

Обзорная статья

УДК 597.552.5–15

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-276-294

EDN: QTYJJB



ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЛОСОСЕОБРАЗНЫХ РЫБ

В.Н. Долганов*

Национальный научный центр морской биологии
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. Впервые экологическая эволюция лососеобразных рыб анализируется с помощью метода исторической биогеографии с рассмотрением становления экологии и биологии размножения видов в процессе их эволюции в условиях климатических и геологических изменений Земли. Из приведенного анализа следует, что основное влияние на эволюцию экологии лососеобразных рыб оказало похолодание климата в кайнозой и связанное с ним изменение их кормовой базы. У азиатского побережья северной части Тихого океана этот процесс начался намного раньше, чем у американского, и проходил намного интенсивнее. Освоение морского и океанического нагула привело к многократному увеличению численности видов и ее значительному дисбалансу с количеством пищи в пресных водах, который у видов рода *Oncorhynchus* выражается в необратимой редукции органов и функций и абсолютной смертности производителей. Вследствие «привязки» размножения к весеннему пику кормовой базы личинок и увеличения времени развития отложенной икры при похолодании климата проходные и полупроходные лососеобразные рыбы были вынуждены начинать изначально весенний нерест раньше, и он постепенно стал сначала зимним, а затем осенним. Соответственно, начало нерестового хода в реки также смещалось на более раннее время. Анализ формирования экологии семги и кумжи показал, что нет основания считать рыб осеннего и весенне-летнего нерестового хода на севере их ареала и зимне-весеннего и осеннего на юге сезонными расами. Это единый нерестовый ход, временно прерванный зимним охлаждением или летним прогревом прибрежья и низовьев рек. В конце плейстоцена в Тихом океане северные и южные популяции лососеобразных рыб были широко и надолго разобщены холодом. В результате изоляции они настолько дивергировали, что их следует рассматривать в качестве отдельных таксонов, а не сезонных рас.

Ключевые слова: лососеобразные, генезис, экологическая эволюция, размножение, экологические формы, сезонные расы

Для цитирования: Долганов В.Н. Экологическая эволюция лососеобразных рыб // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 276–294. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-276-294. EDN: QTYJJB.

* Долганов Владимир Николаевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, vdolganov@mail.ru, ORCID 0000-0002-7898-2521.

© Долганов В.Н., 2024

Ecological evolution of salmonids

Vladimir N. Dolganov

Institute of Marine Biology, National Scientific Center of Marine Biology,
Far Eastern Branch, Russian Ac. Sci.,
17, Palchevsky Str., Vladivostok, 690041, Russia

D.Biol., leading researcher, vndolganov@mail.ru, ORCID 0000-0002-7898-2521

Abstract. For the first time, ecological evolution of salmonid fishes is analyzed using the method of historical biogeography, considering formation of ecology and reproductive biology for these species under planetary climatic and geological changes. Climate cooling in the Cenozoic and associated reconstruction of the food base for salmonids had a major impact on evolution of their ecology. This process began at the Asian coast of the North Pacific much earlier than at the American coast and was much more intense there. The salmonids developed marine and oceanic feeding that led to their stocks increasing and a subsequent imbalance with freshwater prey. Adapting to this imbalance, the species of gen. *Oncorhynchus* came to irreversible reduction of organs and functions in the fresh water and absolute mortality of producers. Egg development lengthened in cold environments, and anadromous and semi-anadromous salmonid species were forced to spawn earlier, so that the larvae would hatch during the spring bloom of their prey. Gradually, the timing of their spawning shifted from early spring to winter and then to fall; accordingly, the spawning run to the rivers began earlier, in particular in the northern areas. The spawning season of atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta* shifted to a fall and spring-summer spawning run in the north of their range and to a winter-spring and fall spawning run in the south of their range, but there is currently no reason to consider these runs as seasonal races, given that both cases evolved from a single run in the process of evolutionary changes when the spawning season was interrupted by either winter cooling or summer warming in the lower river reaches and at the coast. The northern and southern populations of salmonid fishes in the Pacific separated, too, because of these ecological changes in the late Pliocene, in conditions of cold climate. Being in isolation, they diverged enough to be considered as separate taxa rather than seasonal races.

Keywords: salmonids, speciation, ecological evolution, fish reproduction, ecological form, seasonal race

For citation: Dolganov V.N. Ecological evolution of salmonids, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 276–294. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-276-294. EDN: QTYJJB.

Введение

Лососеобразные являются самой изученной и наиболее изучаемой ныне биологами разных специальностей группой рыб. Однако, несмотря на огромное количество публикаций, многие вопросы их экологии и биологии размножения до сих пор непонятны и даже загадочны.

1. Почему у тихоокеанских лососей нерест начинается аномально, не с юга на север по мере прогрева воды, как у всех рыб, а, наоборот, с севера на юг?

2. Почему в некоторых районах нерест вместо обычных 1–2 мес. длится 4,0–4,5 мес.?

3. Почему в р. Амур вопреки биологической норме в верховья на нерест идет не ранняя (летняя) (которая нерестится вместе с горбушей в низовьях), а поздняя (осенняя) кета?

4. Почему летняя кета строит гнезда преимущественно в подруловном потоке, а осенняя — в местах выхода подземных вод?

5. Почему у большинства лососеобразных нерест многократный, а у видов рода *Oncorhynchus* все производители погибают после первого же нереста?

6. Почему у всех проходных лососей молодь обычно живет в пресных водах несколько лет, а у кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* она скатывается в море сразу после выхода из нерестовых бугров?

7. В чем биологический смысл донерестового отстоя проходной семги *Salmo salar* в реках более года без питания?

8. Почему, как и когда у лососеобразных рыб произошло формирование весеннего и осеннего нереста?

9. Почему, как и когда у лососей сформировались «яровые» и «озимые» формы?

10. Почему у сига, тайменей, ленков и хариусов, в отличие от лососей, нет не-отенических форм?

11. Почему сига, в отличие от лососей, отсутствуют (кроме р. Амур) в низкобореальной зоне Северной Пацифики?

12. Почему сима *Oncorhynchus masou* занимает промежуточное экологическое и морфологическое положение между тихоокеанскими форелями и лососями?

Изучая современное распространение и биологию видов, на эти и еще множество подобных вопросов ответить невозможно, даже применяя математические и генетические методы. Ответы можно получить только с помощью метода исторической биогеографии, рассматривая становление экологии и биологии размножения видов в процессе их эволюции, что стало целью настоящей статьи.

Данные палеолетописи показывают, что центром происхождения лососеобразных рыб является северная часть Тихого океана, где их предки уже в палеогене были проходными. После открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена анадромные лососеобразные мигрировали в Полярный бассейн и Северную Атлантику, где создали вторичные центры видообразования [Долганов, 2022a]. Пресноводные находки лососеобразных в Голарктике до плиоцена отсутствуют, кроме бассейна Тихого океана. Нет их предков и среди рыб, ныне живущих в пресных водах. Однако все родственные Salmoniformes группы рыб (Argentiniformes, Osmeriformes) имеют морское происхождение. Вследствие того, что в современной ихтиофауне изначально пресноводные рыбы, освоившие нагул в морских водах, отсутствуют, предположения о переносе лососеобразными нагула в морскую среду неправдоподобно. Намного естественнее наличие у них изначального питания в море. Это подтверждают также их обитание и нагул в море до наступления половозрелости (как и у других проходных рыб морского генезиса), в то время как рыбы пресноводного происхождения нагуливаются только в солоноватых водах и только сезонно. Освоение же рыбами из сложноустроенных морских биоценозов более простых пресноводных сообществ вполне обычно и естественно, в том числе и перенос в пресные воды не только питания, но и нереста (сельди, осетровые, корюшкообразные и др.) [Долганов, 2022б].

Ближайшими родственниками лососеобразных и корюшкообразных рыб, которые до недавнего времени рассматривались в ранге подотрядов отряда Salmoniformes [Nelson, 1994; Johnson, Patterson, 1996], являются представители отряда серебрянкообразных Argentiniformes. Среди множества морфологических и экологических критериев, сближающих их, следует также отметить наличие жирового плавника и характерный огуречный запах, присутствующий у некоторых видов корюшек и аргентин. Экологические и морфологические различия рыб этих отрядов сформировались в результате освоения частью их предковых форм (Argentiniformes) более глубоководной океанической зоны [Парин, 1988]. Прибрежная же часть общих предков (Osmeriformes, Salmoniformes) дивергировала в Тихом океане в ряд семейств (Osmeridae, Retropinnidae и Salmonidae), имеющих общее экологическое свойство — освоение пресноводного размножения и образование проходных и жилых экологических форм. Большинство видов этих групп уже перенесли нерест в пресные воды и только в семействе Osmeridae осталось к настоящему времени 5 видов: *Mallotus villosus*, *Allosmerus elongatus*, *Spirinchus starksi*, *Hypomesus japonicus*, *H. pretiosus*, размножающихся в прибойной зоне морей и в нижних эстуариях рек [McAllister, 1963]. Приведенные выше данные указывают на морской генезис и позволяют считать точку зрения сторонников морского происхождения лососеобразных более обоснованной [Долганов, 2022б].

