

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

**СТРУКТУРА
ВИДА
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
РЫБ**

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

**СТРУКТУРА
ВИДА
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
РЫБ**

МОСКВА
«ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ»
1980

ББК 47.2
Н 64
УДК 575.597.5

Никольский Г. В.

Структура вида и закономерности изменчивости рыб. — М.: Пищевая пром-сть, 1980. — 184 с.

В книге рассмотрены структура вида и закономерности изменчивости рыб, знание которых способствует решению важных рыбохозяйственных проблем, в том числе рациональной эксплуатации стад промысловых рыб, определению промысловой нагрузки на отдельные экологические формы, построению экосистем, наиболее эффективно использующих естественные корма, проведению селекционных работ на рыбоводных заводах с дикими стадами рыб.

Таблиц 17. Иллюстраций 6. Список литературы 314 названий.

Рецензент Г. Д. ПОЛЯКОВ

Спецредактор Г. Д. ПОЛЯКОВ

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Предлагаемая вниманию читателей книга представляет собой посмертное издание последнего крупного сочинения Г. В. Никольского — ученого с мировым именем, которого с полным основанием можно назвать главой школы ихтиологов экологического направления. Им написаны такие широко известные книги, как «Частная ихтиология», «Экология рыб», «Теория динамики стада рыб» и многие др. Эти книги, неоднократно издававшиеся в Советском Союзе и ряде зарубежных стран, служат настольными пособиями ихтиологам; на них воспитывались и продолжают воспитываться ученые и практические деятели рыбного хозяйства.

Г. В. Никольский не ограничивался рамками своей специальности; он живо интересовался общебиологическими проблемами и в первую очередь проблемой вида, видообразования и изменчивости организмов. Им была выдвинута и обоснована идея взаимосвязи величины и характера изменчивости организмов с условиями жизни, создана классификация внутривидовых форм и выявлены особенности внутривидовой структуры рыб, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам. Эти и некоторые другие общебиологические представления Г. В. Никольского обобщены в его последнем сочинении.

Не все биологические концепции Г. В. Никольского могут быть названы общепризнанными. Часть из них, в первую очередь представления об изменчивости организмов, вызвали в свое время оживленную дискуссию; вероятно некоторым ученым покажутся спорными отдельные теоретические выводы Г. В. Никольского, содержащиеся и в данной книге. К сожалению, он сам уже не сможет ответить на возможные возражения, но редактор, конечно, не имел права изымать или как-то подправлять соответствующие места рукописи. Отме-

тим все же, что некоторые из имеющих место или могущих вновь возникнуть споров основаны, по-видимому, на недоразумениях. Говоря о прямой связи изменчивости рыб с условиями жизни, Г. В. Никольский явно имел в виду «обратимую» внутривидовую изменчивость, в основе которой лежат широкие «нормы реакции» организмов на неустойчивые жизненные факторы. Все изменения организмов в границах видовых «норм реакции», конечно же, являются одновременно наследственными, когда соответствующие условия жизни повторяются, и ненаследственными, когда эти условия исчезают. Едва ли Г. В. Никольский выдвинул бы и активно защищал представление о необратимости процесса видообразования и о качественных «скачкообразных» различиях между отдельными видами, если бы он допускал, что условия жизни способны самым непосредственным, прямым воздействием «лепить» все признаки новых видов, которые никогда не могут снова превратиться в старые.

Говоря о неправомочности противопоставления фенотипической изменчивости генотипической, Г. В. Никольский по существу дела лишь утверждает то, что фенотип — это весь живой организм со всеми присущими ему признаками и свойствами, к числу которых, несомненно, должны относиться и реально существующие, вполне материальные структуры и функции, обеспечивающие организму возможность жить и развиваться, оставаясь самим собой, и давать подобное себе потомство. Вопросы же о необходимости подразделения фенотипической изменчивости на генотипическую и модификационную (паратипическую по терминологии генетиков) Г. В. Никольский в данной книге вообще не касается.

Однако думается, что основное содержание и значение новой книги Г. В. Никольского заключается не в том, что в ней обсуждаются упомянутые выше и некоторые другие спорные теоретические вопросы, а в том, что в ней дан превосходный, четко систематизированный и обоснованный огромным фактическим материалом обзор внутривидовых форм рыб, показана связь изменчивости и внутривидовой структуры этих животных с условиями жизни и принадлежностью их к разным фаунистическим комплексам, а также с непрерывно усиливающимся антропогенным воздействием. Соответствующие выводы автора имеют не только важное теоретическое, но и практическое значение, так как дают биологическое обоснование организации рационального, высокоэффективного рыбного хозяйства на морях и внутренних водоемах. В связи с этим данная книга, нам кажется, будет встречена с большим интересом широким кругом специалистов рыбной промышленности, а также учащимися высших учебных заведений.

Г. Д. Поляков

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Какую бы проблему не разрабатывал биолог, он имеет дело с особями, принадлежащими к тем или иным видам животных, растений или микроорганизмов и обладающими свойствами этих видов. Поэтому очень важно, что вкладывается биологом в понятие «вид», каковы свойства, структура и динамика вида в органическом мире. В трактовке проблемы вида сталкиваются различные точки зрения, опирающиеся на разную методологию. От того, как биолог понимает вид — как объективную реальность или как понятие, введенное для удобства, — и как оценивает видовые признаки и свойства, законы жизни вида, в очень большой степени зависит решение поставленных перед ним задач.

Занимаясь проблемами экологии рыб и разрабатывая биологические основы рыбного хозяйства, автор повседневно сталкивался с теми или иными вопросами проблемы вида и пытался их осмыслить.

В отечественной биологии проблема вида всегда занимала важное место, и автор глубоко убежден, что мысли, высказанные корифеями отечественной биологии, играют и еще долго будут играть важнейшую роль в разработке проблемы вида. Из отечественных произведений, которые, по убеждению автора, отражают прогрессивную линию в трактовке этой проблемы, в первую очередь необходимо отметить работы К. Ф. Рулье — основоположника московской зоологической школы.

Огромное влияние на автора оказали работы Н. А. Северцова, особенно предисловие к его книге «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855 цит. по 1950) и произведение А. П. Семенова-Тян-Шанского «Таксономические границы вида и его подразделения» (1910).

Московская зоологическая школа, воспитанная на традициях К. Ф. Рулье и Н. А. Северцова, сделала многое для разработки проблемы вида. Ее представители, где бы они не трудились, сохранили основные прогрессивные взгляды своих учителей — биологичность и исторический подход к рассмотрению природных явлений.

Автору представляется, что для разработки проблемы вида наиболее важное значение имели произведения Б. М. Житкова «Возрастная изменчивость и эволюция» (1922), В. В. Васнецова «Целостность экологии вида у рыб» (1953), Д. Н. Кашкарова «Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки» (1939), Л. С. Берга «О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников» (1962), С. Г. Крыжановского «О видообразовании» (1953) и др. Из работ ботаников по проблеме вида большое влияние на автора оказало произведение Н. И. Вавилова «Линнеевский вид как система» (1931). Конечно, это не значит, что можно безоговорочно принимать все положения, высказанные в перечисленных выше и многих других произведениях выдающихся русских биологов, но они содержат то прогрессивное, что объединяет представителей русской зоологической школы, а именно биологичность представлений и стремление рассматривать явления жизни в их развитии. В настоящее время, когда активно выступает редуccionизм, отрицающий специфичность биологической формы движения материи, считающий, что детальное изучение частей позволит получить исчерпывающее представление о целом, для нас зоологов особенно важно сохранить прогрессивные традиции отечественной зоологической школы, которая всегда утверждала, что живое — есть живое.

Естественно, что излагаемые ниже взгляды сформировались у автора не сразу. Они явились плодами дружеских (порой горячих) дискуссий между В. В. Васнецовым, С. Г. Крыжановским и автором. Конечно, наши взгляды не стали одинаковыми, но эти дискуссии позволили, как считает автор, выработать диалектическое понимание природных процессов развития живого как единства и борьбы противоположностей.

Пожалуй, первой работой, написанной на этой основе, была работа В. В. Васнецова «Экологические корреляции» (1938), позднее опубликованная в расширенном и переработанном виде в «Очерках по общим вопросам ихтиологии» под заглавием: «Целостность экологии вида у рыб» (1953). В этом новом издании В. В. Васнецов критически рассмотрел некоторые свои ошибки, в частности показал неправильность отрыва среды от организма и отождествления окружающего мира, в котором организм живет, с его средой, т. е. указал на относительность, специфичность среды для организма, популяции, вида. В серии последующих работ автор стремился развить эту точку зрения, представляющуюся ему единствен-

но правильной, отражающей объективные закономерности природы. Не менее важное значение имели сложившиеся у нас представления о закономерности онтогенеза как приспособительного процесса, позднее обобщенные С. Г. Крыжановским в его статье «Теоретические основы эмбриологии» (1950).

