<i>Pc</i>	18—28	$22,3 \pm 0,371$	2,52	11,3
<i>V</i>	59—65	$62,2 \pm 0,204$	1,24	2,0

Изменение русского названия вызвано тем, что в реках Сахалина существуют две пресноводные формы гольца: ручьевая и речная, различающиеся морфоэкологически и обитающие в водоемах различного типа. *S. malma krascheninnikovi* *infraspec. curilus* (Pallasi) обитает в ручьях, а в реках держится на участках, имеющих ручьевой характер. Речная форма населяет более крупные реки, где держится как в верховьях, так и в среднем течении.

А. Я. Таранец (1936), учитывая значительную морфоэкологическую обособленность ручьевой мальмы от проходной, предположил, что она является наследственно закрепленной формой, и предложил считать ее расой основной (проходной) формы.

Ручьевой голец обитает на Сахалине практически во всех ручьях и реках, продолжительных миграций не совершает. Размеры его невелики: наиболее крупный экземпляр, выловленный нами, имел длину 25,3 см. Обычно длина половозрелых особей не превышает 20 см.

Меристические признаки этой формы: *D* 11—13, *ll* 115—137; жаберных лучей 9—13, жаберных тычинок 14—25, пилорических придатков 16—31, позвонков 58—64.

Самки ручьевого гольца по ряду пластических признаков существенно отличаются от самцов: голова, рыло, верхняя и нижняя челюсти, брюшной и грудной плавники у них короче, а расстояние *P*—*V* длиннее, чем у самцов (табл. 4 и 5).

От проходной формы ручьевой голец отличается относительно более длинной и высокой головой, более длинными челюстями и более крупными глазами. Плавники у него также длиннее, чем у проходного гольца, а хвостовой стебель выше и короче. Спинной плавник расположен более, а анальный менее каудально, чем у проходного гольца. При сравнении этих форм все признаки сильно трансгрессируют.

Среди меристических признаков наиболее существенно различие в числе жаберных тычинок. У ручьевой формы в среднем их всегда меньше.

Ручьевая форма гольца подвержена значительной изменчивости. По ряду пластических признаков различия между гольцами из разных водоемов больше, чем их отличия от проходной формы.

Морфологические особенности ручьевого гольца обусловлены образом его жизни. Они создают преимущества при обитании в небольших извилистых водоемах с частыми древесными завалами, где наиболее важна маневренность. Маневренность необходима в связи с особенностями питания ручьевого гольца, который потребляет как донных бес-

Пластические признаки ручьевого гольца из ключа Кирпичного
(бассейн р. Тымь)

Признаки	Самки (n=24)			Самцы (n=26)		
	$M \pm m$	σ	CV	$M \pm m$	σ	CV
<i>L</i>	148 ± 2,074	10,16	6,8	148 ± 3,538	18,04	12,2
<i>l</i>	90,1 ± 0,216	1,06	1,2	90,3 ± 0,202	1,03	1,1
<i>c</i>	21,2 ± 0,163	0,80	3,8	22,3 ± 0,162	0,83	3,6
<i>r</i>	5,5 ± 0,078	0,38	7,0	6,4 ± 0,104	0,54	8,4
<i>o</i>	4,8 ± 0,088	0,43	9,0	4,5 ± 0,079	0,40	8,9
<i>io</i>	6,3 ± 0,089	0,43	6,8	6,7 ± 0,114	0,58	9,0
<i>l_{mc}</i>	11,5 ± 0,079	0,38	3,3	12,1 ± 0,112	0,57	4,7
<i>l_{max}</i>	10,5 ± 0,140	0,69	6,5	11,7 ± 0,209	1,07	9,1
<i>mx</i>	8,4 ± 0,093	0,46	5,4	9,2 ± 0,152	0,78	8,4
<i>mn</i>	2,1 ± 0,036	0,18	8,3	2,2 ± 0,047	0,24	10,9
<i>lmd</i>	12,3 ± 0,117	0,56	4,6	13,5 ± 0,195	0,99	7,3
<i>Hcd</i>	13,6 ± 0,083	0,41	2,9	14,1 ± 0,129	0,65	4,6
<i>Hco</i>	10,0 ± 0,098	0,47	4,8	10,4 ± 0,096	0,47	4,5
<i>H</i>	19,5 ± 0,202	0,99	5,1	19,6 ± 0,282	1,44	7,3
<i>h</i>	8,6 ± 0,032	0,26	2,9	8,9 ± 0,110	0,56	6,3
<i>Pl</i>	16,9 ± 0,190	0,93	5,5	17,4 ± 0,201	1,01	5,8
<i>u</i>	12,5 ± 0,146	0,71	5,7	11,7 ± 0,172	0,86	7,4
<i>AD</i>	42,3 ± 0,202	0,99	2,3	42,5 ± 0,277	1,41	3,3
<i>Pl</i>	38,4 ± 0,257	1,25	3,3	37,3 ± 0,202	1,03	2,8
<i>AV</i>	45,4 ± 0,29	1,46	3,2	45,8 ± 0,251	1,26	2,0
<i>AA</i>	64,7 ± 0,228	1,12	1,7	64,9 ± 0,253	1,29	2,0
<i>P-V</i>	27,5 ± 0,302	1,48	5,4	26,6 ± 0,221	1,13	4,2
<i>V-A</i>	20,3 ± 0,187	0,91	4,5	20,0 ± 0,236	1,20	6,0
<i>l_D</i>	11,8 ± 0,180	0,88	7,5	12,2 ± 0,129	0,65	5,3
<i>h_D</i>	15,9 ± 0,150	0,74	4,6	16,1 ± 0,298	1,52	9,5
<i>l_A</i>	9,2 ± 0,116	0,57	6,1	9,1 ± 0,131	0,67	7,4
<i>h_A</i>	16,0 ± 0,185	0,90	5,6	15,5 ± 0,175	0,89	5,7
<i>l_P</i>	16,3 ± 0,148	0,73	4,5	16,8 ± 0,194	0,97	5,8
<i>l_V</i>	13,6 ± 0,223	1,09	8,0	14,8 ± 0,223	1,11	7,5