Формирование лососевых и сиговых рыб

Экологически лососеобразные четко разделяются на две группы: сиговых, откладывающих многочисленную относительно мелкую икру на грунт, и лососевых, закапывающих меньшее количество более крупной икры в нерестовые бугры. Рассмотрение условий размножения близких к лососеобразным по происхождению и экологии представителей отряда *Osmeriformes*, которые еще не полностью перенесли нерест в пресные воды, позволяет с достаточной степенью достоверности предположить, что изменение стратегии размножения у лососеобразных выработалось еще в морском прибрежье. Так, у размножающихся в морском прибрежье корюшек *H. japonicus* имеются две экологических формы: литофильно-фитофильная и псаммофильная («прибойка»), различающиеся не только условиями, но и сроками нереста. Литофильно-фитофильная форма выметывает клейкую икру на дно и водоросли вне прибойной зоны. Псаммофильная форма нерестится непосредственно в зоне прибоя, в полузакрытых и закрытых бухтах, частично опресненных впадающими в них водотоками [Соколовский и др., 2011]. Отложенная икра замывается песком и гравием, защищена от врагов и омывается насыщенной кислородом водой прибоя. При освоении корюшками нереста в пресных водах (*H. nipponensis*, *H. olidus* и др.) эволюционное продолжение получила только литофильная форма, а «прибойка» исчезла из-за отсутствия аналогичных условий размножения в реках и невозможности создать их самостоятельно.

В отличие от корюшек ставшие в результате полиплоидизации генома крупными и сильными лососи, скорее всего, еще в море постепенно освоили и закрепили столь полезную адаптацию, как закапывание икры, и перешли к самостоятельному устраиванию гнезд, совершенствуя в дальнейшем этот навык в пресных водах. Литофильная же форма обособилась в откладывающих икру на грунт сигов. Следует признать, что строительство гнезд лососевыми рыбами не является сложным по сравнению с откладыванием икры в жаберную область ракообразных и в раковины моллюсков, которое ведет начало от откладывания икры в защищенные от ее выедания хищниками места: расщелины, пустые раковины и др. Сходное развитие в использовании изначально естественных природных условий наблюдается не только у лососевых, но и у многих рыб и ракообразных, которые в процессе эволюции перешли от использования естественных углублений дна и расщелин к устраиванию гнезд, углубляя и выкапывая их самостоятельно.

Адаптация к закапыванию икры привела к укреплению оболочки икринок, уменьшению их количества и увеличению в них запаса питательных веществ.

В дальнейшем, по мере освоения размножения в пресных водах, нерестилища расширились от прибойной полосы бухт в прилегающие к ним эстуарии рек, где в зонах смешения нижнего слоя тяжелых морских и поверхностных речных вод промываемость гнезд прибойными водами заменилась на омывание их постоянным речным водотоком. При постепенном переносе нереста в верховья рек закапывающие икру лососевые, естественно, освоили размножение на участках рек с быстрым течением и выходом ключей, каменисто-песчаным дном с хорошим промыванием нерестовых бугров, определяющим достаточное количество кислорода для развития икры и личинок. А сиговые освоили размножение ниже по течению в руслах больших рек и их крупных притоках с более медленным течением. Дивергенция по местам и условиям нереста привела к различию в питании личинок лососевых, потребляющих бентос [Леванидов, 1969], и сиговых, питающихся планктоном [Шестаков, 1998], что объясняет тяготение сиговых к крупным водотокам, так как небольшие быстрые реки с отсутствием планктона по своим характеристикам соответствуют верховьям. Изначально при нересте в прибойной полосе морского прибрежья личинки общего предка лососевых и сиговых были, скорее всего, планктофагами. При освоении лососевыми размножения в верховьях рек из-за отсутствия планктона их личинки были вынуждены постепенно перейти на питание донными организмами. Однако, подрастая, они ведут пелагический

образ жизни и снова переходят на питание планктоном и нектоном [Леванидов, 1969; Шунтов, Темных, 2008].

Формирование таксонов и экологических форм

Параллельно с эволюцией процесса размножения у предков сиговых и лососевых рыб происходило освоение всех биотопов пресных вод с адаптацией к их кормовой базе и образованием экологических форм с дальнейшим их расхождением по экологическим нишам. Пищевая стратегия для всех лососеобразных одина — стремление к полному освоению кормовой базы водной среды всего спектра солености. Адаптация питания происходит в зависимости от наличия и доступности кормовых объектов, имеющих в местах обитания на разных этапах развития рыб при избирательности наиболее энергетически выгодной пищи [Шунтов, Темных, 2008, 2011].

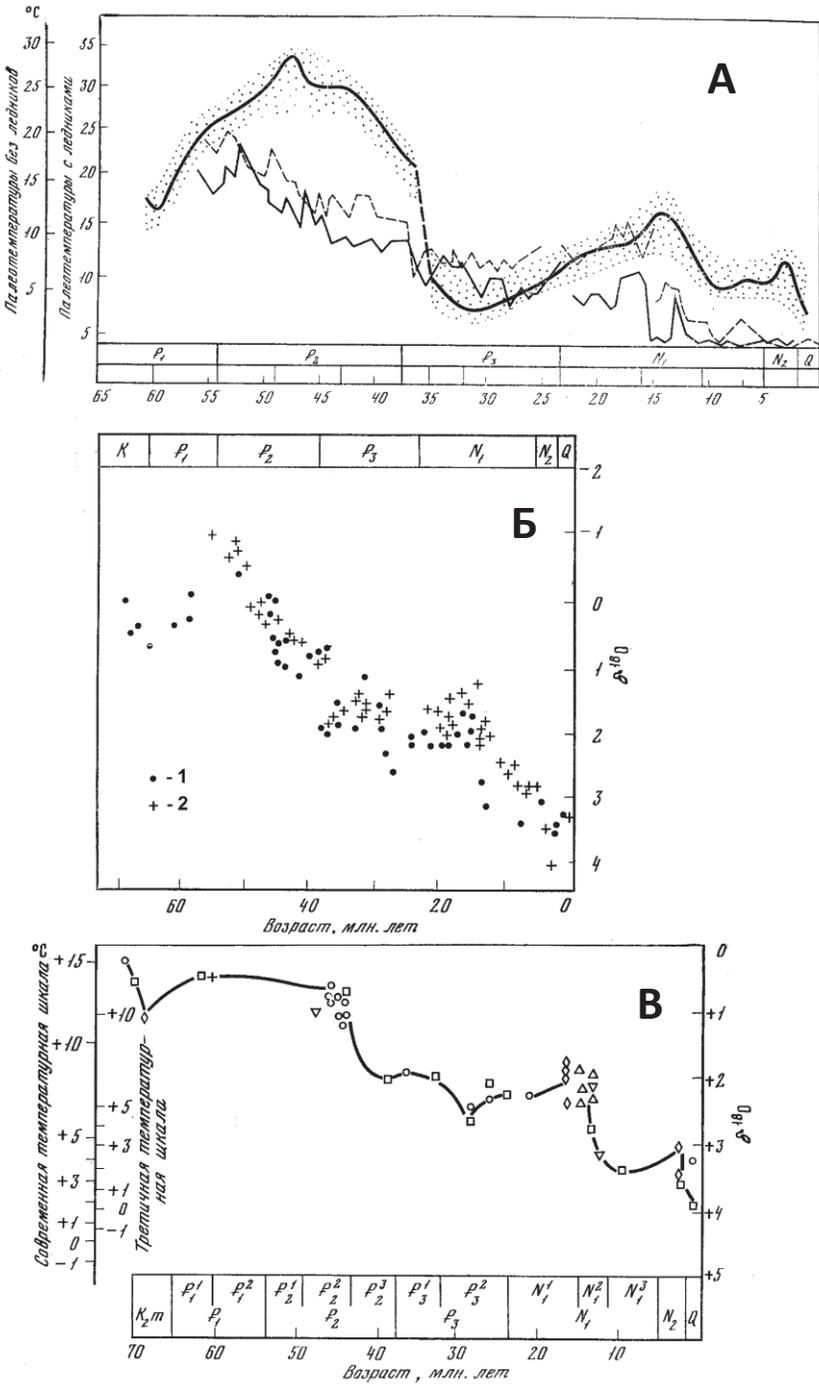
Размножение лососевых в условиях быстрых водотоков с небольшим количеством пищевых организмов определило освоение экологических ниш только со смешанным питанием (эврифаги и хищники). Наиболее сильно условия жизни отличались в верховьях, что привело к обособлению хариусов. В результате длительной эволюции у них выработалась сильно выраженная эврифагия, небольшие размеры тела и рта, большой спинной плавник у самцов, способствующий успешному нересту, и своеобразный кариотип. Обитание в верховьях также привело к формированию в пресноводной части популяций жилых форм, пространственно изолированных от полупроходных, нагуливающих в эстуариях рек и побережье моря.