Нельзя не отметить того влияния, которое оказали на автора взгляды его учителя Б. М. Житкова, кратко изложенные в брошюре «Возрастная изменчивость и эволюция» (1922). О теоретических взглядах Б. М. Житкова сказано также в работе автора (Никольский, 1973).

Наука развивается, и многое из того, что было написано раньше, устаревает, требует переоценки, но забывать сделанное нашими учителями и выдавать их взгляды за новое, это хуже, чем заставлять науку топтаться на месте. Наука, в частности ихтиология, развивается в непрерывной борьбе мнений; наряду с правильными тенденциями возникают и ошибочные, которые нередко на какой-то срок становятся господствующими, сбивают исследователя с правильного пути. Только тот не ошибается, кто ничего не делает — это общее положение полностью применимо к науке. Однако важно, чтобы допущенные ошибки не превращались в догму и не тормозили развитие науки в целом.

Биология располагает новой техникой, новыми методами исследований, позволившими сделать ряд важных обобщений, превратить в факты то, что раньше было лишь предположением, сформулировать новые гипотезы. Но одновременно выявились и две неправильные тенденции. Об одной из них очень хорошо написал один из крупнейших современных биохимиков Э. Чаргафф, который предостерегал от постановки исследований не для проверки вновь родившейся гипотезы, а только ради использования новой техники, стремления показать свою «прогрессивность». «Стремление быть всегда «на гребне волны» несовместимо с поисками истины о природе, а эти поиски и есть наука», — говорил Э. Чаргафф (1976, с. 46).

Как представляется автору, вторая, в какой-то мере связанная с первой, сугубо неправильная тенденция — это забвение специфики биологического явления, уверенность в том, что при помощи методов физики, химии и математического моделирования можно решить все биологические вопросы. Это снимает специфику биологии как науки.

В своих исследованиях автор стремился возможно полнее использовать материалы, полученные при помощи современных методик, например в биохимии и молекулярной генетике, но всегда пытался осмыслить такие материалы критически с экологических позиций.

В настоящей работе автор хотел обобщить свои представления о проблеме вида и изменчивости рыб, частично высказанные ранее в ряде журнальных статей и брошюр, попытался рассмотреть накопленный в ихтиологии материал об истории существования отдельных видов, их стабильности и динамики. В связи с тем что в книге «Теория динамики стада рыб» (Никольский, 1965, 1969, 1974) рассмотрены вопросы воспроизводства, роста и убыли стад промысловых рыб, т. е. основные закономерности существования популяций, в совокупности слагающих виды как открытые саморегулирующиеся системы следующего, более высокого ранга, в настоящей книге автор касается этих вопросов лишь попутно, считая, что особое внимание необходимо уделить закономерностям изменчивости рыб как видовому приспособлению. Это сделано потому, что подход к рассмотрению изменчивости видовых признаков и свойств не как к чисто случайному явлению, а как к видовой адаптации, обеспечивающей жизнь популяций, слагающих вид, в меняющихся условиях среды, по мнению автора, имеет решающее значение для понимания закономерностей существования видов и решения народнохозяйственных проблем, в первую очередь связанных с повышением продуктивности биосферы. Совершенно естественно, что рассмотрение вида изолированно, вне взаимодействия с другими видами, не позволяет составить достаточно полной картины его существования. Поэтому автор рассматривает также вопросы, связанные с существованием экосистемы в целом и роли отдельных входящих в нее видов. Рассматривая закономерности, которым подчиняются распределение, жизнь и динамика фаун рыб, автор вынужден был коснуться и общих закономерностей формирования фаунистических комплексов и характера взаимоотношений между ними в смешанных по своему происхождению фаунах.

Всякое осмысливание любых природных закономерностей, хочет того исследователь или нет, осуществляется на основе определенной методологии, определенного представления об общих законах движения материи. В связи с этим автор считал необходимым включить в свою работу главу, посвященную методологическим вопросам проблемы вида.

Разработка проблемы вида и изменчивости рыб имеет не только теоретическое, но и первостепенное рыбохозяйственное значение как для организации правильной эксплуатации популяций промысловых видов, так и для обеспечения их воспроизводства. Очень большое значение проблема вида и особенно правильное понимание взаимоотношений между видами имеют при подборе поликультуры в товарном рыбоводстве, при формировании наиболее продуктивных экосистем, проведении меллиоративных и акклиматизационных мероприятий. В связи с этим автор стремился акцентировать внимание

на тех вопросах, решение которых имеет большое значение для разработки рыбохозяйственных проблем.

Работая над настоящей рукописью, автор ни в коей мере не предполагал дать общий обзор состояния проблемы вида и изменчивости (это совершенно особая, большая задача), а излагает лишь свои представления, привлекая там, где это необходимо, литературные источники. В качестве примеров тех или иных положений, кроме фактов, почерпнутых из литературы, автор использовал как собственные, опубликованные и неопубликованные материалы, так и материалы своих товарищей по кафедре ихтиологии Московского государственного университета и лаборатории экологии низших позвоночных Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР.

Очень большое значение для автора имело и обсуждение отдельных вопросов проблемы вида как с отечественными учеными, так и с зарубежными. Автор признателен своим коллегам из отдела рыб Британского музея естественной истории за ценные критические замечания и за предоставленную возможность в течение ряда лет пользоваться библиотекой Британского музея. В спорах рождается истина, и любая критическая статья и критическое замечание, если только они преследуют научные цели и не связаны с сознательным искажением взглядов критикуемого, всегда полезны, поэтому автор глубоко признателен всем тем, кто способствовал выполнению этой работы.

ПОНЯТИЕ ВИДА В ИХТИОЛОГИИ

Треска — это рыба определенного вида — *Gadus morhua* L., характеризующаяся определенными признаками и свойствами. Стада трески воспроизводятся, мигрируют и нагуливаются в морях Северной Атлантики и северной части Тихого океана, составляя значительную часть биомассы рыб бо-реальной зоны океана. Эту треску вылавливали неолитический человек, живший на побережье Норвегии, Мурмана и Охотского моря 4—6 тысячелетий тому назад, а также скандинавы в средневековье и поморы в прошлом столетии. Эту же треску ловят в настоящее время мощными траулерами в Баренцевом и Норвежском морях, в районе Ньюфаундленда и в северной части Тихого океана.

Мелкая карликовая форма трески, обитающая в фиордах, заливах Баренцева и Норвежского морей, а также в Белом море, не совершает далеких перемещений, а крупная более быстро растущая треска совершает далекие миграции в Северной Атлантике и северной части Тихого океана. Балтийская — *G. morhua* f. *hiemalis* Taliev, тихоокеанская — *G. m. macrocephalus* Til и североатлантическая треска — *G. m. morhua* L. также несколько различаются как по строению, так и по образу жизни, но принадлежат к одному виду рыб.

Чем же характеризуется вид рыбы, как, пожалуй, и виды большинства других организмов? Вид, как и любая другая таксономическая категория, — это единая по своему происхождению группа, возникшая от одной предковой группы монофилетически, а не конвергентно. Под монофилией мы понимаем происхождение вида не от нескольких, а только от одного предкового вида. Новый вид возникает один раз в истории Земли от какой-либо из популяций предкового вида, попавшей в новые условия жизни. Приспособление к этим но-

вым условиям и приводит к возникновению нового вида. В ихтиологии не известно случаев возникновения одного и того же вида от разных, так же как не известно случаев повторного возникновения одного и того же вида. Поскольку процесс видообразования определяется как особенностями исходного вида, от которого происходит новый вид, так и теми условиями, в которых оказался старый вид, т. е. вытекает из единства внешнего и внутреннего, настоящего и прошлого, постольку видообразование — необратимый процесс и полифилия, т. е. возникновение одинакового от разного, невозможно (Крыжановский, 1953).

Вид — это общность особей, характеризующаяся, как и другие таксономические категории, наличием у этих особей определенных черт сходства в строении, отправлениях функций органов и образе жизни. Вид, как и любая другая таксономическая группировка, занимает определенную область распространения (ареал) и местообитания в пределах ареала, соответствующие структуре и образу жизни особей, слагающих вид, к условиям которых он приспособлен.