Таблица 5

Меристические признаки ручьевого гольца
из ключа Кирпичного (самки и самцы, n=50)

Признаки	Пределы колебаний	$M \pm m$	σ	CV
<i>D</i>	11—13	11,8 ± 0,075	0,53	4,5
<i>ll</i>	115—137	123,7 ± 0,610	4,23	3,4
<i>rb</i>	10—13	11,7 ± 0,102	0,72	6,2
<i>gr</i>	14—25	18,7 ± 0,317	2,24	12,0
<i>Pc</i>	16—27	21,6 ± 0,420	2,94	13,6
<i>V</i>	58—64	61,2 ± 0,138	0,95	1,6

позвоночных, так и воздушных насекомых, захватываемых с поверхности воды.

Между проходной и ручьевогой формой гольца существует репродуктивная изоляция. Так, в бассейне р. Тымь ручьевая форма размножа-

ется в маленьких ключах и речках, куда проходная форма никогда не заходит. В бассейне р. Поронай различаются как места, так и сроки нереста проходной и ручьевой формы.

А. Я. Таранец (1936), точку зрения которого мы разделяем, считает, что ручьевая форма является реликтом ледникового времени. По его мнению, в один из межледниковых периодов, когда климат был гораздо теплее современного (Криштафович, 1932), проходная форма гольца была оттеснена на север неблагоприятным температурным режимом. Наряду с переселением в северные широты происходило приспособление к жизни в холодных горных речках. Период потепления был настолько длительным, что образовавшаяся форма приобрела наследственно закрепленные морфоэкологические признаки, благодаря которым она осталась чисто пресноводной и после того, как при последующем похолодании вновь появился доступ к морю.

Речная форма. Речной голец был обнаружен нами только в бассейне р. Тымь, где он населяет верхнее и среднее течение главного русла и наиболее крупные притоки, такие, например, как р. Пиленга. Это крупный голец длиной до 42 см, массой до 1,125 кг, всю жизнь проводящий в пресной воде. Внешне он напоминает проходного, а в смешанных пробах неполовозрелые особи и молодь этих двух форм практически неразличимы. В течение большей части года представители этих форм в р. Тымь обитают вместе. Разделяются они только с конца июня до середины августа, когда половозрелый проходной голец скатывается в море. Поэтому при изучении морфологии речной формы гольца мы собирали материал с 15 до 31 июля, когда пребывание проходной формы в реке наименее вероятно.

Особым речной формы свойствен половой диморфизм. Длина головы и рыла, заглазничное пространство, длина верхней челюсти, высота головы и длина хвостового стебля, высота спинного и длина грудного плавников больше у самцов, антеанальное расстояние, длина брюшных плавников больше у самок (табл. 6 и 7).

По пластическим признакам речная форма занимает промежуточное положение между проходной и ручьевой формами, приближаясь к проходной. У речного гольца меньше, чем у ручьевого, голова, более короткие челюсти, более низкий хвостовой стебель и меньше диаметр глаза. Речной голец отличается от проходного большей длиной рыла, более узкой головой, более короткой верхней челюстью, более высоким хвостовым стеблем, более длинными брюшными и грудными плавниками, менее каудально расположенным анальным плавником.

По меристическим признакам речной голец отличается от проходного меньшим числом лучей в *D* и меньшим числом позвонков, от ручьевого — большим числом жаберных тычинок и чешуй в боковой линии. Все признаки, по которым речной голец отличается от ручьевого и проходного, сильно трансгрессируют.

Наиболее интересен характер питания речной формы гольца. Как показали наши исследования (Гриценко, 1969), эта форма существует в основном за счет потребления икры и личинок лососей, причем икра является почти единственным кормом в течение большей части года (с августа—сентября по июнь). При образовании этой формы особенности питания, видимо, имели основополагающее значение.

У всех трех форм гольца тип окраски (цвет плавников, спины, брюха, цвет, форма, размер и расположение пятен) одинаков, что особен-