Две другие группы лососевых, собственно лососи и таймени, были связаны с морским побережьем значительно сильнее, на что указывает биология наиболее экологически древних представителей современной фауны — лосося Кларка *Parasalmo clarki* и сахалинского тайменя *Parahucho perryi*, которые нагуливаются в море недалеко от берега и для размножения высоко по рекам не поднимаются [Behnke, 1992; Золотухин и др., 2000]. Однако эти близкие формы лососевых занимали разные экониши. Таймени — крупные хищники с небольшим диапазоном нагульных и нерестовых миграций — вели в основном придонный образ жизни. Более пелагические лососи совершали и более значительные нагульные и нерестовые миграции, но их нерестилища располагались по сравнению с хариусами ниже по течению. Поэтому лососи были эврифагами и по размерам тела и морфологии занимали промежуточное положение между хариусами и тайменями.

Сиговые рыбы — обитатели среднего и нижнего течения рек, озер, эстуариев и распресненного побережья, где планктона и бентоса значительно больше, чем в верховьях рек. Они в процессе освоения пресных вод заняли все доступные им экологические ниши, включая пищевые ниши планктофагов, бентофагов и хищников. Наиболее интересна адаптация вальков *Prosopium cylindraceum* к обитанию в предгорных участках рек и питанию разнообразной пищей с потреблением взрослыми особями преимущественно бентоса. Крупная нельма *Stenodus leucichthys* — ярко выраженный хищник, чир *Coregonus nasus* — бентофаг, ряпушки и омули — планктофаги, но большинство сигов в разной степени эврифаги [Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002].

Однако, хотя к олигоцену лососевые и сиговые уже разделились по разным эконишам, все они еще были проходными рыбами с весенним нерестом и основным нагулом в побережье морей.

Сильное похолодание климата в олигоцене (см. рисунок) [Лисицын, 1980] привело к значительному зимнему выхолаживанию прибрежных вод Азии и к адаптации древнего лосося, близкого, видимо, к вымершему *Eosalmo kamchikensis*, наиболее пелагическому из лососевых того времени, к морскому нагулу. Освоение новой, богатой пищевой ниши имело кардинальные экологические последствия. Наличие обильной, разнообразной и доступной кормовой базы определило увеличение размеров рыб, их плодовитости, улучшение качества икры и привело к резкому увеличению численно-



Изменения климата в кайнозое по анализу донных моллюсков и фораминифер [Лисицын, 1980]: **А** — Северное море (по: Buchardt, 1978); **Б** — северная часть Тихого океана (1), Южный океан (2) (по: Thierstein, Berger, 1978); **В** — центральная часть Тихого океана (по: Savin et al., 1975)

Climate changes in the Cenozoic according to analysis of benthic mollusks and foraminifera [Lisitsyn, 1980]: **A** — North Sea (from: Buchardt, 1978); **B** — North Pacific Ocean (1), Southern Ocean (2) (from: Thierstein, Berger, 1978); **B** — central Pacific Ocean (from: Savin et al., 1975)

сти вида. В результате возник дисбаланс между количеством идущих на нерест рыб и кормовой базой пресных вод, который постепенно увеличивался по мере увеличения численности вида и привел к ситуации тотальной гибели производителей и формиро-

ванию предкового вида рода *Oncorhynchus*. Освободившаяся в пресных водах пищевая ниша эврифагов была постепенно занята производной от тайменя формой — ленком (род *Brachymystax*), впервые появившимся в палеолетописи в позднем олигоцене [Сычевская, 1986].

Следующий этап адаптации лососеобразных к холоду связан с похолоданием конца миоцена (см. рисунок), начавшимся около 12 млн лет назад. В это время у Азии произошло зимнее охлаждение морского побережья до отрицательных температур [Ушаков, Ясаманов, 1984; Цой и др., 2003; Плетнев, 2015], что вынуждало прибрежные виды зимовать в пресных водах, а лосося нагуливаться еще дальше в море. Таким образом, концом миоцена можно датировать разделение лососеобразных на две экологические группы: проходных, зимующих в море, и полупроходных, зимующих в условиях пресных и солоноватых вод эстуариев. Проходными были предок современной симы у Азии, предки лосося Кларка и микижи *Parasalmo mykiss* у более теплого американского побережья, а также вымерший на рубеже миоцена и плиоцена гигантский лосось-планктофаг *Smilidonichthys rastrosus*, нагуливавшийся в зоне Калифорнийской конвергенции вод [Cavender, Miller, 1972; Tomoda et al., 1977; Сычевская, 1979; Smith et al., 1982; Smith, Cossel, 2002]. Группу полупроходных видов представляли все сиговые и предки современных хариусов, ленков и тайменей, обитающие ныне только у побережья Азии. В теплое время года полупроходные виды нагуливались в богатых пищей эстуариях рек и распресненной части морей. Адаптация к более полному использованию кормовой базы морского побережья определяла не только расхождение видов по пищевым нишам, но и их разную приспособленность к температурно-соленостному режиму вод и соответствующей этому площади нагула. Наименее связанными с эстуарно-прибрежным нагулом были рыбы верховий (хариусы, ленки, таймени и вальки), значительно разобщенные с морем не только географически, но и экологически.

Жизненный цикл лососеобразных определяет их широкое распространение от морских вод до верховьев рек, а высокая экологическая и морфологическая пластичность позволяет заселять биотопы со значительно различающимися условиями жизни. Вследствие этого лососеобразные создают большое разнообразие экологических форм, количество которых зависит от изменяющихся условий среды: проходные, полупроходные, эстуарно-речные, речные, ручьевые, озерно-речные и озерные. В крупных озерах обычно имеется несколько экоформ, формирование которых связано с величиной и глубиной водоемов и разнообразием их кормовой базы [Атлас..., 2002]. Все экоформы взаимосвязаны, имеют между собой переходные формы и единый генофонд. Поэтому закрепленное в процессе эволюции многообразие экологических форм способно легко создаваться при вселении видов в новые водоемы [Берг, 1948] или воссоздаваться там, где оно было утрачено из-за неблагоприятных когда-то условий среды.

При расселении из Тихого океана в плиоплейстоцене лососеобразные создали в Арктике и Северной Атлантике весь спектр экологических форм. На скорость процесса формообразования указывает наличие ныне множества озерных форм лососеобразных, на территории отступивших только в голоцене ледников Евразии и Северной Америки, заселение в голоцене горбушей и кетой Арктического бассейна, создание жилых популяций гольцов на арктических островах и речной формы симы в горах о. Тайвань [Решетников, 1980; Савваитова, 1989; Шунтов, Темных, 2008]. Очень показательное образование жилой формы симы от проходной при создании в 1934 г. водохранилища на р. Седанка в пригороде Владивостока [Цыгир, Иванков, 1987]. В голоцене также многие виды Арктики и Охотского моря, имевшие во время последнего оледенения только речные и эстуарно-речные экоформы, воссоздали полупроходные экоформы, хотя их наличие ныне также связано с заселением этих регионов из районов, не подвергавшихся сильному похолоданию. Особый интерес представляет образование проходных популяций из жилых форм кумжи *Salmo trutta* и микижи *P. mykiss*, переселенных в пресные воды Южного полушария (Новая Зеландия и Патагония) [Никольский, 1971].

Образование и исчезновение экологических форм лососеобразных напрямую связано с изменением климата. В условиях значительных похолоданий и потеплений происходило смещение ареалов рыб на юг или север с заселением ими огромных территорий. Вследствие этого необходимо признать, что «чувство дома» (хоминг) у лососеобразных — понятие относительное и значительно преувеличено. Если бы они размножались только в «родных» реках, то их расселение в периоды смены климата, а также из Тихого океана в Атлантический было бы невозможным. Следовательно, хоминг является полезным для нереста не в конкретном водотоке, а в каком-либо регионе, имеющем подходящие для размножения условия.