Ареал большинства рыб не является сплошным. Например, харнус *Thymallus thymallus* (L.) держится вблизи от перекатов и избегает застойных участков рек. Он отсутствует в реках с замедленным течением и в эвтрофных озерах. То же относится и к морским рыбам, например виды родов *Pomacentrus* и *Amphiprion* приурочены в своем распространении к коралловым рифам и отсутствуют в открытых пространствах морей. Однако под прерывистым распространением мы понимаем такое, когда ареал разорван на области, удаленные друг от друга на значительные расстояния, причем нередко в промежутке между этими областями распространения имеются участки, пригодные для жизни данного вида. Примером хорошо известных прерванных ареалов может служить ареал видов *Syrpinus carpio* L. и *Rhodeus sericeus* (Pall), обитающих, с одной стороны, в Понта-Арало-Каспийской зоогеографической подобласти, а с другой — в бассейне Амура и отсутствующих в Сибири. Белокорый — *Hippoglossus hippoglossus* (L.) и черный — *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb) палтусы водятся как в Северной Атлантике, так и в северной части Тихого океана и отсутствуют в Арктике.

Ареалы многих видов нестабильны и меняются необратимо или обратимо с различной периодичностью. В периоды потеплений сом — *Silurus soldatovi* Nik. et Soin и некоторые другие тепловодные рыбы спускаются вниз почти до лимана Амура, а в периоды похолоданий, видимо, не идут ниже Болони. Сарган — *Belone belone acus* Risso в годы потеплений доходит иногда до мыса Канин Нос, а в годы похолоданий в Баренцевом море вообще отсутствует (Берг, 1953). Динамика ареала некоторых видов носит сезонный характер. Например,

виды сельдей *p. caspialosa*, населяющие Каспий, на зиму уходят из Северного Каспия и концентрируются в Южном. Сардина-иваси — *Sardinops sagax melanosticta* (Schl.) летом мигрирует на север — в северную часть Японского моря (отдельные рыбы доходят до Камчатки), а на зиму концентрируется в южной части Японского моря. Синец — *Abramis ballegus* (L.), водившийся раньше в бассейне Белого моря, теперь там отсутствует. Таким образом, ареал многих рыб меняется как в пространстве, так и во времени.

Необратимые изменения ареала, связанные с резкими, значительными изменениями условий жизни, являются причиной образования прерванных ареалов. Во многих случаях необратимые изменения ареала вызываются деятельностью человека. С одной стороны, человек, нарушая условия жизни видов, например осетровых, сокращает область их распространения, а с другой стороны, путем акклиматизации и устранения преград, мешающих расселению, например путем прокопки каналов, способствует расширению области распространения отдельных видов.

Каждый вид рыб относительно стабилен во времени и существует как данный вид столько лет, сколько существует специфичная для него среда.

Большинство видов костистых рыб современной ихтиофауны, видимо, возникли после начала Альпийской складчатости, т. е. в миоцене и плиоцене. Так, щука — *Esox lucius* L., окунь — *Perca fluviatilis* L. и др., найденные в Западной Сибири и Туве (Лебедев, 1959), идентичны современным. Судак — *Stizostedion lucioperca* (L.) из понтических отложений Украины тождествен современному судаку, населяющему в настоящее время эти воды. При этом пока нет оснований (Гарашук, 1967) даже выделять его в особую форму. По очень хорошо сохранившимся неогеновым остаткам рыб из урочища Чоукоудянь под Пекином два из найденных четырех, несомненно, современные виды: *Varbus yunnanensis* Reg. и *V. szechuanensis* Tchang, но только область их распространения сместилась несколько к югу (Lin, 1954).

Особи всех видов рыб — плотва, красноперка, лещ, щука, окунь и др., найденные в Лихвинских межледниковых отложениях (Лебедев, 1960), принадлежат к тем же видам, что и особи, населяющие эти водоемы теперь. Большинство видов костистых рыб возникло в неогеновое время, но есть виды, значительно более древние по своему происхождению. Это не только ныне живущие представители двоякодышащих и кистеперых, но и такие представители сельдеобразных, как *Albula* или более «молодые» группы, например солнечники — *Zeus* и некоторые др. В то же время известны виды рыб, возникшие уже в более позднее постплиоценовое время. Так, виды современных сельдевых, населяющие Каспийское море, несомненно, возникли в послелекчагыльское время (Данильченко, 1972).

Известны случаи, когда в результате изменения условий рыбы образовывали новые виды в течение относительно очень короткого времени.

Так, в оз. Набугабо, отделившемся от оз. Виктория около 4 тыс. лет тому назад, образовалось пять эндемичных видов *p. Harlochomis* (Gre-

epwood, 1965), в оз. Ланао на Филиппинах, возраст которого определяется примерно в 10 тыс. лет, имеется 18 эндемичных видов карповых (Myers, 1960). В оз. Маромбо-мбо (Африка), максимальная ширина которого 2,5 км и глубина 110 м, расположенном в кратере потухшего вулкана в Западном Камеруне, обитает 17 видов рыб, в том числе — 12 эндемичных, из них 11 — цихлиды. Образование кратера датируется началом плейстоцена. Видимо, дивергенция цихлид в озере шла в первую очередь по пути расхождения в характере питания (Trewavas, Green and Corbet, 1972). В бассейне Конго все озера относительно молодые и мелководные, однако имеют ряд свойственных только им эндемиков. Так, в составе фауны оз. Тумба один эндемичный род харациновых рыб, один эндемичный вид сомов и один эндемичный вид цихлид. Есть эндемики и в других озерах бассейна Конго, например в оз. Фва (Roberts, 1972). Таким образом, возраст видов рыб очень различен и тесно связан с изменениями условий, в которых эти виды существуют.

Нам представляется, что деление видообразования на симпатрическое и аллопатрическое может быть принято как весьма условное. Видо- и формообразование — это освоение новой среды, отличной от среды, в которой обитал старый вид (Крыжановский, 1953), это создание новой экологической ниши, выход в нее части особей или популяций из старого вида. В связи с этим отношения между двумя близкими видами, как правило, менее напряженные, чем между видами, принадлежащими к разным родам и семействам, но занимающими сходные экологические ниши. Образование новых форм происходит в результате попадания в водоемы аллопатрических форм или возникновения в этом водоеме симпатрических форм путем освоения новой среды, например пищи, как это имеет место у многих гольцов р. *Salvelinus*, сигов р. *Coregonus* или цихлид — р. *Haplochromis* (Svärdson, 1949; Савваитова, 1976 а; Greenwood, 1974).

Виды рыб, как и виды любых других животных и растений, — это непрерывно сменяющиеся множества особей, обладающие определенными общими свойствами в строении или отправлениях (функциях) органов и образе жизни. Самовоспроизводство себе подобных потомков, т. е. особей, обладающих теми же видовыми признаками и свойствами, что и родители, — это основное характерное свойство видов. Самовоспроизводство себе подобных может осуществляться столько времени, сколько существует среда, к которой приспособился вид в процессе своего становления. Каждый вид — это самовоспроизводящаяся группировка особей, непрерывно обновляющаяся за счет вступления в ее состав вновь нарождающихся поколений и убыли ранее народившихся. Сам характер этой смены, естественно, отличается большей или меньшей лабильностью и в то же время специфичен для каждого вида. Такие свойства, как плодовитость, темп роста, возраст наступления половой зрелости, средняя и максимальная продолжительность жизни хотя и различаются у разных внутривидовых группировок и могут несколько меняться по годам, но в то же время имеют и общие чер-

ты, свойственные всем популяциям данного вида. Характер динамики стада (нарождение, рост и убыль особей в популяции) вырабатывается как приспособление к той среде, в которой вид возник, и в противоречивом единстве с которой он существует. Тип динамики стада — это видовое приспособление, один из видовых признаков, обеспечивающих существование вида (Северцов, 1941; Васнецов, 1953; Никольский, 1950, 1965, 1974 а). Характер динамики стада, будучи специфичным для каждого вида рыбы, непрерывно изменяется в свойственных данному виду пределах, приспособительно отвечая на изменение условий жизни.

Каждый вид обладает определенными численностью и биомассой, колеблющимися по годам в больших или меньших пределах, причем одним видам свойственны значительные колебания численности и биомассы по годам, другим — очень небольшие (Никольский, 1961). Как правило, виды, особи которых имеют мелкие размеры, обладают более высокой численностью и биомассой, чем виды, особи которых крупнее. Обычно виды, питающиеся растительностью, более многочисленны и имеют большую биомассу, чем виды, питающиеся организмами, являющимися вторым и третьим звеньями пищевых цепей. Кроме того, чем более разнообразен состав пищи, к которому приспособлен вид, тем, как правило, выше его численность и биомасса, в очень большой степени зависящие от обеспеченности вида пищей. Естественно, что виды, представленные крупными хищниками, обладают меньшими численностью и биомассой, чем виды, представленные мелкими растительноядными рыбами.