Пластические признаки речной формы гольца *S. alpinus* из р. Тымь

Признаки	Самки (n=27)			Самцы (n=14)			Отличия t_d	
	$M \pm \overline{m}$	σ	CV	$M \pm \overline{m}$	σ	CV	от проход- ной формы	от ручье- вой формы
<i>L</i>	33,5±11,331	58,9	17,6	304±13,002	48,65	16,0	—	—
<i>l</i>	92,6±0,135	0,70	0,76	92,1±0,110	0,42	0,4	2,5	7,9
<i>c</i>	19,0±0,213	1,11	5,8	20,1±0,133	0,50	2,5	0,4	7,8
<i>r</i>	5,6±0,152	0,79	14,0	6,1±0,150	0,56	9,2	9,9	0,6
<i>o</i>	2,9±0,081	0,42	14,4	3,0±0,103	0,39	12,8	4,4	15,9
<i>io</i>	6,6±0,122	0,63	9,6	6,7±0,144	0,54	8,0	7,0	2,0
<i>lmc</i>	10,8±0,109	0,57	5,3	11,2±0,063	0,24	2,1	6,4	5,2
<i>l_{max}</i>	9,9±0,211	1,10	11,0	11,0±0,200	0,75	6,8	4,8	4,3
<i>mx</i>	8,2±0,188	0,94	11,5	8,8±0,173	0,65	7,4	1,5	0,9
<i>mn</i>	1,6±0,033	0,17	10,6	1,6±0,041	0,15	9,2	2,9	14,1
<i>lnd</i>	11,8±0,237	1,22	10,3	13,3±0,264	0,94	7,1	0,8	1,91
<i>Hcd</i>	12,4±0,135	0,70	5,6	13,0±0,122	0,45	3,5	3,0	7,5
<i>hco</i>	9,0±0,123	0,62	6,8	9,9±0,170	0,63	6,3	1,3	6,4
<i>H</i>	19,9±0,268	1,39	7,0	20,8±0,248	0,93	4,5	0,9	1,2
<i>h</i>	8,3±0,081	0,42	5,1	8,4±0,057	0,21	2,5	3,2	3,1
<i>Pl</i>	17,8±0,158	0,82	4,6	18,3±0,142	0,53	2,9	0,5	3,6
<i>u</i>	10,8±0,180	0,83	7,7	10,8±0,107	0,40	3,7	—	7,3
<i>AD</i>	39,6±0,192	1,0	2,5	40,4±0,234	0,88	2,2	0,7	9,7
<i>PD</i>	39,7±0,189	0,98	2,5	39,3±0,105	0,39	1,0	0,8	4,1
<i>A—V</i>	44,9±0,399	2,07	4,6	44,7±0,130	0,49	1,1	0,9	1,0
<i>AA</i>	64,9±0,463	2,41	3,7	63,5±0,041	0,15	0,2	3,1	0,4
<i>P—V</i>	26,8±0,232	1,21	4,5	25,9±0,342	1,28	4,9	1,6	1,6
<i>V—A</i>	21,1±0,308	1,60	7,6	20,2±0,294	1,10	5,4	0,3	0,6
<i>l_D</i>	11,0±0,142	0,73	6,7	11,3±0,077	0,29	2,5	1,6	3,5
<i>h_D</i>	13,7±0,176	0,92	6,7	14,7±0,288	1,01	7,3	7,7	9,5
<i>l_A</i>	8,7±0,097	0,50	5,8	9,0±0,084	0,31	3,5	1,7	3,3
<i>h_A</i>	14,0±0,193	1,00	7,2	13,9±0,186	0,69	5,0	3,8	7,5
<i>l_P</i>	11,9±0,188	0,94	7,9	14,4±0,238	0,89	6,2	2,4	18,4
<i>l_V</i>	12,3±0,211	1,05	8,5	12,9±0,144	0,54	4,2	5,9	4,2

Примечание. Здесь в табл. 7—9 t_d 0,01 ≥ 2,6.

Таблица 7

Меристические признаки речной формы гольца *S. alpinus*
из р. Тымь (самцы и самки, n=41)

Признаки	Пределы колебаний	$M \pm \overline{m}$	σ	CV	Отличия t_d	
					от проходной формы	от ручье- вой формы
<i>D</i>	11—13	11,4±0,092	0,59	4,7	5,9	3,3
<i>ll</i>	121—136	127,1±0,609	3,85	3,0	1,5	3,9
<i>rb</i>	9—13	11,4±0,133	0,86	7,5	0,6	0,9
<i>gr</i>	19—24	21,4±0,183	1,16	5,4	0,8	7,4
<i>Pc</i>	15—29	22,8±0,616	3,43	15,0	2,2	1,6
<i>V</i>	60—62	61,0±2,000	0,63	1,0	1,3	0,8

но заметно в период нереста. Различна лишь интенсивность окраски. Наиболее яркая окраска свойственна ручьевой форме.

Другим представителем рода *Salvelinus* на Сахалине является кунджа — *S. leucomaenis* (Pallas). В Тихом океане этот вид обитает только у азиатского побережья — от Карагинского залива до залива Петра Великого (Линдберг, Легеза, 1965). По Л. С. Бергу (1948), кунджа отличается от гольца (мальмы) типом окраски, крупной чешуей и короткой верхней челюстью. Берг предполагает также, что у кунджи в отличие от гольца челюсти в период нереста не изменяются. Наши данные в основном согласуются с данными Л. С. Берга, но в то же время несколько отличаются от них.

Мы распологаем измерениями 50 половозрелых особей кунджи из р. Лонгари (бассейн р. Поронай). Сравнение морфологических признаков кунджи и проходного гольца показывает, что челюсти у кунджи вопреки утверждению Л. С. Берга длиннее, голова крупнее, плавники и хвостовой стебель короче, анальный плавник находится ближе к хвостовому, жаберных тычинок меньше (табл. 8 и 9). Все эти призна-