При похолодании, приводящем к уменьшению кормовой базы, сначала исчезают проходные формы, а затем, с образованием круглогодичного ледового покрова в прибрежье, и полупроходные. В пресных водах похолодание в первую очередь влияет на ручьевые формы, а затем на речные. Озерные экоформы исчезают в последнюю очередь, особенно в крупных и глубоких озерах. С уменьшением кормовой базы в пресных водах происходит и постепенное изменение структуры популяций жилых форм. В оптимальных условиях существования в реках созревают и самцы, и самки. При нехватке корма и более низких температурах, снижающих обмен веществ, вызревание икры становится невозможным и в пресных водах остаются только самцы, созревание которых менее энергозатратно, особенно при небольших размерах тела (неотенические «карлики»). На следующем этапе экологических изменений происходит исчезновение созревающих самцов, в результате чего население лососевых рек составляет только молодь проходных форм. Однако для очень многочисленной молодежи кеты и особенно горбуши кормовой базы в пресных водах нет. Поэтому молодь этих видов скатывается в прибрежье сразу же после выхода из нерестовых бугров [Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002; Шунтов, Темных, 2008].

Размножение

Все предковые и близкородственные таксоны лососеобразных (*Argentinidae*, *Plecoglossine*, *Osmerinae*, *Nipomesinae*) имеют весенний нерест, адаптированный к весеннему пику биомассы кормовой базы их личинок и ранней молоди [McAllister, 1963; Никольский, 1971; Атлас..., 2002; и др.]. Весной размножаются и наиболее древние из ныне живущих лососей (хариусы, таймени, ленки), а также представители рода *Parasalmo* (лосось Кларка и микижа), обитающие у американского побережья Тихого океана [Hart, 1973; Behnke, 1992], на которых действие похолодания климата кайнозоя, влиявшего на сроки нереста, было незначительным. Поскольку основой успешного размножения лососеобразных рыб является приуроченность перехода их личинок на внешнее питание в период весенней «вспышки» кормовой базы, имелось только два пути адаптации к похолоданию.

1. Перенос нереста на более поздний срок, что присуще подавляющему большинству рыб. В высоких широтах это приводит к более короткому ходу нереста и менее продолжительному использованию пика кормовой базы, и этот процесс усиливается похолоданием. Сохранение весеннего размножения было возможным только у видов, зимующих в пресных водах рек и озер недалеко от расположенных в верховьях нерестилищ (хариусы, таймени, ленки и микижи Камчатки). Так как эти виды строго адаптированы к размножению в верховьях рек, то начинают нерест непосредственно после прогрева воды на нерестилищах, который в процессе прогрессирующего похолодания смещался на более поздний срок.

2. Зимовавшие в море полупроходные и проходные лососеобразные до начала размножения совершали длительную миграцию к нерестилищам. При похолодании климата более позднее начало нерестового хода в совокупности с постепенно увеличивающимся временем развития отложенной икры приводило к запаздыванию освоения короткого в высоких широтах пика кормовой базы личинок, а этот период является

наиболее критическим в жизненном цикле рыб [Никольский, 1974]. Поэтому они были вынуждены начинать нерест раньше, и эволюционный отбор шел в сторону закрепления более успешного раннего нереста.

В настоящее время этот процесс хорошо виден только у наименее подвергнувшегося влиянию похолодания климата тихоокеанского побережья Северной Америки, где наиболее северные популяции лосося Кларка и микижи начинают нерест намного раньше (зима-весна), чем южные, размножающиеся весной [Everest, 1973; Behnke, 1992; Тихоокеанские благородные лососи..., 2001]. Если воздействие холода продолжить, то нерест будет переноситься на еще более ранний срок — зимний, что и произошло в плиоцене после открытия Арктики около 5,5 млн лет назад [Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков, Гладенков, 2004] и формирования там наиболее холодноводных популяций. Часть этих популяций в начале плиоцена мигрировали в Северную Атлантику, что подтверждается наиболее древней находкой вида рода *Salmo* [Владимиров, 1946], и дали там начало кумже и семге с зимним нерестом. Северные популяции этих видов при дальнейшем похолодании в конце плиоцена и в плейстоцене были вынуждены перейти на еще более раннее размножение — осенне-зимнее, а затем и осеннее.

У побережья Азии активное похолодание началось намного раньше — с формирования современной системы течений северной части Тихого океана в конце олигоцена [Богданов и др., 1978; Ушаков, Ясаманов, 1984]. Поэтому начало перехода на более раннее размножение у проходных и полупроходных лососеобразных рыб можно датировать, видимо, началом миоцена. Вследствие этого к открытию Арктического бассейна на рубеже миоцена и плиоцена они уже практически перешли на летне-осеннее размножение, однако необходимость раньше начинать нерест в более холодных северных широтах хорошо прослеживается и в настоящее время.

Следует заметить, что отсутствие у проходных и полупроходных лососеобразных рыб пресноводных популяций с весенним типом нереста указывает на их морское происхождение.

Интересно формирование времени размножения лососеобразных рыб в крупных и глубоких озерах, в которых по сравнению с реками кормовая база намного более разнообразная и богатая. Это приводит к образованию в них нескольких экологических форм: донных, придонных и пелагических, освоивших пищевые ниши бентофагов, планктофагов и хищников, а также имеющих смешанное питание [Решетников, 1980; Савваитова, 1989]. Сбалансированное в озерных экосистемах разнообразие кормовых объектов рыб, стремящееся к оптимальному использованию условий среды водоемов, приводит к образованию пика повышенной численности и биомассы кормовых объектов личинок и ранней молодежи не только весной, но и в другие сезоны года. Поэтому переход на внешнее питание личинок в крупных озерах возможен в разное время года, что делает возможным размножение экологических форм видов в разное время, изменяющееся при смене условий среды. Изменчивость условий размножения в озерах выражена не только в сроках. Некоторые экоформы и виды лососевых, не имеющие подходящего нерестового субстрата или ставшие в процессе эволюции мелкоразмерными (паляя Световидова *Salvethymus svetovidovi*, карликовая форма ишхана *Salmo ischchan* — боджак и часть гольцов рода *Salvelinus* Арктики), утратили способность закапывать икру в бугры и откладывают ее прямо на грунт [Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002].

Посленерестовая смертность у лососеобразных напрямую связана с балансом их численности и кормовой базы. У пресноводных и полупроходных видов, нагуливающих в эстуарно-прибрежной зоне (хариусы, таймени, ленки, гольцы, лосось Кларка, кумжа), этот баланс естествен, численность видов относительно невысокая, ограничена кормовой базой их ареалов и ее доступностью. Во время нерестового хода и нереста происходит уменьшение интенсивности питания или его временное прекращение. После нереста погибают только ослабленные или больные особи преимущественно старших возрастов.

Естественный баланс между численностью видов и их кормовой базой нарушился в результате формирования проходных видов лососевых. Освоение морской и океанической кормовой базы привело к значительному увеличению численности проходных рыб, для которых пищи в реках во время нерестового хода и после нереста катастрофически не хватает. Промежуточным вариантом этого процесса являются освоившие морской нагул относительно недавно микижа и семга. Идущая на нерест микижа в пресных водах питается очень слабо, а прошедший через Арктику предок семги адаптировался к полному отсутствию питания, хотя рефлекс на рыболовные приманки еще остался. Численность этих видов уже относительно высока, но на порядок меньше, чем тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Микижа и семга размножаются обычно раз в жизни, реже два раза, а доля рыб, нерестящихся 5–6 раз, чрезвычайно мала [Берг, 1934; Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002].

Максимальный дисбаланс наблюдается у представителей рода *Oncorhynchus*, которые в результате длительной эволюции освоили океаническую пищевую нишу и приобрели огромную численность. Такое обилие исключает возможность питания не только идущих на нерест рыб, но даже молоди наиболее массовых видов — горбуши и кеты. Длительная голодовка в совокупности с огромным расходом накопленной в море энергии на миграцию к нерестилищам против течения и созревание половых продуктов вызывает в организме рыб необратимый процесс дегенерации органов и приводит к неизбежной гибели. Этот процесс закреплен генетически, на что указывает, например, размножение горбуши и кеты на юге их ареала в маленьких речках, в которые рыбы входят со значительно развитыми гонадами и сразу нерестятся в нескольких километрах от моря [Смирнов, 1975]. И несмотря на малый расход энергии, они погибают.