Особи каждого вида обладают определенной комбинацией морфологических признаков, специфичных для данного вида и отражающих характер его взаимосвязей со средой. Строевые особи вида, их морфологические свойства и видовые признаки — это не конгломерат случайных свойств, а единая взаимосвязанная система. То же самое относится к физиологическим и экологическим признакам вида. Все свойства особей, являющиеся их видовыми признаками, вырабатываются как приспособления, обеспечивающие существование вида в определенных условиях. Каждый признак связан с определенной функцией, способной меняться в онтогенезе. Если у свободного эмбриона (предличинки многих карповых) плавниковая складка выполняет функцию органа дыхания, то с переходом к личиночному образу жизни непарные плавники превращаются в органы движения. Рудиментарные органы также выполняют определенную функцию, обычно отличную от той, какую они выполняли у материнского вида.

Особи вида закономерно отличаются друг от друга, в частности старые особи от молодых, самцы — от самок; разли-

чаются между собой и особи одного поколения. При этом у каждого вида свой характер различий между особями. Приспособительно меняется размах индивидуальной изменчивости организмов. Одни виды более изменчивы, другие более стабильны. Неодинаковая изменчивость в строении организмов обычно связана с шириной адаптации вида, о чем будет сказано ниже. Например, виды осетровых, обладающие большей амплитудой изменчивости, обычно более эврибионтны, чем малоизменчивые виды. Особи каждого вида в процессе онтогенеза занимают разные частные ниши. Чем более устойчивы условия, в которых протекает тот или иной этап онтогенеза, тем меньше изменчивость строения, тем уже занимаемая экологическая ниша¹. В целом каждый вид занимает свою специфическую общую экологическую нишу, отличную от ниш, занимаемых другими видами, т. е. находится в свойственных только ему отношениях со своей средой. Естественно, что в процессе онтогенеза характер общей ниши вида меняется, но и сама эта смена экологических ниш в процессе развития специфична для каждого вида.

Вид рыб, как и других организмов, — это реально существующая в природе совокупность особей. Все живые организмы, кроме гибридов, принадлежат к тому или иному виду. Особи каждого вида характеризуются определенными, только им свойственными взаимосвязанными системами структур, функций и образом жизни, т. е. специфическими взаимосвязями с внешним миром. От особей вида в условиях той среды, к которой вид приспособлен, воспроизводятся особи только того же вида. Однако в связи с изменениями условий в пределах тех, к которым вид приспособлен, одно поколение всегда несколько отличается от другого.

В связи с развитием при неодинаковой температуре особи японского анчоуса — *Engraulis japonicus* Schl. поколения 1944 г. рождения имели в среднем 45,12 позвонка, поколения 1945 г. — 45,07 и 1946 г. — 45,02 позвонка (Aikava et al., 1950). У особей беломорской речной камбалы — *Platichthys flesus* L. поколения 1951 г. рождения в среднем было 35,46 позвонка, поколения 1958 г. — 35,25, а у поколения 1959 г. — 34,64 позвонка (Шатуновский, 1964). То же самое удается получить и в эксперименте, выращивая предличинок одного поколения, полученных от одной пары производителей при разных температуре или солености. Подобные опыты были проведены на лососевых, сельдевых карпозубых и других рыбах (Gabriel, 1944; Täning, 1952; Lindsey, 1962; Garside, 1966; Лапин, Бельмаков и Степаненко, 1969; Fonds et al., 1974).

В рассмотренных примерах морфологические различия между рыбами разных поколений возникают как приспособительный ответ на изменение условий жизни в пределах той амплитуды, к которой вид приспособлен.

¹ Под термином «экологическая ниша» мы понимаем характер взаимосвязей организма и среды, определяющих его единство со средой. Общая ниша (Элтон, 1934; Васнецов, 1938, 1953) — это вся система отношений вида со средой, частная ниша — это система отношений вида и среды в связи с какой-либо одной из его жизненных функций (размножением, питанием, зимовкой и др.).

соблен. Изменение числа позвонков у рыб в хвостовой области (варьирует число позвонков с замкнутыми гемальными дугами) определяется плотностью и вязкостью воды, т. е. эти изменения связаны с локомоцией.

Та или иная популяция вида, попадающая в условия, к которым она не приспособлена, реагирует на эти условия так же, как на условия (или градиент условий), к которым она приспособлена. Если реакция окажется приспособительной, популяция выживает, если нет — погибнет. Вид может жить только в своей специфичной для него среде — как абиотической, так и биотической, поэтому, как подчеркивал еще И. М. Сеченов, в определение вида должна входить и его среда. На изменения среды в пределах видовых адаптаций вид адаптивно реагирует определенными изменениями, сохраняя при этом свою видовую специфику.

Вид — это открытая саморегулирующаяся система, т. е. организованность, существование которой как относительной стабильности определяется ее приспособительной изменчивостью. Механизмы саморегуляции, определяющие существование вида в меняющихся (в определенных пределах) условиях жизни, весьма разнообразны, обеспечивают в первую очередь регуляцию темпа воспроизводства и смертности особей в популяциях и действуют обычно в связи с изменением обеспеченности пищей через изменения плодовитости, темпа роста, возраста половой зрелости и возраста старения особей. В данной работе мы подробно эти механизмы не анализируем, так как они детально рассмотрены нами ранее (Никольский, 1969). Однако необходимо отметить, что степень изменчивости, или может быть лучше сказать, эластичности внутривидовых популяций, слагающих виды, весьма различна у разных видов. У стенобионтных видов, приспособленных, например, к устойчивой кормовой базе, эта эластичность меньше, чем у эврибионтных видов, живущих в условиях изменчивой кормовой базы.

Наряду с этой системой регуляторных механизмов относительная стабильность вида обеспечивается морфологической приспособительной изменчивостью особей, слагающих вид, и известной перестройкой внутривидовой структуры. Эти морфологические изменения также весьма различны и могут выражаться в увеличении или уменьшении разнообразия особей в популяции без изменения средней величины признака или в сдвиге средней величины признака без изменения размаха вариации, и, наконец, обе эти формы изменений могут сочетаться.

При первой форме изменений вид может существовать в более изменчивых условиях при сохранении той же их нормы, при второй форме изменений он приспособляется к новой норме условий при сохранении их прежней изменчивости. Наконец, при третьей форме изменений структур и функций

особей, когда меняются и средняя величина и амплитуда вариабельности, вид приспособляется как к изменению средних показателей среды, так и размаха их изменчивости. Существенной группой регуляторных механизмов, обеспечивающих существование вида, являются адаптивные изменения его структуры.

В качестве примеров можно привести возникновение жилых озерных форм у красной — *Oncorhynchus nerka* (Walb) при увеличении обеспеченности пищей в пресноводный период жизни (Крохин, 1967) или появление тугорослых, рано созревающих форм при сокращении площадей водоемов и ухудшении условий питания, как это имеет место у обыкновенного карася или у ряда видов *Tilapia*. Так, у двух видов тилапий из оз. Виктория в прудовых условиях созревание происходит раньше при достижении гораздо меньших размеров. В оз. Виктория *Tilapia variabilis* Boul становится половозрелой в четырехлетнем возрасте при длине тела около 21 см, а в рыбоводных прудах она созревает в возрасте около 7 мес при длине 16 см. Соответственно, *T. esculenta* Graham в оз. Виктория созревает в возрасте 2—3 лет при длине 20—25 см, а в прудах в возрасте 6 мес — при длине 16 см. Подобное же явление отмечается и у некоторых других видов этого рода (Fryer, Iles, 1969).

Замечено, что общая биомасса популяции карликовых форм при одной и той же кормности водоема оказывается выше общей биомассы популяции нормально растущих и созревающих форм (Iles, 1973).

Наличие регуляторных механизмов у всех рыб обеспечивает существование видов в единстве со специфичной для них средой. Вид может существовать столько времени, сколько времени существует специфичная для данного вида окружающая среда.

Таким образом, вид рыб, как, видимо, и других групп животных и растений, может быть кратко охарактеризован определенным комплексом признаков. Вид — это объективная реальность, а не условное понятие. Он относительно стабилен во времени и пространстве. Вид — это непрерывно сменяющееся множество особей, причем характер этой смены специфичен для каждого вида. Особи данного вида могут воспроизводиться только от особей того же вида. От разных видов особи данного вида воспроизводиться не могут. Особи, слагающие вид, обладают определенными свойствами, характерными для данного вида и отличающими его от других. Видовые различия необратимы, т. е. вид не может в отличие от большинства внутривидовых группировок превратиться в исходный вид, от которого он произошел. Но свойства единичной особи не отражают всех свойств вида. Вид — это открытая саморегулирующаяся система, т. е. организованность, находящаяся в непрерывном взаимодействии со специфичной для этого вида средой.

Каждый вид занимает определенную область распространения — ареал, а в пределах своего ареала занимает определенные местообитания.

КРИТЕРИИ ВИДА

Обыкновенный окунь — *Perca fluviatilis* L. отличается от балхашского окуня — *P. schrenki* Kessl. своим строением (формой головы, числом колючих лучей в непарных плавниках, окраской), образом жизни (способом охоты, приспособленностью к жизни в более мутной воде, характером нереста, особенностями питания), биохимическим составом тела и областью распространения. Но наряду с этими различиями у них много общего, что заставляет относить оба вида окуней к одному семейству окуневых — Percidae и роду окунь — *Perca*.