Таблица 8

Пластические признаки кунджи (*S. leucomaenis*) из бассейна р. Поронай

Признаки	Самки (n=25)			Самцы (n=25)			Отличие от проходного гольца t_d
	$M \pm m$	σ	CV	$M \pm m$	σ	CV	
<i>L</i>	725±10,11	50,56	7,0	694±8,750	43,75	6,3	—
<i>l</i>	93,1±0,100	0,50	0,5	92,8±0,094	0,47	0,5	4,6
<i>c</i>	19,5±0,076	0,38	1,9	21,2±0,146	0,73	3,4	3,4
<i>r</i>	6,3±0,348	1,74	—	7,2±0,112	0,56	7,8	0,6
<i>o</i>	2,1±0,03	0,19	8,7	2,3±0,054	0,27	11,5	7,2
<i>io</i>	7,9±0,099	0,50	6,3	7,5±0,047	0,23	3,3	3,7
<i>lmc</i>	11,3±0,060	0,30	2,7	11,6±0,066	0,33	2,9	13,1
<i>l_{max}</i>	10,6±0,081	0,41	3,8	12,4±0,150	0,75	6,0	3,9
<i>mx</i>	7,8±0,063	0,31	4,0	8,9±0,030	0,50	5,6	1,2
<i>mn</i>	1,5±0,020	0,10	6,6	1,5±0,020	0,10	6,6	5,0
<i>lmd</i>	13,2±0,101	0,50	3,8	15,8±0,197	0,98	6,2	9,0
<i>Hcd</i>	12,6±0,110	0,55	4,4	13,1±0,147	0,73	5,6	4,7
<i>Hco</i>	9,6±0,060	0,30	3,1	10,2±0,083	0,42	4,1	7,7
<i>H</i>	19,8±0,131	0,66	3,3	19,8±0,192	0,96	4,8	1,8
<i>h</i>	7,8±0,062	0,31	3,9	7,8±0,067	0,34	4,3	3,0
<i>Pl</i>	16,0±0,155	0,78	4,8	16,4±0,118	0,59	3,6	11,8
<i>u</i>	9,9±0,076	0,38	3,9	9,6±0,092	0,46	4,8	—
<i>AD</i>	41,8±0,105	0,53	1,3	42,4±0,143	0,72	1,7	9,2
<i>PD</i>	39,1±0,142	0,71	1,8	38,7±0,100	0,50	1,3	1,7
<i>AV</i>	50,2±0,154	0,77	1,5	49,9±0,197	0,98	2,0	17,6
<i>AA</i>	70,8±0,181	0,91	1,3	69,6±0,207	1,04	1,5	11,9
<i>P—V</i>	29,2±0,188	0,94	2,2	27,6±0,223	1,11	4,0	9,2
<i>V—A</i>	21,2±0,185	0,92	4,3	20,5±0,198	0,99	4,8	0,0
<i>l_D</i>	10,1±0,088	0,44	4,3	10,3±0,115	0,57	4,6	8,0
<i>h_D</i>	11,7±0,096	0,48	4,1	11,7±0,096	0,48	4,1	1,8
<i>l_A</i>	8,0±0,096	0,48	6,0	8,0±0,087	0,44	5,4	4,7
<i>h_A</i>	11,2±0,114	0,57	5,1	11,3±0,102	0,51	4,5	13,9
<i>l_P</i>	12,4±0,098	0,49	3,9	12,9±0,125	0,63	4,8	0,0
<i>l_V</i>	10,0±0,074	0,37	3,7	10,7±0,106	0,52	5,0	6,7

Таблица 9

Меристические признаки кунджи (*S. leucomaenis*)
из р. Поронай (самки и самцы, $n=50$)

Признаки	Пределы колебаний ряда	$M \pm m$	σ	CV	Отличия проходного гольца t_d
<i>D</i>	12—14	$13,1 \pm 0,096$	0,68	5,2	6,46
<i>ll</i>	119—134	$126,3 \pm 0,495$	3,50	2,8	0,56
<i>rb</i>	11—13	$12,3 \pm 0,084$	0,59	4,8	7,49
<i>gr</i>	17—21	$19,1 \pm 0,165$	1,16	6,1	10,43
<i>Pc</i>	16—27	$21,5 \pm 0,350$	2,48	11,5	1,57
<i>V</i>	60—65	$61,9 \pm 0,191$	1,10	1,8	1,10

ки трансгрессируют и не могут использоваться в качестве диагностических.

Предположение Л. С. Берга относительно отсутствия у кунджи брачных изменений костей головы нашими наблюдениями не подтвердилось. Наоборот, эти изменения выражены у нее очень ярко. Так, на голове у самцов перед нерестом сильно разрастается хрящ, на верхней челюсти образуется глубокая выемка, а нижняя челюсть изгибается крючкообразно кверху. У гольца изменение костей головы в период нереста проявляется в гораздо меньшей степени. Наиболее четко эти виды различаются по типу окраски.

У молоди кунджи в отличие от гольца никогда не бывает на теле красных пятен. Тело ее покрыто многочисленными белыми или желтыми пятнами с жемчужным отливом, величиной примерно с диаметр зрачка. Кроме того, в пресной воде у молоди на теле имеется 9—14 темных поперечных полос. Половозрелые особи в пресной воде накануне нереста окрашены следующим образом.

Самцы. Общий тон серо-желтый или светло-розовый, вдоль боковой линии слабо заметная розовая полоса шириной в четверть высоты тела. Эта полоса начинается на голове ниже глаза. Брюхо серое. На боках многочисленные светло-желтые, изредка светло-розовые пятна, равные по величине глазу или немного больше его. Между крупными пятнами расположены многочисленные мелкие.

Верхняя часть головы желто-серая, середина розоватая, нижняя треть черная. Передний край *P*, *V* и *A* имеет белую кромку, за которой следует неширокая черная полоса. Основной цвет плавников — желтый.

Самки. Тело серое с фиолетовым оттенком, брюхо белое, на боках многочисленные пятна, по величине примерно равные глазу или немного больше его. Пятна несколько светлее основного тона окраски. Встречаются особи, у которых пятна сливаются, образуя своеобразный узор. Голова темно-серая, концы верхней и нижней челюстей белые. По середине головы от глаза до заднего края жаберной крышки проходит неяркая фиолетовая полоса.

Кунджа и голец хорошо различаются также по размерам чешуи: у кунджи чешуя крупнее. Различия усугубляются по мере роста рыб. Если наибольший диаметр чешуи молоди кунджи длиной 160—200 мм превышает диаметр чешуи одноразмерной молоди гольца в 1,2—1,3 раза, то у половозрелых особей длиной 550—650 мм — в 1,4—1,6 раза.

Существенны различия между кунджей и гольцом и в образе жизни. Кунджа в отличие от гольца менее тесно связана с пресной водой. Молодь ее растет в реках 2—3 года, после чего скатывается в море, где проводит от 2 до 3 лет (до первого нереста). Основная масса гольца созревает в первое лето морской жизни и уже осенью возвращается на нерест. В противоположность гольцу кунджа редко образует жилые формы. Способность к образованию таких форм наиболее характерна кундже из южной части ареала (а-в Хоккайдо и о-в Хонсю), где наряду с проходной существует пресноводная речная форма (Накамуга, 1963). В северной части ареала, на Камчатке, Курильских островах и Северном Сахалине кунджа представлена только проходной формой. Промежуточное положение занимает кунджа из озер Южного Сахалина, которую нельзя считать проходной, так как жизненный цикл ее полностью протекает в озерах и впадающих в них ручьях (Савваитова, 1964). В то же время ее нельзя отнести и к пресноводной, так как озера, в которых она нагуливается, тесно связаны с морем. Это или солоноватоводные озера-лагуны, или отшнуровавшиеся от моря водоемы, сравнительно недавно бывшие лагунами.