Нерестовый ход

Как показано выше, самой архаичной экологией с весенним нерестом обладают лососевые рыбы рода *Parasalmo* тихоокеанского побережья Северной Америки, которые на протяжении всего кайнозоя были наименее подвержены влиянию прогрессирующего похолодания климата [Ушаков, Ясаманов, 1984]. Более южный из них лосось Кларка имеет прибрежный нагул и, соответственно, небольшую численность. Кроме этого, тепловодность его ареала и в море, и в реках способствует достаточно быстрому развитию гонад у идущих на нерест рыб. Поэтому нерестовый ход у этого вида очень короткий, поздней осенью-зимой из прибрежья в реки, по которым он редко поднимается выше чем на 100 км [Behnke, 1992]. Более северная и холодноводная микижа, у которой половые продукты и в море, и в реках созревают намного медленнее, а созревание идущих на нерест рыб приходится на самый холодный зимний период, вынуждена заходить в реки раньше — летом-осенью. К этому вынуждает также более раннее начало нереста из-за длительного развития отложенной икры и, видимо, увеличение численности вида, который заполняет нерестилища на расстоянии до 1600 км от устьев рек [Behnke, 1992].

В настоящее время у обоих видов рода *Parasalmo* американского побережья Тихого океана хорошо прослеживается общая закономерность — размножение и, соответственно, начало нерестового хода смещены на севере на более ранний срок [Behnke, 1992; Busby et al., 1996; Тихоокеанские благородные лососи..., 2001; и др.].

После открытия Арктического бассейна процесс адаптации обоих видов к обитанию в более холодных условиях продолжился. Результат эволюции размножения благородных лососей виден на примере экологии североатлантических семги и кумжи, полученной их предками в начале плейстоцена в Арктике. У южных популяций этих видов, оттесненных похолоданием конца плейстоцена к южной Европе, нерест происходит в зимнее время, а заход в реки — почти на год раньше [Берг, 1934; Атлантический лосось, 1998]. Биологического смысла в этом в относительно теплых регионах нет, однако эти характеристики закреплены при формировании видов и пока еще поддерживаются естественным отбором.

В наиболее северных популяциях семги и кумжи (Баренцево и Белое моря) результатом похолодания конца плейстоцена стало дальнейшее смещение нерестового хода и нереста на более ранние сроки: нерестовый ход начинается с августа, а начало размножения — с сентября следующего года. Зимнее выхолаживание побережья стало настолько сильным, что в холодный период года заход в реки стал невозможен и единый нерестовый ход, в отличие от хода в более южных популяциях, прерывается [Берг, 1934; Никольский, 1974]. При этом их разделение на осенний и весенне-летний ход не приводит к более полному освоению ресурсов в местах обитания (семга, например, в реках не питается), не обеспечивает освоение одних и тех же нерестилищ в разное время года, и удлинение нерестового сезона у этих видов не наблюдается. К тому же семга наиболее раннего хода («заледка») является опоздавшей зайти в реки поздней осенью, зимует в море перед устьями и ранней весной восполняет зимний перерыв хода. В связи с этим крайне интересно наличие в наиболее южных регионах и летнего перерыва в нерестовом ходе (кумжа Каспийского моря и сима Японского моря) из-за сильного прогрева воды в побережье и устьях нерестовых рек. Следует также учитывать молодость популяций семги и кумжи Белого, Баренцева и Балтийского морей, образовавшихся лишь в голоцене после окончания последнего оледенения. Аналогичные перерывы в нерестовом ходе имеются и у других групп рыбообразных и рыб, обитающих в экстремальных условиях (миноги, осетровые, карповые) [Берг, 1934, 1948; Казанский, 1962].

Следовательно, нет оснований считать рыб осеннего и весенне-летнего нерестового хода на севере ареала и зимне-весеннего и осеннего на юге сезонными расами. Это единый нерестовый ход с естественной очередностью захода размерно-возрастных групп и степенью зрелости их половых продуктов, временно прерванный зимним охлаждением или летним прогревом побережья и низовьев рек.

В условиях еще более продолжительной в самых холодных регионах зимы осенний нерестовый ход становится излишне энергозатратным, биологически нецелесообразным и исчезает. Остается только «ярвой» ход, сформировавшийся к настоящему времени у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Нерестовый ход и нерест ограничены холодным периодом года и в северных широтах из-за более длительного развития отложенной икры и более короткого лета начинаются раньше.

«Сезонные расы» Тихого океана

В северной части Тихого океана в качестве главного доказательства наличия сезонных рас приводится пример летней и осенней кеты, послуживший обоснованию наличия сезонных рас у лососеобразных рыб [Берг, 1934; Шмидт, 1947; Абакумов, 1961; Иванков, 1967; Никольский, 1971, 1974; Смирнов, 1975; Бирман, 1981; Глубоковский, 1995; и др.]. Становление сезонных рас предполагает наличие улучшенных условий для размножения, так как связано с более полным использованием нерестилищ и удлинением нерестового сезона [Никольский, 1980]. Трудно объяснить наличие таких условий в наиболее холодной северо-западной части Охотского моря, где совместно обитают летняя и осенняя кета и по логике должен располагаться центр их формирования. И совсем необъяснимым с точки зрения теории сезонных рас является тот факт, что первой на нерест идет мелкая летняя кета, которая размножается в нижнем течении р. Амур (как горбуша), а крупная осенняя форма поднимается позже летней вверх до 1700 км. Если бы это был единый нерестовый ход, то по биологической целесообразности, выработанной в процессе эволюции у всех проходных и полупроходных рыб, первыми должны были мигрировать крупные производители с незрелыми половыми продуктами, а затем более мелкие с гораздо более созревшими гонадами. В действительности наблюдается два отдельных нерестовых хода с естественной очередностью размерно-возрастных рыб и их зрелости.

Ситуация объясняется при рассмотрении формирования ареала кеты в плейстоцене. До похолодания конца плейстоцена у побережья Азии имела непрерывная цепь

популяций с клинальной изменчивостью эколого-морфологических характеристик, становление которых обсуждалось выше. Северные популяции адаптированы к более раннему нересту из-за длительного развития отложенной икры и к короткому нерестовому ходу вследствие более короткого теплого сезона. Кроме этого, кета северных популяций более мелкая (как и горбуша) и из-за отсутствия ключей (исключая более теплую Камчатку), вызванного развитием вечной мерзлоты, вынуждена нереститься в подрусловом потоке. Кета южных популяций размножается исключительно в зоне выхода подземных вод, более крупная и плодовитая размножается позже, поднимаясь высоко по рекам [Никольский, 1971; Шунтов, Темных, 2008]. Во время значительного и длительного похолодания конца плейстоцена, а затем и в период оледенений конца плейстоцена [Горбаренко и др., 2003; Цой и др., 2003; Плетнев, 2004, 2015] заход кеты и других проходных рыб на нерест в Охотское море был невозможен, и на огромном протяжении побережья Азии (от Японии до юго-восточной Камчатки) их популяции вымирали. С наступлением межледниковья популяции кеты и других проходных рыб с восточных побережий Японии и Камчатки вновь заселяли побережье Охотского моря, встречаясь в его северо-западном районе, где, как мы видим теперь, обитают симпатрично. Аналогичная картина наблюдается и у американского побережья, где ранние и поздние формы лососеобразных рыб (горбуша, кета, чавыча *O. tshawytscha*, микижа) образовались при похолоданиях в результате вымирания их популяций в реках юго-восточной Аляски и Британской Колумбии, стекающих с Берегового хребта. В настоящее время ранние и поздние формы этих рыб широко симпатричны во вновь заселенных ими реках этого региона [Burgner, 1991; Heard, 1991; Salo, 1991; Иванков, 1997].

Большой интерес представляет современное распределение северной и южной форм азиатской горбуши, самого многочисленного и холодноводного вида тихоокеанских лососей, значительно утратившего в процессе эволюции хоминг [Глубоковский, Животовский, 1986]. Перечисленные характеристики позволили северной форме горбуши в плейстоцене расселиться в Японское море, вытеснив из него ее южную форму. Южная горбуша сохранилась только у восточной Японии, откуда приходит на нерест в реки Хоккайдо, южных Курильских островов и южного Сахалина, а в годы высокой численности и к материковому побережью Татарского пролива [Иванков, 1997; Каев, Ромасенко, 2001; Золотухин, 2006].

В зонах совместного размножения северных и южных форм наблюдается наиболее продолжительный нерест, являющийся наложением времени нереста обеих форм. Если длительный нерест кеты в р. Амур при желании можно объяснять огромностью реки, то его длительность в реках Сахалина объяснить намного сложнее. И совершенно невозможно объяснить с этой точки зрения размножение горбуши в мелких речках южных Курильских островов (особенно о. Итуруп), в которых оно продолжается 4,0–4,5 мес. и части приходящей позже южной горбуши приходится нереститься в солоноватых эстуариях рек [Иванков, 1997; Каев et al., 2006]. Это же наблюдается и в реках побережья Северной Америки, где размножаются обе формы горбуши — северная (ранняя) и южная (поздняя) [Rouse, 1962].