Рассмотрим критерии, по которым мы относим ту или иную рыбу к определенному виду. В связи с тем что вид представляет собой единую биологическую систему, все свойства которой находятся во взаимной связи и отражают специфику приспособительных взаимосвязей вида с его средой, а также его историю, при выделении отдельных критериев вида следует учитывать, что они взаимообусловлены и изменение одних свойств связано с изменением других. Химический состав тканей особой вида не может изменяться вне всякой связи с морфологическими изменениями и изменением тех или иных сторон образа жизни. Все изменения вида обусловлены изменениями условий жизни.

Мы считаем неправомерным принятие представления о биологических видах или видах-двойниках, как отличающихся только образом жизни, в частности репродуктивной изоляцией. Обычно при более детальном исследовании оказывается, что все так называемые виды-двойники имеют различия по тем или иным морфологическим признакам, иногда внешне малозаметные, но имеющие существенное приспособительное значение. Примеры, приводимые Э. Майром (1968) относительно видов-двойников у рыб, в большинстве своем относятся к внутривидовым формам, и, как отмечает сам автор, виды-двойники имеют также «второстепенные морфологические отличия», во всяком случае, для *Salmo*, *Coregonus*, *Moxoscephalus* и *Gasterosteus* это несомненно. Что касается сигов, то мы имеем дело не с особыми видами, а с внутривидовыми формами *Coregonus lavaretus* (L.) (Берг, 1949; Правдин, 1954), кстати отличающимися и морфологически (Дрягин и др., 1969).

Обычно мы судим о принадлежности особей рыб к разным видам, если у них имеются свойства, в количественном выражении которых существует разрыв — хиатус (*hyatus*), например у вида плотва — *Rutilus rutilus* (L.) от 38 до 48, а у вида вырезуб — *R. frisii* (Nordm.) — от 53 до 69 чешуй в боковой линии. Конечно, само по себе наличие хиатуса еще далеко не значит, что мы имеем дело с разными видами, а не с

внутривидовыми формами. Важным показателем для различия видов служит отсутствие у одного и присутствие у другого того или иного свойства, например наличие у серебряного карася — *Carassius auratus* (L.) темной, а у обыкновенного карася — *Carassius carassius* (L.) — светлой брюшины. Однако для выделения данной группировки особей в самостоятельный вид необходим учет не одного, а комплекса критериев.

Обычно принято выделять (естественно, в какой-то мере условно) морфологический, географический, физиолого-биохимический, генетический и экологический критерии вида; большинство из них применимо также для характеристики внутривидовых форм и категорий выше вида. Названные критерии пригодны как для диагностики вида, т. е. для отличия данного вида от других видов, так и для его характеристики как живой системы, вскрытия специфики его взаимосвязей со средой. Морфобиологическая специфика любой таксономической категории, в том числе и вида — это то, что его характеризует как определенную биологическую отдельность (Юдин, 1974).

Если для диагностики вида часто можно пользоваться отдельными признаками или группами признаков, то для его характеристики как определенной организованности необходимо исходить из единства формы, функции и образа жизни видовых популяций, анализируя комплекс видовых критериев в их взаимосвязи.

Морфологический критерий. В настоящее время включает как макроскопическую, так и микроскопическую характеристики строения органов и тканей вида, в том числе его кариотип. Для характеристики видов обычно с большей пользой могут быть использованы признаки, отражающие приспособления к тем условиям среды, в отношении которых в основном и шла дивергенция этих видов. Так, например, наиболее четкие морфологические различия у разных видов сигов в строении и положении рта, числе и характере жаберных тычинок связаны с различиями в характере питания. По признакам, связанным в первую очередь с характером питания, идет дивергенция и у видов ряда родов семейства *Cichlidae* и многих других.

У многих видов наиболее четкие различия наблюдаются по признакам, связанным с характером, местами и сроками размножения. По этим признакам отмечаются особенно четкие различия у некоторых видов того же семейства *Cichlidae*. С разницей в характере размножения связаны основные различия у видов дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus*.

Несомненно, морфологическая характеристика вида не должна ограничиваться одной системой признаков. Организм и вид функционируют как единое целое, и перестройка одной

системы связей неминуемо приводит к большим или меньшим изменениям и в других системах связей. Характеризуя, например, виды р. *Rutilus*, мы должны использовать не только признаки, связанные с особенностями питания (строение и положение рта и нижнеглоточных зубов, характер кишечного тракта и др.), но и признаки, связанные с движением (например, число чешуй в боковой линии), размножением (строение анального плавника), и др.

В систематике рыб для различения видов до недавнего времени использовались главным образом внешние признаки (число чешуй в боковой линии, количество лучей в плавниках, пропорции тела) и сравнительно редко анатомическое строение (число пилорических придатков, строение глоточных зубов и др.). Между тем для различения видов анатомические признаки часто являются весьма надежными показателями. В настоящее время из анатомических признаков наиболее широко в систематике рыб используется строение скелета, например строение черепа в систематике сельдевых, тресковых и лососевых (Световидов, 1948, 1952), строение тел позвонков в систематике тресковых и другие остеологические признаки. Виды рода *Parlochromis* хорошо различаются по строению, характеру озубления глоточных костей и по степени развития нижнего отростка третьего позвонка, к которому прикрепляется часть мышц,двигающих верхнеглоточные кости (Fryer, Pes, 1972).

Использование остеологических признаков пришло в систематику ныне живущих форм из палеоихтиологии. Однако если в палеоихтиологии изучение изменчивости видовых остеологических признаков было затруднено из-за ограниченности материала, то в систематике современных форм недоучет индивидуальной изменчивости остеологических признаков совершенно неоправдан и может приводить к серьезным ошибкам. Если мы учитываем амплитуду и структуру изменчивости при морфометрическом анализе внешних признаков, то это столь же необходимо учитывать и при анализе всех других групп видовых свойств.

Недостаточно в систематике используются другие анатомические различия, часто связанные с существенной разницей в образе жизни, такие, например, как строение (включая и микроскопическое) кишечного тракта, органов чувств и др.

До недавнего времени морфологическая характеристика видов давалась обычно по признакам и свойствам только взрослых особей. В то же время морфологические различия у ряда видов, часто на ранних этапах онтогенеза, бывают более четко выражены, чем у взрослых особей. Так, например, виды горчаков р. *Rhodeus* четче различаются на стадии свободного эмбриона (Крыжановский, 1949; Nakatuga, 1969) и значительно хуже во взрослом состоянии. Несомненно, что

при морфологической характеристике вида должны учитываться особенности строения на всех этапах онтогенеза. Это относится и к различиям, обнаруживающимся в течение годового цикла. Часто виды, плохо различимые до и после размножения, хорошо разнятся по брачным изменениям, например некоторые лососи, карповые, цихлиды.

В число морфологических признаков входит и характер кариотипа — число хромосом, число плеч, величина хромосом и другие особенности их строения, которые, естественно, также тесно связаны с морфологией других систем органов и с экологией видов (Дорофеева, 1965, 1967; Иванов, 1972). Так, например, более эврибионтный *Cottus gobio* L. имеет $2n = 52$ хромосомы, а более стенобионтный *C. poecilopus* Heck. — $2n = 48$ хромосом (Starmach, 1967).

Если до недавнего времени морфологическая характеристика видов осуществлялась обычно по единичным экземплярам, то в настоящее время этого в большинстве случаев оказывается недостаточно даже для диагностики. Важным видовым критерием являются размах и структура варибельности признаков, а также наличие и характер внутригрупповых группировок. Политипичность (или монотипичность) — это тоже важный видовой критерий. Существенное значение имеет также наличие (или отсутствие) клинальной изменчивости и ее характер.

Географический критерий. Область распространения вида является также существенным критерием вида. Под областью распространения, или ареалом вида, мы понимаем участок континента или океана, ограниченный линией, соединяющей крайние местонахождения особей вида. Естественно, что в пределах ареала вид распространен не повсеместно, а приурочен к определенным местообитаниям и участкам ареала. Однако под прерывистым распространением и разорванным ареалом понимается такой тип ареала, когда область распространения вида разорвана на значительно разобщенные участки. Примерами прерванного ареала вида может служить амфибореальное распространение ряда морских и пресноводных видов рыб (Берг, 1955), например трески, сельди, палтусов и других морских рыб, горчака, вьюна, сазана и других пресноводных. Прерванные ареалы морских рыб часто образуются в пределах одного океана: биполярное, амфиазиатическое и амфиатлантическое распространение. В качестве примера можно привести распространение сайры и сардины у побережий Азии и Америки и отсутствие их в Беринговом море. В последние десятилетия прерванный ареал часто искусственно создается в результате деятельности человека (путем акклиматизации представителей какого-либо вида в новых местах, например нерки в Новой Зеландии, или путем уничтожения их в старых местообитаниях).