В отличие от гольца кунджа — мало изменчивый вид, различия между его представителями из разных районов ареала незначительны (Савваитова, 1969). Поскольку выше подробно рассматривалось изменение числа позвонков у гольца в зависимости от широты его места обитания, небезынтересно выяснить, как изменяется этот признак у кунджи (табл. 10).

Таблица 10

Количество позвонков у кунджи из различных участков ареала

Район	Пределы колебаний	$M \pm m$	CV
Камчатка	62—64	$62,6 \pm 0,175$	0,63
Сахалин	60—65	$61,9 \pm 0,191$	1,10
верховья р. Поронай	59—63	$61,5 \pm 0,170$	0,85
р. Богатая	60—63	$61,0 \pm 0,205$	0,95
р. Лесная			

Из табл. 10 видно, что количество позвонков у кунджи возрастает с юга на север, что, вероятно, объясняется некоторыми различиями термических условий, при которых происходит развитие ее эмбрионов. Однако у кунджи эти изменения незначительны и постепенны, что свидетельствует о более узкой специализации кунджи в отношении условий воспроизводства и о большей ее стабильности. Индивидуальная изменчивость у кунджи в пределах каждого места обитания также гораздо ниже, чем у гольца (см. коэффициенты вариации в табл. 2, 3, 8 и 9).

Высокая степень морфоэкологического сходства гольца и кунджи позволяет предположить их близкое родство. Но для более детального выявления филогенетических связей этих видов необходимо кратко рассмотреть направление и пути эволюции сем. Salmonidae в целом.

В настоящее время можно считать доказанным происхождение лососей от пресноводного предка (Tchernavin, 1939; Hoag, 1958; Берг,

1961; Яковлев, 1962; Привольнев, 1957; Черненко, 1969 и др.). Противоположная точка зрения, согласно которой лососи происходят от морского предка (Зенкевич, 1933; Шмидт, 1950 и др.), представляет лишь исторический интерес.

Суть высказываний сторонников пресноводного происхождения лососей сводится к тому, что наиболее общие признаки видов есть и наиболее древние. Поскольку всем лососевым свойственно размножение в пресных водах, следовательно, этот признак — наиболее древний. Основным направлением эволюции семейства лососевых является образование видов, все более приспособленных к обитанию в океане. Однако одновременно с этим в пределах анадромных видов происходит процесс образования жилых форм от проходных форм.

Поскольку нас в данном случае интересует в основном подсем. *Salmoninae*, в дальнейшем, говоря о филогении лососей, не будем касаться других подсемейств.

Различные авторы пытались с разных сторон подойти к построению филогенетического ряда представителей подсем. *Salmoninae*.

С. Норден (Norden, 1961) использовал для этого остеологические признаки, Дж. Роунсфелл (Rounsefell, 1962) — морфометрические, особенности экологии и способность к гибридизации, А. А. Яржомбек (1972) — типы эритрофорной пигментации. Все три автора получили принципиально сходные результаты. По их данным, филогенетический ряд подсем. *Salmoninae* выглядит следующим образом: род *Brachymystax*, род *Hucho*, род *Salvelinus*, род *Salmo*, род *Oncorhynchus*. По их представлениям рода *Brachymystax* и *Hucho* наиболее древние и примитивные, *Oncorhynchus* — наиболее молодой.

Ихтиологи относят возникновение лососевых к разным периодам, начиная от зочена и кончая последним ледниковым временем (Зенкевич, 1933; Tchernavin, 1939; Берг, 1940; Никольский, 1956; Яковлев, 1962 и др.). Большинство исследователей существующие рода лососей считают молодыми и относительно быстро развивающимися.

В. Н. Яковлев (1962) доказывает, что лососевые являются представителями горной поздне третичной фауны Палеарктики. Мы в основном разделяем его точку зрения, но время возникновения лососевых относим к гораздо более ранней элохе, при этом считая единственной достоверной по четвертичной находкой род *Salmo* из плиоцена Кавказа. Следовательно, уже к плиоценовому времени лососевые должны были совершить большой эволюционный шаг, включающий образование таких родов, как *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus* и *Salmo*. Кроме того, естественно предположить, что род *Salmo* имел уже к плиоцену свою историю возникновения и становления, потребовавшую определенного времени.

Имеющиеся в настоящее время данные не позволяют, как нам кажется, судить о времени возникновения семейства лососевых, но дают некоторые основания говорить о времени возникновения некоторых входящих в него родов и видов. В первую очередь рассмотрим вопрос о происхождении рода *Salvelinus*.

Многие авторы отмечали, что в пределах этого рода вид *S. namaycush* наиболее сильно отличается от других его представителей по морфологическим признакам и образу жизни (Vladycov, 1954; Morton and Miller, 1954; Rounsefell, 1962; Савванитова, 1969). Это типично пресноводная рыба, населяющая озера Северной Америки. Для нее характерно большее, чем у других гольцов, количество пилорических при-

датков, сильно выемчатый хвостовой плавник, отсутствие искривлений и выростов на челюстях в период нереста. По размерам *S. pataycush* значительно превосходит своих сородичей, достигая длины 96 см и массы 15 кг. На основании этих особенностей некоторые ихтиологи даже выделяют *S. pataycush* в самостоятельный род (Vladycov, 1954).