Следовательно, наблюдаемые разнообразные сезонные формы лососей в Тихом океане не являются экологическими расами, сформировавшимися для наиболее полного использования пресноводных биотопов, а образованы изоляцией видовых ареалов с последующим соединением значительно различающихся групп популяций.

Во время оледенений второй половины плейстоцена районы симпатрического обитания сформировавшихся в конце плейстоцена ранних и поздних форм лососеобразных рыб снова неоднократно изолировались у побережья Азии и Северной Америки. Расселение азиатской горбуши показывает, что изоляции в основном подвергались популяции северных (ранних) форм, вытесняемые похолоданием южнее. Образующиеся изоляты имели свой нагульный ареал, время нерестового хода и в настоящее время представляют все внутривидовое многообразие лососеобразных рыб Тихого океана [Шунтов, Темных, 2008].

Заключение

Освоение новых адаптивных зон привело общего предка к дивергенции на более глубоководных *Argentiniiformes* и прибрежных *Osmeriformes* и *Salmoniformes*, все семейства которых (*Osmeridae*, *Retropinnidae* и *Salmonidae*) состоят из видов, перенесших размножение в пресные воды. Лишь 5 видов корюшковых еще нерестятся в эстуариях рек и прибрежной полосе морей. Среди размножающихся в пресных водах закапывание отложенной икры сохранилось и развилось только у лососевых рыб, получивших эту возможность вследствие значительного, по сравнению с родственными группами рыб, увеличения размеров тела в результате приобретения ими полиплоидии.

Основным фактором, влиявшим на эволюцию экологии лососеобразных рыб, было похолодание климата кайнозоя и связанное с ним изменение их кормовой базы. Этот процесс у азиатского побережья северной части Тихого океана начался намного раньше, чем у американского, и проходил намного интенсивнее.

При похолодании климата в конце олигоцена (и особенно в конце миоцена) зимнее выхолаживание побережья привело к формированию проходных видов, зимующих в море, и полупроходных, зимующих в пресных и солоноватых водах низовьев рек, эстуариев и распресненных участков морей. При дальнейшем похолодании плиоцена и плейстоцена некоторые виды полупроходных рыб утратили прибрежную часть популяций и стали полностью пресноводными.

Количество экоформ у вида зависит от богатства и доступности кормовой базы. При похолодании климата и уменьшении количества пищи исчезают проходные экоформы, а с формированием круглогодичного ледового покрова в морском побережье — и полупроходные. В пресных водах первыми исчезают ручьевые экоформы, затем речные, а более обеспеченные пищей озерные экоформы — последними. С уменьшением кормовой базы пресных вод под воздействием похолодания у лососевых происходило постепенное изменение структуры популяций: изначальное созревание в реках самцов и самок сменялось созреванием только самцов, которые при более неблагоприятной обстановке также исчезали. На этом уровне кормовой базы питания хватает только для подрастающей молодежи, которая через несколько лет уходит в море, а для видов с максимальной численностью (горбуша, кета) ее настолько мало, что их молодежь скатывается в море в первый год после выхода из бугров.

У видов с относительно небольшой численностью (в том числе у более древних лососеобразных и всех современных пресноводных форм) баланс численности видов и их кормовой базы находится в полном соответствии. В результате этого смертность естественна: после нереста погибают только ослабленные старые и больные особи. Освоение морского нагула привело к многократному увеличению численности видов и ее значительному дисбалансу с количеством пищи в пресных водах. Даже если идущие на нерест рыбы продолжают питаться (микижа), недостаток корма приводит к истощению и гибели большинства производителей. Наибольший дисбаланс наблюдается у представителей рода *Oncorhynchus*. Их численность настолько велика, что пропорциональная ей кормовая база в пресных водах практически отсутствует. Длительная голодовка при больших затратах энергии на нерестовый ход и созревание половых продуктов приводит к истощению, необратимому процессу редукции органов и функций и полной смертности производителей после нереста.

Вследствие «привязки» размножения к весенней «вспышке» кормовой базы личинок и увеличения времени развития отложенной икры в условиях похолодания климата проходные и полупроходные лососеобразные рыбы были вынуждены начинать изначальное весенний нерест раньше — зимой-весной. С начала миоцена он постепенно стал сначала зимним, а затем осенним. Начало нерестового хода в реки также смещалось с осенне-зимнего на более ранний срок — весну-лето, а затем на зиму и осень, но в условиях максимально холодного плиоплейстоцена Арктики и северо-западной

Пацифики осенне-зимний ход стал невозможен и остался весенне-летний («яровой»). В крупных озерах с более разнообразной, чем в реках, кормовой базой сроки, когда достаточно корма для перехода личинок на внешнее питание, значительно растянуты. Поэтому и нерест рыб растягивается (или смещается) на несколько сезонов.

С конца плиоцена в наиболее северных популяциях семги и кумжи в холодный период года заход в реки стал невозможен, и единый нерестовый ход разделился на осенний («озимый») и весенне-летний («яровой»). Однако это не привело к более полному освоению ресурсов места обитания, не обеспечивает освоение одних и тех же нерестилищ в разное время года, и удлинения нерестового сезона у этих видов не наблюдается. В южных регионах также имеется перерыв нерестового хода, но летний (кумжа Каспийского моря, сима юга Японского моря) из-за сильного прогрева устьев нерестовых рек. Следовательно, нет оснований считать рыб осеннего и весенне-летнего нерестового хода на севере ареала и зимне-весеннего и осеннего на юге сезонными расами. Это единый нерестовый ход, временно прерванный зимним охлаждением или летним прогревом побережья и низовьев рек.

Существовавшие вдоль северо-восточного побережья Азии популяции лососеобразных рыб с клинальной изменчивостью эколого-морфологических характеристик в конце плиоцена были широко и надолго разобщены охлаждением Охотского моря. В результате длительной изоляции рыбы северных и южных популяций настолько дивергировали, что при повторном заселении Охотского моря обитают симпатрично и в р. Амур наблюдается 2 самостоятельных нерестовых хода кеты. Аналогичная ситуация отмечается и у американского побережья, где ранние и поздние формы лососей сформировались вследствие вымирания в конце плиоцена их популяций в реках юго-восточной Аляски и Британской Колумбии. Поэтому современные сезонные формы лососей Тихого океана не являются экологическими расами и их следует рассматривать в качестве отдельных таксонов.

В эпоху оледенений конца плейстоцена часть ареала северных (ранних) форм неоднократно вытеснялась южнее и затем изолировалась тем же способом, что и в конце плиоцена. В результате образовалось современное многообразие внутривидовых форм с собственными местами нагула и временем нерестового хода.

Наиболее древняя дивергенция лососеобразных рыб произошла по способу размножения — с закапыванием отложенной икры или без этого. Это привело к освоению экологических ниш с разными биотопами и кормовой базой. Нерестящиеся в верховьях рек лососевые адаптировались к обитанию в условиях небольшого количества пищи и отсутствия планктона. Их личинки питаются бентосом, но подрастающая молодь имеет большой рот, позволяющий потреблять более разнообразную пищу. Эврифагия с рыбной составляющей способствовала также и нагулу в более широкой полосе побережья, что в свою очередь привело к освоению морского нагула с началом зимнего охлаждения прибрежных вод. Экологическая эволюция сиговых рыб значительно отличалась. Размножение в средних и нижних участках рек с откладыванием икры на грунт и более быстрый, чем у лососевых, скат личинок вниз по течению ориентирован на питание планктонными организмами. Включение в онтогенезе в пищевой рацион бентоса позволяло предковой форме сиговых занимать пищевую нишу нехищных эврифагов с небольшим ртом в низовьях рек и эстуарно-прибрежной зоне. При дальнейшей пищевой дифференциации появились специализированные планктофаги, бентофаги и единственный хищник с большим ртом — нельма. Такой эволюционный сценарий позволяет рассматривать лососевых и сиговых рыб в ранге отдельных семейств.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен рецензентам за интерес, проявленный к работе.
The author is grateful to the reviewers for their interest to the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

The author declares no conflict of interest.

Список литературы

Абакумов В.А. Сезонные расы проходных рыб // *Вопр. ихтиол.* — 1961. — Вып. 17. — С. 179–190.

Атлантический лосось : сб. статей / ред. Р.В. Казаков. — СПб. : Наука, 1998. — 575 с.

Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. — М. : Наука, 2002. — Т. 1. — 379 с.

Берг Л.С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // *Памяти академика С.А. Зернова.* — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — С. 159–172.

Берг Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // *Изв. АН СССР. Отд. математ. и естест. наук.* — 1934. — Т. 5. — С. 711–732.