Говоря об ареале как критерии вида, мы обычно принимаем во внимание его естественное распространение (без вмешательства человека). Многие виды, особенно пресноводных рыб, в настоящее время расселены далеко за пределы своего естественного ареала. Так, сазан — *Syrpinus castris* L. и его домашние формы сейчас распространены почти повсеместно в пределах субтропических вод северного полушария. Сазан переселен в ряд мест южного полушария. Белый амур — *Stenopharyngodon idella* (Val.), ранее распространенный в реках бассейна Тихого океана — от Амура на севере до Китая на юге, теперь акклиматизирован в бассейне Аральского, Каспийского и Азовского морей, в реке Тонегавы (Япония) и в ряде других бассейнов. *Tilapia mossambica* была распространена только в Африке, а в настоящее время расселена человеком в Южной и Юго-Восточной Азии. Сельдь *Alosa sapidissima* Wilson переселена из атлантических вод, омывающих Северную Америку, в тихоокеанские воды.

Однако для характеристики вида очень важно выделять естественный ареал и ареал, возникший в результате вмешательства человека. Это может быть не только акклиматизация, но и проникновение видов в другие места в результате прорытия каналов. Так, по Суэцкому каналу из Красного моря в Средиземное проникло около 12 видов рыб, популяции этих видов достигли высокой численности и стали объектами промысла (Екман, 1935).

Некоторые исследователи вводят понятие потенциального ареала вида — т. е. участка земного шара, на котором вид по тем или иным причинам отсутствует, но где по характеру условий он мог бы существовать. Выявление потенциального ареала вида важно для сознательного проведения акклиматизационных работ¹. Для характеристики распространения вида важно знание не только величины ареала, но и его структуры, т. е. дисперсии вида в пределах ареала и динамики ареала в связи с изменениями климатических условий и деятельностью человека. Динамичность ареала, или его устойчивость, может в ряде случаев явиться важным видовым критерием.

Физиолого-биохимический критерий. Под физиолого-биохимическим критерием вида у рыб понимается качественная и количественная специфика функций отдельных систем органов и всего организма, специфика его биохимического состава по разным показателям, разница в сезонной динамике тех

¹ Акклиматизацию мы понимаем в широком смысле как расселение вида за пределы современной области его распространения, в одних случаях связанное с его приспособлением к новым климатическим условиям и соответствующими изменениями в строении и образе жизни (собственно акклиматизация), в других случаях — нет (интродукция по Йогансену, 1975).

или иных показателей у разных видов. Часто хорошим видовым критерием могут служить ход обменных процессов, их ритмика, интенсивность, характер возрастных изменений. В качестве одного из показателей может быть использовано, например, потребление кислорода на единицу массы одно-размерных особей разных видов, находящихся в одинаковом биологическом состоянии. Так, у севрюги этот показатель больше, чем у осетра, по достижении особями массы около 0,5 г и более (Шкорбатов, 1973), что связано с разницей в экологии сравниваемых видов. Русский осетр ведет более придонный образ жизни, чем севрюга. Так же достоверные различия получены для личинок разных видов сигов. Так, сиг — *Coregonus lavaretus* (L.) оказался более устойчивым к снижению количества кислорода в воде, чем пелядь — *S. peled* (Gmelin) и рипус *S. albula* (L.). В ряде случаев четкие видовые различия выявляются в активности дыхательных ферментов, например каталазы. Активность каталазы оксифильных видов (пелядь) при изменении температуры меняется меньше, чем видов, приспособленных к жизни в среде с меньшим количеством кислорода (Шкорбатов, 1973). Для ряда видов надежными видовыми различиями могут быть холодоустойчивость и теплоустойчивость различных тканей, а также ферментов, включая и пищеварительные. При этом существенные различия по данному свойству наблюдаются не только у близких видов, но и у различных форм одного и того же вида. Много примеров видовой специфичности физиологических свойств рыб приведено в работе Г. Л. Шкорбатова (1973).

Для характеристики вида используются также биохимические различия в составе органов и тканей. За последнее десятилетие большого развития достигла биохимическая систематика. Основной часто используемый показатель — это состав плазмы крови. Применение этого показателя в диагностике видов обычно дает хорошие результаты, хотя конечно при использовании его в качестве видового критерия необходимо учитывать сезонную динамику, а также связь соотношения белков крови с состоянием организма рыбы и с изменениями в онтогенезе (Лиманский, 1965; Литвинова, 1968; Остроумова, 1970; Сенкевич, Куликова, 1970; Тугарина, Рыжова, 1970; Kirsipuu, 1971; Ляхнович, Леоненко, 1971). Так, например, у форели *Salmo trutta* L., начиная с возраста 0+ и позднее, не появляется новых белков крови, но происходят существенные изменения в их количественном соотношении. В то же время у *S. gairdneri* Rich в процессе онтогенеза отмечаются существенные качественные изменения белков крови. Если по белкам крови сравниваемые виды *S. trutta* L. и *S. gairdneri* Rich. хорошо различаются, то по изменениям белков белых мышц в онтогенезе различий у этих видов отметить не уда-

лось (Новиков, Решетников, 1969; Решетников и др., 1970; Наен, 1971). Хорошо известны сезонные изменения белков крови, связанные главным образом с развитием половых продуктов. Так, у каспийских осетра и севрюги, мигрирующих в реку весной, наблюдается уменьшение гамма-глобулинов и увеличение альбуминов, а у мигрирующих осенью — обратная картина (Амирханов, 1966).

Несмотря на значительные возрастные, сезонные и связанные с особенностями некоторых факторов среды изменения в составе белков крови, во многих случаях они могут служить надежным критерием для различения видов рыб. Так, например, по белкам плазмы крови виды подкаменщика сем. Cottidae различаются весьма четко. При этом виды рода *Cottus* стоят друг к другу ближе, чем виды р. *Muoxoscephalus*. Внутривидовые же группировки у рассматриваемых видов по исследованным признакам плазмы крови практически не различимы (Nyman, Westin, 1969).

Четкие видовые различия по белкам плазмы крови получены Тсуюки с соавторами для видов лососей р. *Oncorhynchus* (Tsuyuki, Roberts, Vanstone, Markert, 1965), Ченом (Chen, 1970) — для видов р. *Tilapia* и для родов растительноядных карповых: *Stenopharyngodon idella* (Val.), *Aristichthys nobilis* (Rich.) *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.). Гибриды между этими видами имели промежуточный состав белков крови (Chen, Sim, 1969). Что касается внутривидовых группировок у рыб, то здесь картина белков плазмы крови значительно менее четкая: в одних случаях имеется определенное различие, в других — оно отсутствует (Ипатов, 1970). Таким образом, как нам представляется, пока что различие в составе белков плазмы крови может служить хорошим видовым критерием, но для выделения внутривидовых группировок должно использоваться с большой осторожностью (Алтухов, Апекин, 1963).

У осетровых Каспия также при наличии четких видовых различий в белковом составе плазмы крови разных видов приуроченные к отдельным рекам стада по этому показателю практически не различаются (Амирханов, 1966). Различия, принимаемые как характерные для тех или иных внутривидовых группировок, часто являются результатом сезонной и возрастной динамики соответствующих показателей или других причин.

Во всяком случае, при анализе внутривидовых группировок совершенно необходимо учитывать возрастные, половые различия и различия в стадии зрелости, а также сезон взятия пробы и экологические условия, в которых находится популяция (Ассман, 1960; Наен, 1971; Иванова, 1973).

Возможно, что определенным критерием групповых различий рыб может явиться показатель гемолитической актив-

ности, связанный с содержанием глобулинов, играющих важную роль антител (Сорвачев и др., 1962).

Исходя из того что степень сходства антигенных свойств белков отражает генетическое родство видов, в качестве одного из важных физиологических критериев используют характер антигенных различий у разных видов и внутривидовых форм. Однако при этом необходимо учитывать и экологические различия сравниваемых видов и внутривидовых форм, а также состояние и условия жизни исследуемых особей. Накоплено много данных, показывающих возможность использования иммунобиологических методов для систематики рыб. Сводка данных по этому вопросу составлена В. И. Лукьяненко (1971). Так, например, анализ антигенных реакций у сибирских сигов — *Coregonus nasus* (Pall.), *C. lavaretus pidschian* (Gmel.), *C. peled* (Gmel.) и *C. tugun* (Pall.) показал, с одной стороны, достаточность различий для признания всех анализируемых сигов «хорошими видами» и, с другой стороны, значительно большую близость между последними тремя видами, чем между этими видами и чиром, отличающимся по этому признаку от остальных исследуемых видов (Жуков, 1974).