С. Линдсей (Lindsey, 1964) показал что *S. pataycush* по признакам, которые отличают его от других видов гольцов, чрезвычайно напоминает представителей более древнего рода *Hucho*. Подобное сходство позволяет рассматривать этот вид как наиболее близкий к предковой форме гольцов и считать его древнейшим представителем рода. По мнению этого автора, общий предок тайменей и гольцов населял некогда и Евразию и Северную Америку, связь между которыми осуществлялась через Берингскую сушу. Впоследствии мощная океаническая трансгрессия прервала ареал этого предка и послужила причиной изоляции, в результате которой в Евразии образовался род *Hucho*, а в Америке род *Salvelinus*. По мнению С. Линдсея, этот «тайменеподобный предок» был проходной рыбой, напоминающей сахалинского тайменя. Возникновение гольцов он относит к плейстоцену или предплейстоценовому времени.

Точку зрения С. Линдсея о пути образования этих родов мы разделяем, однако считаем необходимым сделать некоторые уточнения. Во-первых, тайменеподобный предок не мог быть проходной рыбой, так как в этом случае трансгрессия океана не смогла бы явиться причиной изоляции. Во-вторых, происхождение рода *Salvelinus* в плейстоценовое время противоречило бы тому, что более молодой род *Salmo* уже существовал в плиоцене. Кроме того, неясно, почему трансгрессия океана в данном случае не вызвала перехода к проходному образу жизни, в то время как лососевым анадромия присуща в высокой степени. Поэтому, говоря о времени образования рода *Salvelinus*, необходимо учитывать следующее.

Во-первых, возникновение этого рода должно совпадать по времени с мощной океанической трансгрессией. Во-вторых, в это время должен действовать фактор, препятствующий переходу предка гольцов к проходному образу жизни. По нашему мнению, наиболее вероятно образование рода гольцов в эоцене, когда существовала мощная трансгрессия океана, которая могла послужить причиной разрыва единого ареала предка тайменей и гольцов. Резкое потепление климата в эту эпоху (Криштафович, 1946; Страхов, 1962) позволяет предположить, что термические условия в море препятствовали переходу этих рыб к проходному образу жизни. Гольцы и таймени, будучи представителями горной фауны, оказались как бы блокированными теплыми морскими водами. И, наконец, сильная сглаженность рельефа в эоцене, видимо, была причиной ограниченности мест обитания этих рыб, чем можно объяснить практически полное отсутствие их ископаемых остатков.

Современное распространение лососей не противоречит этой гипотезе. Лососи в настоящее время обитают не только в арктических и субарктических широтах, но и в субтропических и тропических. Так, представители рода *Salmo* встречаются в Сицилии, Северной Африке, в верховьях Евфрата и Мексике; представители рода *Hucho* — в бассейне р. Янцидзян (Nakamura, 1963); представители рода *Salvelinus* — в бассейне Желтого моря (р. Ялу), представитель рода *Oncorhynchus* обитает на Формозе.

Таким образом, наиболее древним видом рода *Salvelinus*, видимо, является *S. pamaycuch*. *S. alpinus* представляется видом более молодым. Обширный ареал, наличие ледниковых реликтов и южного подвидов свидетельствуют в пользу его доплейстоценового происхождения. Местом возникновения *S. alpinus* очевидно, явилась Арктика или северная часть Тихого океана.

Рассмотрим происхождение кунджи. Поскольку она обитает только у азиатских берегов Тихого океана и отсутствует у американского побережья, место ее возникновения следует искать в западной части Тихого океана. То, что жилые формы кунджи известны только в бассейне Японского моря, позволяет считать, что в этом районе она обитает дольше, чем в других частях ареала. Поэтому естественно предположить, что этот вид произошел из бассейна Японского моря. Большая по сравнению с гольцом приспособленность кунджи к обитанию в море в свете направления эволюции лососей свидетельствует об ее относительной молодости.

Изоляция, существующая в настоящее время между кунджей и гольцом, недостаточна для того, чтобы привести к видообразованию. Эти виды обитают в одних и тех же реках, нерестятся в те же сроки, нерестилища их тесно соприкасаются. Поэтому изоляцию, способную привести к образованию кунджи, нужно искать в геологическом прошлом.

По характеру распространения кунджа чрезвычайно близка к другим проходным рыбам: сима — *Oncorhynchus masu*, сахалинскому таймену и дальневосточным красноперкам рода *Tribolodon*. Эти виды отсутствуют на американском побережье, а по азиатскому берегу не заходят севернее Камчатки. Наиболее многочисленны они в южной части Охотского и северной части Японского морей. Их жилые формы наиболее обычны в Японии. Такой параллелизм в образе жизни и распространении позволяет предположить, что эти виды возникли в одном месте, в одних условиях и примерно в одно время. Наиболее вероятным местом возникновения этих видов является акватория современного Японского моря, на месте которого, начиная с верхнего плиоцена, трижды образовывался обширный изолированный водоем морского типа, в котором происходил интенсивный процесс образования эндемичной фауны современного Японского моря (Линдберг, 1955). Наиболее вероятным временем их возникновения был плейстоцен.

В подтверждение такого предположения можно привести концепцию Нива (Neav, 1958) относительно места и времени происхождения рода *Oncorhynchus*; в который входит сима — один из перечисленных видов, имеющих сходное распространение с кунджей. Нив, основываясь на данных Линдберга, связывает происхождение рода *Oncorhynchus* с водоемом, существовавшим на месте Японского моря в плейстоцене. Предком рода *Oncorhynchus* он считает род *Salmo*. По его мнению, часть запаса родительского рода, будучи изолированной в этом водоеме на данных Линдберга, связывает происхождение рода *Oncorhynchus* Сима, эндемик Японского моря и прилежащих вод, в настоящее время ближе к роду *Salmo*, чем другие виды *Oncorhynchus*. Ее анатомические и экологические особенности могут считаться наиболее примитивными и менее специализированными. С еще большим основанием это можно отнести к японскому виду *Oncorhynchus rhodurus* (Jordan and McGregor). Возникновение рода *Oncorhynchus* Нив относит к плейстоцену, ибо при более раннем происхождении этот род, по его мнению, должен

был более широко распространиться, мигрируя через арктический бассейн. Более позднее происхождение маловероятно в связи с длительностью процессов видообразования.

