

Л. С. ГЛИКМАН, С. М. КОНОВАЛОВ, О. А. РАССАДНИКОВ

НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ
ХОНДРОКРАНИУМА ЛОСОСЕЙ РОДОВ *SALVELINUS*, *SALMO* И
ONCORHYNCHUS

(Представлено академиком Б. С. Соколовым 16 I 1973)

В ряду голец — кунджа — микижа — горбуша — нерка — кижуч — кета — чавыча * четко прослеживается тенденция к максимальному укрытию мозга от воздействия внешней среды. Если у гольца и кунджи благодаря наличию крупных дорсальных фонтанелей мозг защищен лишь жировой подушкой, которую сверху покрывают лобные кости, то у кеты и чавычи между жировой подушкой и лобными костями имеется толстый слой хряща. Помимо этого, в указанном ряду уменьшаются выходные отверстия черепных нервов (особенно обонятельных). Одновременно четко выражена тенденция к редукции фонтанелей в обонятельной части черепа. Кроме того, в ряду голец — чавыча прослеживается резкое увеличение массивности покровных и висцеральных костей и тенденция к большей разветвленности сейсмочувствительных каналов. Таким образом, укрытие мозга от внешней среды идет как за счет усиленного развития хряща и ликвидация фонтанелей, так и за счет резкого разрастания костной ткани.

Подобная тенденция в развитии черепа лососевых обусловлена многими причинами и возможно дальностью и сложностью миграций, которые особенно протяженны у последних представителей ряда. Те же причины, вероятно, обуславливают развитие сейсмочувствительной системы.

Из сказанного следует, что наличие тех или иных фонтанелей, их форма и величина, а также степень массивности хрящевого черепа и покровных костей — признаки весьма важные для классификации лососей. То же следует отнести к соотношению между обонятельным, зрительным, мозговым черепом, к форме и величине орбит, величине отверстия для выхода обонятельного нерва и т. д., так как все эти признаки непосредственно отражают особенности развития мозга и органов чувств. Существует два главных различия в хондрокраниуме родов *Salmo* L. и *Oncorhynchus* Suckley по сравнению с наиболее примитивным родом этого ряда *Salvelinus* Richardson.

1. Наличие у рода *Salvelinus* медиального ряда фонтанелей, расположенных впереди от переднелобных костей. Этот ряд отсутствует у других *Salmonidae*.

2. Мозговой череп у рода *Salvelinus* намного ниже, чем у других *Salmonidae*. Высота черепа в его затылочной части значительно меньше, чем его ширина, в то время как у других *Salmonidae* она лишь немного меньше или равна или даже немного больше ширины. (рис. 1а). В отличие от рода *Oncorhynchus*, у родов *Salvelinus* и *Salmo* дорсальные фонтанели значительно крупнее и имеют округлую форму. У них крупнее орбиты и заметно крупнее выходы для обонятельных нервов.

В ходе исследований выяснилось, что, вопреки общепринятому мнению (¹, ²), у половозрелых нерки и горбуши постоянно присутствуют дорсаль-

* *Salvelinus alpinus* — *S. leucomaenis* — *Salmo mykiss* — *Oncorhynchus gorbuscha* — *O. nerka* — *O. kisutch* — *O. keta* — *O. tshawytscha*.

ные фонтанели (просмотрено около 1000 черепов нерки, 8 черепов горбуши р. Камчатки из района оз. Азабачьего (рис. 1 б, в, г)). Между тем этот признак считается основным при отделении рода *Oncorhynchus* от рода *Salmo* ⁽¹⁾. Нами же были подтверждены данные Чернавина ⁽³⁾, согласно которым у кеты и чавычи и, кроме того, по нашим данным, у кижуча фонтанели у взрослых форм отсутствуют (рис. 1з). Это, а также ряд