Однако при выявлении иммунологическим путем различий, особенно внутривидовых группировок, необходим учет и состояния рыбы (накормленность, упитанность и др.), и той обстановки, в которой рыба находилась.

В ряде случаев в качестве видового критерия должны быть использованы и поведенческие реакции (см. ниже), например степень развитости тех или иных форм рецепции, специфика и интенсивность сигнализации, форма реакции на различные раздражители, механизмы, регулирующие изменения окраски (Чинарина, 1971). Характер создаваемых электрических полей и разрядов, как показал ряд исследований (Протасов, 1972), специфичен для разных видов, а тем более для таксономических единиц более высокого ранга.

Генетический критерий. Под генетическим критерием вида нередко понимается сочетание ряда признаков, а именно число и строение хромосом, количество и качественный состав ДНК, белковый состав плазмы крови, молекулярная гибридизация ДНК, реакция преципитации и, наконец, способность скрещивания и воспроизводства плодовитого потомства. Нам кажется, что при таком понимании генетического критерия смешиваются разные свойства организмов. Так, число и строение хромосом должны быть отнесены, в нашем понимании, к морфологическому критерию. Количество и химический состав ДНК, состав плазмы крови, также как и другие биохимические показатели, несомненно, относятся к физиолого-биохимическому критерию (см. выше). В понятие генетического критерия вида и других таксономических единиц,

по-видимому, в первую очередь необходимо включать такие показатели, как эффективность скрещивания и результаты молекулярной гибридизации ДНК. Как это хорошо было показано С. Г. Крыжановским (1953, 1968), Николукиным (1952) и др., степень скрещиваемости может быть важным критерием для разграничения таксономических групп и выявления их родственных связей. Увлечение новыми методами исследования (хроматография, электрофорез и др.) привело к тому, что получаемые при этом новые показатели стали противопоставляться, как объективные, показателям, получаемым классическими методами систематики, как якобы субъективным. Но каждому грамотному систематiku ясно, что любые методы таксономического анализа в известной степени субъективны. Это относится и к такому методу, как молекулярная гибридизация ДНК, результаты которой могут быть разными исследователями интерпретированы по-разному. В частности, не без основания в адрес исследователей, использующих этот метод, высказываются претензии, что ими недоучитывается экологическая разница сравниваемых групп и что возможные расхождения в экологии сравниваемых групп могут быть приняты за филогенетические различия. Еще меньше оснований имеется для деления систематики на геносистематику и феносистематику (Медников и др., 1973). Кларк Хейбс (Hubbs, 1970), выступая на симпозиуме по цитогенетике рыб, указал, что классические методы систематики рыб и методы, основанные на применении новой техники, должны гармонично сочетаться, а не противопоставляться друг другу. Ведь если выделять геносистематику, то на тех же основаниях надо выделять нейросистематику, базирующуюся на анализе нервной системы, или трофосистематику, основывающуюся на строении пищеварительной системы. Однако такое выделение было бы ошибкой: организм представляет собой единое целое в своих взаимосвязях со средой, и естественная система организмов, как уже указывалось, должна строиться на основе знания всех основных сторон их жизнедеятельности. Видовая характеристика, как и характеристика всех иных таксономических категорий, только в том случае может быть признана удовлетворительной, если учитывает все основные критерии. Недостатком новых видовых критериев, основанных на применении специальной техники, в настоящее время в значительной мере является плохое знание или незнание их экологической значимости и в связи с этим устойчивости и изменчивости, зачастую затрудняющих оценку эффективности их использования для классификации организмов.

Нескрещиваемость особей, принадлежащих к разным видам, как и бесплодность гибридов, сейчас уже не может быть принята как абсолютный критерий вида. Однако эти крите-

рии продолжают сохранять относительное значение. В свойственных данному виду оптимальных условиях жизни особи данного вида, как правило, не скрещиваются с особями других видов. Имеет место в первую очередь экологическая репродуктивная изоляция.

Н. И. Николоюкин (1952, 1972) отмечает, что в результате экологической изоляции в природе межродовые гибриды встречаются чаще, чем гибриды между видами одного и того же рода и между формами одного вида. Это же справедливо во многих случаях и в отношении видов разных фаунистических комплексов. Виды в пределах одного фаунистического комплекса образуют гибриды реже, чем виды, занимающие сходные ниши, но относящиеся к разным фаунистическим комплексам. Однако если один или оба вида попадают в новые для них условия, в которых нормальное воспроизводство одного или обоих видов нарушается, то может возникнуть массовая гибридизация. Часто это вызывается изменением условий воспроизводства рыб деятельностью человека, например созданием водохранилищ или плотин, преграждающих пути миграции проходных рыб. Вселение в водоем новых видов также может создать благоприятные условия для межвидовой гибридизации. Так, вселение в оз. Найваша (Африка) двух видов сем. Cichidae: *Tilapia spilurus* и *T. leucosticta* (последний вид попал в озеро случайно) привело к тому, что между ними произошла массовая гибридизация (Fryer, Iles, 1972). Наблюдается часто массовая гибридизация и при совместном выращивании представителей разных видов сем. Cichlidae в прудах.

Так, в Малайзии успешно скрещиваются *Tilapia zilli* (Gervais) и *T. melanopleura* Dumeril, а также и другие виды¹. В р. Чу имела место массовая гибридизация между аральским — *Varbus brachycephalus* Kessl. и туркестанским — *V. capito copocephalus* Kessl. усачами. Уловы усачей были представлены на 50% туркестанским усачом, на 17% аральским и на 33% — гибридами между этими видами (Никольский, 1931). В других реках Средней Азии это не наблюдалось. Причина массовой гибридизации усачей в р. Чу, видимо, связана с тем, что в результате забора воды на ирригацию р. Чу перестала доходить до Аральского моря и часть особей проходного усача оказалась отрезанной от моря.

Балхашский окунь — *Perca schrenki* Kessl., проникший, вероятно, при содействии человека в реки Нуру и Оленты, не относящиеся к бассейну Балхаша, образовал в ряде водоемов гибриды с обыкновенным окунем *Perca fluviatilis* L. В р. Нуре по проведенному М. В. Мина опытному лову став-

¹ Годовой отчет за 1969 г. Tropical Fish Culture Research Institute.

ными сетями балхашский окунь составлял 20%, обыкновенный окунь 40 и гибриды — 40% улова (Мина, 1974).

Вудруфф (Woodruff, 1973), анализируя типы ареалов исходных видов, при которых происходит гибридизация, в особую группу выделяет случаи, когда контакты скрещивающихся видов искусственно создаются человеком в результате интродукции одного вида в водоем, где был распространен другой. В качестве примера он приводит скрещивание карпа и карася и двух видов *Tilapia*.

Видимо, гибридизация вида, попадающего в экстремальные условия, с другими видами служит приспособлением для выживания. Подобное явление возможно приводит и к возникновению нового вида, если гибридные формы окажутся приспособленными к новым условиям, а материнский вид постепенно вымрет. Гибридное происхождение некоторых видов весьма вероятно.

В ряде случаев гибридологические данные для суждения о систематической близости сравниваемых таксономических единиц могут получить и количественное выражение. Так, на примере представителей сем. Centrarchidae показано, что при межвидовой гибридизации выживание составило в среднем 88,6% (от 64% у *Lepomis microlophus* × *L. auratus* до 122% у *L. macrochirus* × *L. auratus* по сравнению с контролем). При межродовой гибридизации выживание было в среднем 43,75% (от 1 у многих межродовых гибридов до 104% у гибридов *Micropterus salmoides* × *Chaenobryttus gulosus*) (Hester, 1970). Высказывается мысль, что по выживанию гибридного потомства можно судить о родственных связях родов и видов.

Говоря о скрещиваемости как видовом критерии, мы, естественно, не имеем в виду чисто матроклинное наследование, когда самка одного вида может быть осеменена спермой самых различных, часто генетически очень далеких видов и дать плодовитое потомство. Однако это потомство все состоит из особей женского пола и не имеет отцовских признаков и свойств (Головинская и др., 1965). В то же время успешность межвидовых, межродовых скрещиваний и скрещиваний видов, принадлежащих к разным таксономическим категориям более высокого ранга, позволяет судить о степени близости скрещиваемых групп. В ряде случаев гибридизация позволяет внести поправки в систему группы. Так, С. Г. Крыжановский (1947, 1968) на примере карповых показал, что линь — *Tinca* значительно отстоит от всех остальных рыб, объединяемых в подсемейство *Leuciscinae*, и сближается с подсемейством *Surgininae*, что вряд ли оправдано выделением *Abramidinae* в особое подсемейство, а его целесообразно объединить с подсемейством *Leuciscinae*.