Бирман И.Б. Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных лососей (Salmonidae) // *Вопр. ихтиол.* — 1981. — Т. 21, № 1. — С. 37–48.

Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д. Происхождение и развитие океана : моногр. — М. : Мысль, 1978. — 160 с.

Владимиров В.И. Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // *ДАН АрмССР.* — 1946. — Т. 4, № 4. — С. 123–128.

Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б. Начало формирования межконтинентальных связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // *Стратиграфия. Геол. корреляция.* — 2004. — Т. 12, № 2. — С. 72–89.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // *Биол. моря.* — 1986. — Т. 12, № 2. — С. 39–43.

Горбаренко С.А., Лесков В.Ю., Артемова А.В. и др. Ледовый покров Охотского моря в последнем оледенении и голоцене // *ДАН.* — 2003. — Т. 388, № 5. — С. 678–682.

Долганов В.Н. Генезис рыб отряда Salmoniformes // *Биол. моря.* — 2022а. — Т. 48, № 5. — С. 291–297. DOI: 10.31857/S0134347522050047.

Долганов В.Н. Лососеобразные (Salmoniformes): морское или пресноводное происхождение? // *Изв. ТИНРО.* — 2022б. — Т. 202, вып. 2. — С. 245–254. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-245-254. EDN: AKKVVV.

Золотухин С.Ф. Ход горбуши в реки материковой части Татарского пролива в сентябре 2006 г. // *Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей».* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 168–171.

Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю., Беляев В.А. Таймени и ленки Дальнего Востока России : моногр. — Хабаровск : ХФТИНРО, 2000. — 128 с.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 1997. — 124 с.

Иванков В.Н. О сезонных расах горбуши // *Изв. ТИНРО.* — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритограмм // *Вопр. рыб-ва.* — 2001. — Т. 2, № 4(8). — С. 638–652.

Казанский Б.Н. Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической дифференциации // *Учен. зап. ЛГУ.* — 1962. — № 311. Сер. биол. наук, вып. 48. — С. 19–45.

- Леванидов В.Я.** Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в при-токах Амура : Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — 242 с.
- Лисицын А.П.** Палеоокеанология // Океанология. Геология океана. Геологическая история океана. — М. : Наука, 1980. — С. 386–405.
- Никольский Г.В.** Структура вида и закономерности изменчивости рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1980. — 182 с.
- Никольский Г.В.** Частная ихтиология : моногр. — М. : Высш. шк., 1971. — 472 с.
- Никольский Г.В.** Экология рыб : моногр. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Парин Н.В.** Рыбы открытого океана : моногр. — М. : Наука, 1988. — 272 с.
- Плетнев С.П.** Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. — Владивосток : Дальнаука, 2004. — Ч. 1. — С. 11–22.
- Плетнев С.П.** Палеоокеанология Японского моря на раннем этапе развития // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. — 2015. — № 2. — С. 159–169.
- Решетников Ю.С.** Экология и систематика сиговых рыб : моногр. — М. : Наука, 1980. — 310 с.
- Саввантова К.А.** Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1989. — 224 с.
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.** Рыбы залива Петра Великого : моногр. — 2-е изд., испр. и доп. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — 431 с.
- Сычевская Е.К.** Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии : моногр. — М. : Наука, 1986. — 157 с. (Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции, вып. 29.)
- Сычевская Е.К.** Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // Тез. докл. 14-го Тихоокеан. науч. конгр. Комитет В. — Хабаровск, 1979. — Т. 2. — С. 113.
- Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии** : моногр. / Д.С. Павлов, К.А. Саввантова, К.В. Кузищин и др. — М. : Научный мир, 2001. — 199 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.** Дрейф материков и климаты Земли : моногр. — М. : Мысль, 1984. — 206 с.
- Цой И.Б., Терехов Е.П., Горовая М.Т. и др.** Кайнозойское осадконакопление на западном склоне Южно-Охотской котловины Охотского моря // Тихоокеанская геология. — 2003. — Т. 22, № 4. — С. 19–34.
- Цыгир В.В., Иванков В.Н.** Жилая сима *Oncorhynchus masou* из бассейна Артемовского водохранилища (Приморский край) // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, № 4. — С. 576–583.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.
- Шестаков А.В.** Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1998. — 113 с.
- Шмидт П.Ю.** Миграции рыб : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1947. — 362 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Behnke R.J.** Native trout of Western North America. — Amer. Fish. Soc., 1992. — 275 p.
- Burgner R.L.** Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.
- Busby P.J., Johnson O.W., Wainwright T.C. et al.** Status review for Oregon's Illinois River winter steelhead. — U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-10, 1996. — 85 p.
- Cavender T.M., Miller R.R.** *Smilodonichthys rastrosus*: a new Pliocene Salmonid fish from western United States : Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon. — 1972. — № 18. — 44 p.
- Everest F.H.** Ecology and management of summer steelhead in the Rouge river. — Corvallis, Or. : Oregon State University, 1973. — 48 p.
- Hart J.L.** Pacific fishes of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1973. — № 180. — 740 p.
- Heard W.R.** Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 119–230.
- Johnson G.D., Patterson C.** Relationships of lower euteleostean fishes // Interrelationships of fishes / ed. M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson. — San Diego : Academic Press, 1996. — P. 251–332.
- Kaev A.M., Chupakhin V.M., Kruchinin M.Yu.** Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands) : NPAFC. — 2006. — Doc. 977. — 18 p.

- Marinovich L., Gladenkov A.Y.** New evidence for the age of Bering Strait // *Quaternary Sci. Rev.* — 2001. — Vol. 20, Iss. 1–3. — P. 329–335. DOI: 10.1016/S0277-3791(00)00113-X.
- McAllister D.E.** A revision of the smelt family Osmeridae : *Bull. Natl. Mus. Can.* — 1963. — № 191. — 53 p.
- Nelson J.S.** *Fishes of the world.* — Third edition. — N.Y. : John Wiley & Sons, Inc., 1994. — 600 p.
- Royce W.F.** Pink salmon fluctuations in Alaska // *Symp. on pink salmon.* — Vancouver, 1962. — P. 15–36.
- Salo E.O.** Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // *Pacific Salmon Life Histories* / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 231–310.
- Smith G.R., Cossel J.** Fishes from the Late Miocene Poison Creek and Chalk Hills formations, Owyhee county, Idaho // *Idaho Mus. Nat. Hist.* — 2002. — № 37. — P. 23–35.
- Smith G.R., Swirydchuk K., Kimmel P.G., Wilkinson B.H.** Fish biostratigraphy of Late Miocene to Pleistocene sediments of the Western Snake river plain, Idaho // *Cenozoic geology of Idaho* : Idaho Bureau Mines Geol. Bull. — 1982. — № 26. — P. 519–541.
- Tomoda Y., Kodera H., Nakajima T., Yasu N.** Fossil freshwater fishes from Japan // *Tisicigarcuronaja.* — 1977. — № 14. — P. 221–243.