По мнению Нива, важным моментом в происхождении существующих видов дальневосточных лососей было различие брачных нарядов у географически изолированных популяций. После исчезновения физических преград эта особенность была главным фактором, поддерживающим репродуктивную изоляцию. Период образования этого рода и составляющих его видов, очевидно, был короче, чем принято считать. Поскольку предполагается, что главным фактором, поддерживающим изоляцию, было различие в облике и поведении рыб во время нереста, видообразование могло произойти в течение нескольких тысяч лет, на протяжении которых существовала географическая изоляция.

Подобное предположение применимо и к красноперкам рода *Tribolodon* и к гольцам рода *Salvelinus*, обитающим в этом районе, у которых наиболее четким внешним видовым различием является брачная окраска.

Концепция Нива была впоследствии подтверждена биохимическими исследованиями Цюки и Робертса (Tsuyuki and Roberts. 1966), которые на основании анализа фракционного состава миогенов мышц пришли к выводу о происхождении рода *Oncorhynchus* от *Salmo*. Из дальневосточных лососей наибольшее сходство *Salmo* по этому признаку имеет сима, наименьшее — горбуша.

Все изложенное дает основание считать, что кунджа является дочерним видом по отношению к гольцу *S. alpinus*. Вероятно, часть запаса родительского вида, будучи изолированной в обширном солоноватоводном водоеме, существовавшем в течение предпоследней (по классификации Линдберга) регрессии, послужила исходным материалом для образования кунджи. Меньшее, чем у гольца, число позвонков у кунджи объясняется ее происхождением в южной части ареала рода *Salvelinus*.

Рассмотренный материал позволяет высказать некоторые соображения относительно скорости эволюции в пределах древних и сравнительно молодых родов лососей. В изолированном водоеме, существовавшем на месте Японского моря в течение плейстоцена, подверглись эволюционному преобразованию представители трех родов: *Hucho*, *Salvelinus* и *Salmo*. Следствием этого преобразования в первых двух случаях явилось возникновение новых видов — *H. perryi* и *S. leucomacnis*, в третьем случае — возникновение нового рода *Oncorhynchus*.

Вид *H. perryi*, являющийся представителем наиболее древнего рода, имеет сравнительно ограниченный ареал, не выходящий далеко за пределы некогда существовавшего родительского водоема, и характеризуется высокой морфоэкологической однородностью.

S. leucomacnis — представитель более молодого рода — распространился гораздо шире за пределы нативного водоема. Морфоэкологически он более разнороден, так как у него наряду с проходной существует жилая форма. Тем не менее ему свойственна стабильность признаков на всем его обширном ареале. И, наконец, наиболее молодой род — *Oncorhynchus* — расселился на огромной акватории: он обитает у азиатского и американского побережий Тихого океана, проникая даже в Северный Ледовитый океан. За сравнительно короткое время он разделился на семь «хороших» видов, многие из которых в свою

очередь приобрели сложную внутривидовую организацию, включающую образование жилых форм и сезонных рас.

Все это позволяет заключить, что в пределах сем. Salmonidae видообразование до последнего времени происходило и в молодых (*Salmo* и *Oncorhynchus*) и в древних (*Hucho* и *Salvelinus*) родах, но в молодых оно шло быстрее. Как в семействе в целом, так и в пределах составляющих его родов эволюция приводила к созданию видов, все более приспособленных к обитанию в морской среде.

Выводы

1. На Сахалине обитают два вида рода *Salvelinus*: кунджа — *S. leucomaenis* и голец, представленный южным подвидом — *S. alpinus krascheninnikovi* (Taranetz).

2. Гонец в сахалинских реках образует три внутривидовые биологические формы: проходную, ручьевую и речную, различающиеся морфоэкологически.

3. Кунджа является наиболее молодым видом рода *Salvelinus*, который произошел от гольца в плейстоцене в обширном изолированном водоеме морского типа, существовавшем на месте современного Японского моря.

4. Основным направлением эволюции рода *Salvelinus* было образование видов, все более приспособленных к обитанию в море и менее связанных с пресными водами.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Барсуков В. В. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus*. — «Вопросы ихтиологии», 1960, вып. 14, с. 3—17.

Берг Л. С. Рыбы бассейна Амура. — «Записки Академии наук», 1909, т. 24, № 9, 229 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. I. Л., изд. ВНИОРХ, 1932, 543 с.

Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. — «Труды ЗИН АН СССР», 1940, т. V, вып. 2, 517 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948, 466 с.

Берг Л. С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых. — «Избранные труды». Т. IV, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961, с. 255—260.

Гриценко О. Ф. Питание гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в реках о-ва Сахалина. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 3, с. 516—525.

Есипов В. К. Материалы по биологии и промыслу новоземельского гольца (*Salvelinus alpinus* L.) — «Труды Арктического института», 1935, т. 17, с. 5—70.

Зенкевич Л. А. Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом. — «Зоологический журнал», 1933, т. 12, вып. 4, с. 17—34.

Криштафович А. Н. Геологический обзор стран Дальнего Востока. Л.—М., 1932, 329 с.

Криштафович А. Н. Палеоботаника. Госгеолиздат, 1946, 326 с.

Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем. — «Известия ТИНРО», 1937, т. 9, с. 156—165.

Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955, 425 с.

Линдберг Г. У., Дулькейт Г. Д. Материалы по рыбам Шантарского моря. — «Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции», 1929, т. 3, с. 140—145.

Линдберг Г. У., Легеза М. И. Рыбы Японского моря. Ч. 2. М., «Наука», 1965, 391 с.

Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура, М., Изд-во АН СССР, 1956, 200 с.

Привольнев Т. И. К вопросу о происхождении лососевых и сиговых рыб в свете физиологических данных. — «Известия ВНИОРХ», 1957, т. 62, с. 31—38.

- Савваитова К. А. О систематическом положении камчатских гольцов рода *Salvelinus*. — «Зоологический журнал», 1961а, т. 40, вып. II, с. 1696—1703.
- Савваитова К. А. О внутривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* (L) Камчатки. — «Вопросы ихтиологии», 1961б, т. I, вып. 4(21), с. 695—706.
- Саввантова К. А. Гольцы Камчатки — род *Salvelinus* (систематика и экология). Автореферат кандидатской диссертации. М., 1962. 25 с.
- Савваитова К. А. Кунджа — *Salvelinus leucomaenis* (Pall.) озер Южного Сахалина. — «Озера Южного Сахалина». М., изд-во МГУ, 1964, с. 154—167.
- Савваитова К. А. Кунджа — *Salvelinus leucomaenis* (Pall.) некоторых озер о-ва Кунашир из группы Курильских островов. — «Вестник МГУ», серия VI, 1966, № 4, с. 35—42.
- Саввантова К. А. Гомологическая изменчивость видов гольцов родов *Salvelinus* (Nilsson) Richardson и *Cristivomer* gill and Jordan. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. I, с. 26—45.
- Солдатов В. К. Материалы по ихтиофауне Карского и восточной части Баренцева морей по сборам экспедиции института в 1921 г. — «Труды Плавморнина», 1923, вып. 3, с. 79—90.
- Страхов Н. М. Основа теории литогенеза. Типы литогенеза и их размещение на поверхности земли. Т. I. М., Изд-во АН СССР, 1962. 212 с.
- Таранец А. Я. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря. — «Труды ЗИН АН СССР», 1936, т. 4, с. 483—540.
- Таранец А. Я. Материалы к познанию ихтиофауны советского Сахалина. — «Известия ТИНРО», 1937, т. 12, с. 5—50.
- Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950, 370 с.
- Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. — «Вопросы ихтиологии», 1962, т. I, вып. 2, с. 209—220.
- Яржомбек А. А. Каротиноидные пигменты и систематика лососевых рыб. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 85, с. 148—153.
- Carl C. and Climens W. The fresh-water fishes of British Columbia. British Columbia Prov. Mus. Handbook. No 5, 1953. 50 p.
- Delacy A. and Morton N. Taxonomy and habits of the Chars, *Salvelinus namaycush* and *Salvelinus alpinus*, of the Karluk drainage system. Trans. Am. Fish. Soc., 1943, p. 72. 79—92.
- Garside F. T. Developmental Rate and Vertebral Number in Salmonids. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, v. 23, No 10, 1966, p. 1537—1551.
- Hoar William S. The evolution of migratory behavior among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, v. 15, No 3, 1958, p. 391—428.
- Jordan D. & Evermann B. The fishes of North and Middle America, Part I. Washington, 1896. 1240 p.
- Lindsey C. C. Distribution and taxonomy of fishes in Mackenzie drainage of British Columbia. Journ. Fish. Res. Bd. Canada. v. 13, No 6. 1956.
- Lindsey C. C. Problems in zoogeography of the lake trout, *Salvelinus namaycush*. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, v. 21, No 5, 1964, p. 977—994.
- McPhail J. D. A systematic study of the *Salvenus alpinus* complex in North America. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, v. 18, No 5, 1961, p. 793—816.
- Morton W. and Miller R. Systematic position of the lake trout, *Salvelinus namaycush*. Copeia. No 2, 1954, p. 116—124.
- Makamura M. Keys to the freshwater fishes of Japan, Hokuryukan. 1963, 258 p.
- Neave F. The Origin and Speciation of *Oncorhynchus*. Trans. Royal Soc. Canada, v. LII, ser III, sec. V. 1958, p. 25—39.
- Norden C. Comparative osteology of representative Salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, v. 18, No 5, 1964, p. 679—791.
- Okada Y. Fishes of Japan, Tokyo. 1955, 860 p.
- Rounsefell G. Relationships among North American Salmonidae. U. S. Fish and Wildlife Service, Fishery bulletin, v. 62. No 209, 1962, p. 235—270.
- Tchernidvin V. V. The origin of salmon. Is its ancestry marine or freshwater? Salmon and Trout Mag. No 95, 1939, p. 1—21.
- Tsuyuki H. and Roberts E. Inter-species relationship within the genus *Oncorhynchus* based on biochemical systematics. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 23, No. 1, 1966, p. 51—62.

Tsuyukinki J. F. Uthe E., Roberts & L. W. Clarke, Comparative Electropherograms of *Coregonus clupeaformis*, *Salvelinus namaycush* *S. alpinus*, *S. malma*, and *S. fontinalis* from the family Salmonidae. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 23, No 10, 1966, p. 1599-1606.

Vernon E. N. Morphometric comparison of three races of kokanee (*O. nerka*) within a large British Columbia Lake. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 14, 1957, p. 573-598.

Vladykov V. Taxonomic characters of the eastern North America chars (*Salvelinus* and *Cristivomer*). Journ. Fish. Res. Bd. Canada, v. 11, No 6, 1954, p. 904-932.

SYSTEMATICS AND ORIGIN OF CHAR (GENUS SALVELINUS) OFF SAKHALIN

O. F. Gritsenko

SUMMARY

The morpho-ecological comparison of malma off Sakhalin and char off Kamchatka has shown that the former are a southern subspecies of char to be called *Salvelinus alpinus krascheninnikovi* (Taranetz). The subspecies are represented by three biological forms: one is anadromous and two are land-locked. *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) are supposed to be the youngest species of genus *Salvelinus* originated from char in a vast water body of marine type which existed on the place of the modern Sea of Japan in pleistocene.