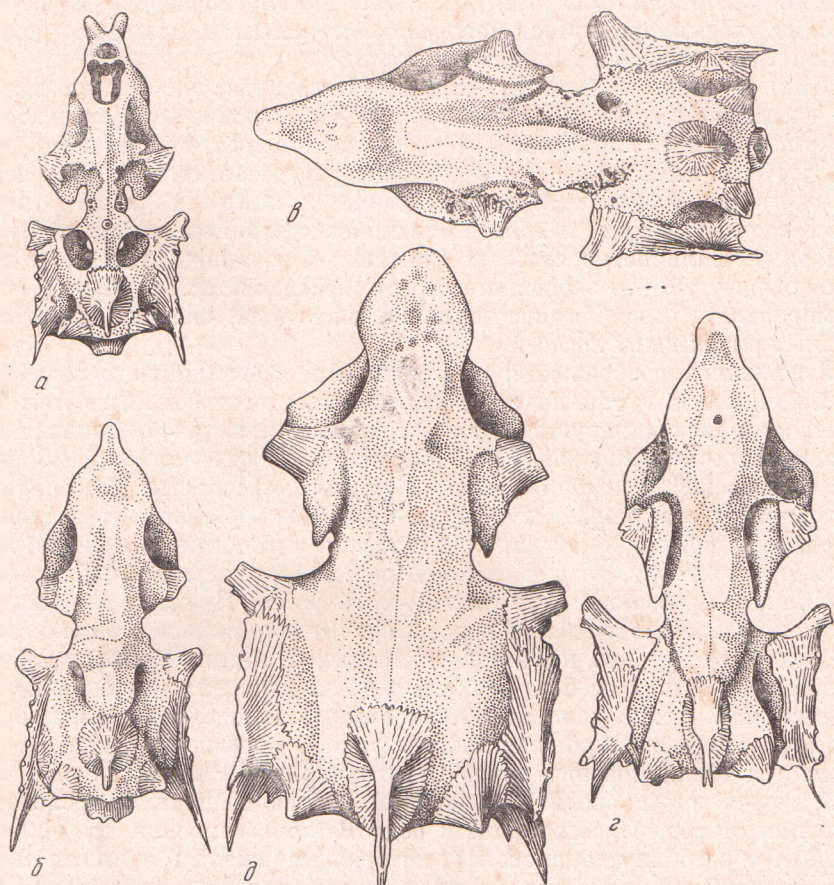


Рис. 1. Хондрокраниумы: а — самца проходного гольца р. Камчатки (тонкая хрящевая перемычка между двумя постростральными фонтанелями повреждена при препаровке); б — самки горбуши, в — самки нерки, г — самки кижуча, д — самки чавычи. Вид сверху

других признаков, которые сближают горбушу и нерку с родами *Salmo* и *Salvelinus* и отделяют их от кижуча, кеты и чавычи, дают основание для выделения последних трех видов в особый род *Paraoncorhynchus* gen. n. Что касается симы, то согласно Таранцу ⁽⁴⁾, у речных самцов также присутствуют фонтанели и потому впредь до специальных исследований ее условно можно относить к роду *Oncorhynchus*.

Род *Paraoncorhynchus* gen. n.

Типовой вид — *Salmo tschawytscha* Walbaum, 1792

С о с т а в: *P. tschawytscha*, *P. keta*, *P. kisutsch*.

Д и а г н о з. Передний край *supraoccipitale* прямой. *Basisphenoideum* широкий и мощный, прочно прикрепленный к черепу. Этмоидный отдел на уровне выхода обонятельных нервов широкий. У взрослых экземпляров дорсальные фонтанели отсутствуют. Мост между обонятельным и мозговым черепом короткий.

В остальном, как *Oncorhynchus* (см. диагнозы у Чернавина (^{5, 6})). Сравнение. В отличие от рода *Paraoncorhynchus*, у рода *Oncorhynchus* передний край supraoccipitale, подобно *Salmo* и *Salvelinus*, округлый. Basisphenoideum, подобно *Salmo* и *Salvelinus*, сравнительно узкий и слабый, легко отделяется при препаровке. Этмоидный отдел на уровне выхода обонятельных нервов, как у *Salmo* и *Salvelinus*, сравнительно узкий. Дорсальные фонтанели присутствуют. Они имеют щелевидную форму у взрослых экземпляров. Мост между обонятельным и мозговым черепом у *Salmo* и *Salvelinus* сравнительно длинный.

Итак, в ряду *Salvelinus* — *Salmo* — *Oncorhynchus* — *Paraoncorhynchus* род *Oncorhynchus* занимает промежуточное положение между *Salmo* и *Paraoncorhynchus*. Максимальное развитие хрящевого и костного черепов у рода *Paraoncorhynchus*, а также утрата представителями рода дорсальных фонтанелей (взрослые формы) свидетельствуют в пользу того, что род *Paraoncorhynchus* наиболее специализированный и продвинутый в этом ряду. Наличие дорсальных фонтанелей у молоди кижуча и чавычи подтверждает то, что эволюция лососей последовательно шла в сторону формирования рода *Paraoncorhynchus*, как рода, завершающего эволюционный ряд высших лососей.

Изложенные соображения о направлении эволюционного развития лососей как нельзя лучше подтверждаются их онтогенезом. При этом наблюдается четкая рекапитуляция анцестральных признаков, сходных с признаками взрослых предков. Уже Чернавин (^{3, 7}) отмечал наличие дорсальных фонтанелей у молоди чавычи. Крупные дорсальные фонтанели круглой формы, характерные для родов *Salvelinus* и *Salmo*, мы наблюдали у молоди как чавычи, так и кижуча и нерки. У годовалого кижуча, помимо этого, присутствует, хотя и слабо выраженный, характерный для родов *Salvelinus* и особенно *Salmo* раздвоенный роstr. Принципиальные различия между представителями родов *Salvelinus* и *Salmo*, с одной стороны, и родов *Oncorhynchus* и *Paraoncorhynchus*, с другой, появляются на конечных этапах морфогенеза этих последних. Различия выражаются в увеличении массы хряща во всех трех отделах хрящевого черепа, а также сильном развитии покровных костей. Однако морфологические преобразования при возникновении родов *Oncorhynchus* и *Paraoncorhynchus*, вероятно, нельзя только сводить к анаболии. В свою очередь, морфологическая эволюция от рода *Oncorhynchus* к роду *Paraoncorhynchus*, возможно, шла главным образом путем анаболии, которая выражалась в заметном увеличении хряща и кости в черепе, что сопровождалось максимальной изоляцией мозга (ликвидация рудиментарных дорсальных фонтанелей, сужение отверстий черепных нервов и т. д.).

Институт биологии моря
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Поступило
2 V 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. С. Берг, 1955. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 20, 7 (1955). ² G. A. Rounsefell, Bull. Fish and Wildlife Serv., 62, 235 (1962). ³ V. V. Tchernavin, Trans. Zool. Soc. London, 24, 2, 103 (1938). ⁴ А. Я. Таранец, Изв. Тихоокеанск. н.-и. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 12, 5 (1937). ⁵ В. Чернавин, Изв. Отд. прикл. ихтиол. сельскохозяйств. учит. комит., 1 (1918). ⁶ В. Чернавин, Журн. Петроградск. агрономич. инст., 3, 4 (1924). ⁷ V. Tchernavin, Proc. Zool. Soc. London, 108B, 347 (1938).