References

- Abakumov, V.A.,** Seasonal races of migratory fish, *Vopr. Ikhtiol.*, 1963, no. 17, pp. 179–190. *Atlantic salmon*, Kazakov, R.V., ed., St. Petersburg: Nauka, 1998.
- Atlas presnovodnykh ryb Rossii* (Atlas of Freshwater Fishes in Russia), Reshetnikov, Yu.S., ed., Moscow: Nauka, 2002, vol. 1.
- Berg, L.S.,** On the origin of trout and other freshwater salmonids, *Pamyati akademika S.A. Zernova* (In memory of Academician S.A. Zernov), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1948, pp. 159–172.
- Berg, L.S.,** Summer and winter races in anadromous fishes, *Izv. Akad. Nauk SSSR, Otd. Mat. Estestv. Nauk*, 1934, vol. 5, pp. 711–732.
- Birman, I.B.,** Marine migrations and the origin of seasonal races of anadromous salmon (Salmonidae), *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 1, pp. 37–48.
- Bogdanov, Yu.A., Kaplin, P.A., and Nikolaev, S.D.,** *Proiskhozhdeniye i razvitiye okeana* (Origin and development of the ocean), Moscow: Mysl', 1978.
- Vladimirov, V.I.,** Trout from diatom deposits of the Pliocene of Armenia, *Dokl. Armyanskoy Akad. Nauk SSSR*, 1946, vol. 4, no. 4, pp. 123–128.
- Gladenkov, A.Yu. and Gladenkov, Yu.B.,** Onset of connections between the Pacific and Arctic Oceans through the Bering Strait in the Neogene, *Stratigraphy and Geological Correlation*, 2004, vol. 12, no. 2, pp. 175–187.
- Glubokovsky, M.K.,** *Evolutsionnaya biologiya lososevykh ryb* (Evolutionary Biology of Salmonid Fishes), Moscow: Nauka, 1995.
- Glubokovskii, M.K. and Zhivotovskii, L.A.,** Population structure of pink salmon: System of fluctuating stocks, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 2, pp. 39–43.
- Gorbarenko, S.A., Leskov, V.Yu., Artemov, A.V., Tiedemann, R., Biebow, N., and Nuernberg, D.,** Ice cover of the Sea of Okhotsk during the last glaciation and holocene, *Dokl. Earth Sci.*, 2003, vol. 389, no. 2, pp. 208–211.
- Dolganov, V.N.,** The genesis of fishes from the order Salmoniformes, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2022, vol. 48, no. 5, pp. 303–308. doi 10.1134/s1063074022050157
- Dolganov, V.N.,** Salmoniformes: a marine or freshwater origin?, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2022, vol. 48, no. 7, pp. 541–546. doi 10.1134/s1063074022070033
- Zolotukhin, S.F.,** The course of pink salmon in the rivers of the mainland of the Tatar Strait in September 2006, in *Byull. N 1 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 1 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, pp. 168–171.
- Zolotukhin, S.F., Semenchenko, A.Yu., and Belyaev, V.A.,** *Taymeni i lenki Dal'nego Vostoka Rossii* (Taimen and Lenki of the Far East of Russia), Khabarovsk: KhFTINRO, 2000.
- Ivankov, V.N.,** *Izmenchivost' i mikroevolutsiya ryb* (Variability and microevolution of fish), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1997.
- Ivankov, V.N.,** On seasonal races of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 143–151.
- Kaev, A.M. and Romasenko, L.V.,** Differentiation of spatial and temporal groups of pink salmon of the Sakhalin-Kuril region based on the study of scleritograms, *Vopr. Rybolov.*, 2001, vol. 2, no. 4(8), pp. 638–652.

- Kazansky, B.N.**, Experimental analysis of the seasonality of reproduction of Volga sturgeon in connection with the phenomenon of intraspecific biological differentiation, *Uchenye Zapiski Leningrad. Gos. Univ.*, 1962, no. 311, Ser. biol. nauk, vol. 48, pp. 19–45.
- Levanidov, V.Ya.**, The reproduction of Amur salmon and the forage supply of their juveniles in the tributaries of the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67.
- Lisitsyn, A.P.**, Paleooceanology, in *Okeanologiya. Geologiya okeana. Geologicheskaya istoriya okeana* (Oceanology. Geology of the ocean. Geological history of the ocean), Moscow: Nauka, 1980, pp. 386–405.
- Nikolsky, G.V.**, *Struktura vida i zakonmernosti izmenchivosti ryb* (Structure of the species and patterns of variability of fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1980.
- Nikolsky, G.V.**, *Chastnaya ikhtiologiya* (Private ichthyology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1971.
- Nikolsky, G.V.**, *Ekologiya ryb* (Ecology of fish), Moscow: Vysshaya Shkola, 1974.
- Parin, N.V.**, *Ryby otkrytogo okeana* (Fishes of the Open Ocean), Moscow: Nauka, 1988.
- Pletnev, S.P.**, Geological development of Sakhalin Island, in *Flora and fauna of Sakhalin Island*, Vladivostok: Dal'nauka, 2004, pt 1, pp. 11–22.
- Pletnev, S.P.**, Paleooceanology of the Sea of Japan at early stage of evolution, *Geology and Mineral Resources of World Ocean*, 2015, no. 2, pp. 159–169.
- Reshetnikov, Yu.S.**, *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* (Ecology and systematics of whitefishes), Moscow: Nauka, 1980.
- Savaitova, K.A.**, *Arkticheskiye gol'tsy (struktura populyatsionnykh sistem, perspektivy khozyaystvennogo ispol'zovaniya)* (Arctic char (structure of population systems, prospects for economic use)), Moscow: Agropromizdat, 1989.
- Smirnov, A.I.**, *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.
- Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M.**, *Ryby zaliva Petra Velikogo* (Fishes of Peter the Great Bay), Vladivostok: Dal'nauka, 2011.
- Sychevskaya, E.K.**, *Presnovodnaya paleogenovaya ikhtiofauna SSSR i Mongolii* (Freshwater Paleogene ichthyofauna of the USSR and Mongolia), Moscow: Nauka, 1986.
- Sychevskaya, E.K.**, Freshwater fish from the Neogene deposits of Primorye, in *Tezisy dokl. 14-go Tikhookean. nauch. kongr. Komitet V* (Proc. 14th Pacific. Sci. Congr., Committee V), Khabarovsk, 1979, vol. 2, p. 113.
- Tikhookeanskiye blagorodnyye lososi i foreli Azii* (Pacific noble salmon and trout of Asia), Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Pavlov, S.D., Mednikov, B.M., and Maksimov, S.V., Moscow: Nauchny mir, 2001.
- Ushakov, S.A. and Yasamanov, N.A.**, *Dreyf materikov i klimaty Zemli* (Continental drift and climates of the Earth), Moscow: Mysl', 1984.
- Tsoy, I.B., Terekhov, Ye.P., Gorovaya, M.T., Shastina, V.V., and Mozherovskiy, A.V.**, Cenozoic sedimentation on the western slope of the Yuzhno-Okhotsk Basin, Sea of Okhotsk, *Russian Journal of Pacific Geology*, 2003, vol. 22, no. 4, pp. 19–34.
- Tsygir, V.V. and Ivankov, V.N.**, The freshwater masu *Oncorhynchus masou* from the Artemovsk reservoir basin (the Maritime Province of the USSR Pacific coast), *Vopr. Ikhtiol.*, 1987, vol. 27, no. 4, pp. 576–583.
- Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V.**, *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.
- Shestakov, A.V.**, Biology of Juvenile Whitefishes, Vladivostok: Dal'nauka, 1998.
- Schmidt, P.Yu.**, *Migratsii ryb* (Migrations of fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1947.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskiye lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskiye lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.
- Behnke, R.J.**, Native trout of Western North America, *Amer. Fish. Soc.*, 1992.
- Burgner, R.L.**, Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds, Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 3–117.
- Busby, P.J., Johnson, O.W., Wainwright, T.C., Waknitz, F.W., and Waples, R.S.**, Status review for Oregon's Illinois River winter steelhead, U.S. Dep. Commer., *NOAA Tech. Memo*, NMFS-10, 1996.
- Cavender, T.M. and Miller, R.R.**, *Smilodonichthys rastrosus*: a new Pliocene Salmonid fish from western United States, *Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon*, 1972, no. 18.

Everest, F.H., *Ecology and management of summer steelhead in the Rouge river*, Corvallis, Or.: Oregon State University, 1973.

Hart, J.L., Pacific fishes of Canada, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1973, no. 180.

Heard, W.R., Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 119–230.

Johnson, G.D. and Patterson, C., Relationships of lower euteleostean fishes, *Interrelationships of fishes*, Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D., ed., San Diego: Academic Press, 1996, pp. 251–332.

Kaev, A.M., Chupakhin, V.M., and Kruchinin, M.Yu., Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands), *NPAFC*, 2006, doc. 977.

Marincovich, L. and Gladenkov, A.Y., New evidence for the age of Bering Strait, *Quaternary Sci. Rev.*, 2001, vol. 20, no. 1–3, pp. 329–335. doi 10.1016/S0277-3791(00)00113-X

McAllister, D.E., A revision of the smelt family Osmeridae, *Bull. Natl. Mus. Can.*, 1963, no. 191.

Nelson, J.S., *Fishes of the world*, 3rd ed., New York: John Wiley & Sons, Inc., 1994.

Royce, W.F., Pink salmon fluctuations in Alaska, in *Symp. on pink salmon*, Vancouver, 1962, pp. 15–36.

Salo, E.O., Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 231–310.

Smith, G.R. and Cossel, J., Fishes from the Late Miocene Poison Creek and Chalk Hills formations, Owyhee county, Idaho, *Idaho Mus. Nat. Hist.*, 2002, no. 37, pp. 23–35.

Smith, G.R., Swirydchuk, K., Kimmel, P.G., and Wilkinson, B.H., Fish biostratigraphy of Late Miocene to Pleistocene sediments of the Western Snake river plain, Idaho, *Cenozoic geology of Idaho: Idaho Bureau Mines Geol. Bull.*, 1982, no. 26, pp. 519–541.

Tomoda, Y., Kodera, H., Nakajima, T., and Yasu, N., Fossil freshwater fishes from Japan, *Tsicigarcuronaja*, 1977, no. 14, pp. 221–243.

Поступила в редакцию 7.02.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 7.02.2024; approved after reviewing 12.04.2024;
accepted for publication 5.06.2024*