Таким образом, генетический критерий, по нашим пред-

ставлениям, включает два показателя: молекулярную гибридизацию ДНК, дающую наиболее хорошие результаты для установления родственных связей между высшими таксономическими категориями (Медников и др., 1973), и гибридологические данные. Причем вероятно, что применение гибридологического метода может быть основано и на количественных показателях, выражающих степень генетической близости сравниваемых видов и родов, а в некоторых случаях и таксономических единиц более высокого ранга.

Экологический критерий. Включает такие показатели, как тип динамики популяций вида, т. е. характеристику всех звеньев их воспроизводства: возраст созревания, плодовитость, периодичность размножения, продолжительность жизни, размерно-половую и возрастную структуру этих популяций. Очень важный видовой критерий — характер роста, причем не только его периодичность, время образования годовых колец, изменчивость роста у разных особей в популяции, но также разница в росте самцов и самок. Как известно, у тех видов, потомство которых охраняют самцы, последние обычно растут быстрее самок, например у обыкновенного сома — *Silurus glanis* L., чебачка — *Pseudorasbora parva* (Schl.), *Pseudogobio rivularis* (Bas.), *Tilapia spilurus* и др.

Тип динамики стада — это важнейший видовой признак. Часто близкие формы, слабо различимые морфологически, четко различаются по этому признаку, например представители р. *Silurus* (у них самцы крупнее самок) и р. *Parasilurus* (самцы сходны по размерам с самками). Самцы *Hemibarbus maculatus* Bleek крупнее самок, а у *H. labeo* (Pall.) такой разницы не наблюдается (Никольский, 1956). Естественно, что в этом случае экологический критерий смыкается с морфологическим.

Существенный экологический критерий вида — это та общая ниша и те частные ниши, которые занимает вид. Такие показатели, как состав пищи на всех этапах онтогенеза, характеристика ее качественной и количественной динамики по сезонам, установление того, является ли вид эврифагом или стенофагом, имеют существенное значение для его характеристики. Способы отыскания и добывания пищи также включаются в видовую характеристику. Нередко разные виды, питающиеся сходной пищей, добывают ее совершенно по-разному. Так, вобла — *Rutilus rutilus aralensis* Berg в Аральском море поедает куколок хирономид в момент их выхода из грунта или тогда, когда они начинают всплывать; шемая — *Chalcalburnus chalcoides aralensis* (Berg) берет куколок хирономид в толще воды, а чехонь — *Pelecus cultratus* (L.) — у поверхности в момент выхода взрослого насекомого. Обыкновенная щука — *Esox lucius* L. и во взрослом состоянии обычно охотится как хищник-засадчик, затаившись в зарос-

лях, а взрослая амурская щука — *E. reicherti* Dyb. преимущественно ловит свою жертву «в угон». Имеет значение и способ захвата жертвы. Существенным видовым критерием часто может служить способ питания особей вида (стаей или в одиночку). Так, виды р. *Tilapia*, питающиеся в оз. Виктория зоопланктоном, держатся во время нагула стаями, а близкие виды того же рода, питающиеся бентосом, кормятся в одиночку. Естественно, что характер потребляемой пищи и способ питания не могут, как и любая другая группа критериев, дать окончательную характеристику вида. Разные виды могут потреблять сходную пищу, различаясь в то же время морфологически. Так, например, у двух видов зоопланктофагов из оз. Малави — *Haplochromis eucinostomus* и *H. intermedius*, питающихся сходной пищей, имеются существенные различия в числе жаберных тычинок. У первого их на первой дуге 18, у второго — около 50. Совпадение спектров питания разных видов происходит при массовом появлении какого-либо корма, например у разных видов хищных рыб в урожайные на малоротую корюшку годы в бассейне Амура или при массовом лете насекомых. В этом случае совпадение спектров питания разных видов имеет место при высокой обеспеченности пищей. Часто постоянное совпадение спектров питания наблюдается у хорошо обеспеченных пищей растительноядных форм. У них «узким местом» могут оказаться условия размножения или питания молоди на ранних этапах онтогенеза, когда они потребляют животную пищу. Так, в оз. Малави в одном и том же местообитании растительными обрастаниями питается одиннадцать видов р. *Tilapia*; их экологические различия заключаются главным образом в расхождении характера, мест и времени размножения и связанных с этим морфологических различиях (Fryer, 1960).

Сходный состав пищи может иметь место и тогда, когда данный вид корма потребляется в разных местах обитания, что, естественно, связано и с определенными морфологическими отличиями. Так, в оз. Виктория *Haplochromis sauvagei* и *H. prodromus* питаются сходной пищей — брюхоногими моллюсками, но первый кормится в прибрежной зоне и имеет более широкий спектр питания, а второй — на больших глубинах и в большей степени является стенофагом.

Все монотипические виды цихлид, состав пищи которых известен, являются моллюскоедомы. Так, *Macropleurodus bicolor* питается брюхоногими моллюсками, вытаскивая их из раковины. *Haplotilapia* питается двустворчатыми моллюсками, раздавливая раковину мощными челюстями. *Astatoreohmatis* питается брюхоногими, раздавливая раковину глоточными зубами (глоточной мельницей) (Greenwood, 1974).

Совпадение спектров питания может иметь место и при недостатке основного корма у одного вида, когда он вынуж-

ден переходить на питание менее свойственными ему кормами. Подобное явление наблюдается, например, в некоторых водохранилищах, когда в результате колебания уровня заросли подводной растительности сокращаются и питавшиеся здесь виды — плотва, окунь и некоторые другие — вынуждены переходить на донные корма, в первую очередь на личинок хирономид. При этом их спектры питания в значительной степени совпадают со спектрами питания леща и ерша. Видимо, сходная картина наблюдается в ряде придаточных водоемов среднего течения Амазонки, где в очень малокормных «игараппи» экологически и морфологически весьма различные виды вынуждены переходить на сходные, часто мало свойственные им корма. При этом, естественно, что все виды, населяющие эти малокормные водоемы, имеют обычно очень широкие спектры питания (Kjöppel, 1970).

Иногда существенное значение для установления видовых различий имеет та роль, которую играет данный вид в пище того или иного хищника. Так, известно, что в связи с разницей в местах обитания обыкновенный гольян — *Phoxinus phoxinus* (L.) служит пищей одним видам хищников, главным образом реофилов, а озерный гольян — *P. percnipus* (Pall.) — другим. Но здесь приходится учитывать численность жертвы и хищника (Фортунатова и Попова, 1973).

Для различения видов хорошим критерием является зараженность их определенными паразитами или количественное соотношение паразитов у разных видов. А. В. Гусев (1955) показал, что два вида востробрюшек — *Hemiculter leucisculus* (Bas.) и *H. eigenmanni* (Jord. et Metz) хорошо различаются по составу паразитирующих на них моногенетических сосальщиков. По видовому набору моногенетических сосальщиков виды р. *Hemibarbus*, несомненно, стоят ближе к пескарям, а не к усачам. Нередко по составу паразитов различаются и отдельные локальные стада, например стада нерки или красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.), приуроченные к определенным нерестовым рекам, но часто нагуливающиеся в море совместно (Коновалов, 1971). Как известно, интенсивность «пресса паразитов» связана и с соответствующими изменениями в биохимии крови, в частности с относительным количеством гамма-глобулинов. Надо отметить, что в пределах нашей страны виды дальневосточной фауны приспособлены к более интенсивному прессу паразитов, чем виды бассейна Северной Атлантики.

По мнению С. Г. Крыжановского (1948, 1949) для экологической характеристики вида очень важно знание специфики его размножения и развития и прежде всего принадлежности его к той или иной экологической группе. Часто морфологически близкие виды и даже подвиды одного вида сильно отличаются по характеру размножения.

Так, например, каспийский рыбец — *Vimba vimba persa* (Pall.) откладывает икру на растительность, а черноморский рыбец — *V. vimba tenella* (Nordm.) — на камни. Вырезуб — *Rutilus frisii* (Nordm.) откладывает икру на каменисто-галечниковых грунтах, а его каспийский подвид кутум — *Rutilus frisii kutum* (Kam.) обычно нерестует на растительности (Берлянд, 1949). Два подвида *Tilapia* *masochir* Boul. из бассейна Конго и Замбези очень слабо различаются морфологически, но резко различаются по характеру постройки гнезда: особи подвида из бассейна Конго строят гнезда в виде своеобразной звезды в расчищенном грунте, лучи которой заглублены по сравнению с прилегающими участками дна. Представители подвида, населяющего бассейн Замбези, строят гнездо в виде своеобразного вулканчика. При этом вид гнезда не зависит от того субстрата, на котором гнездо строится (Fryer, Pes, 1972).

В качестве экологических критериев вида, несомненно, должны использоваться сезонная динамика распределения, характер миграций, поведенческие реакции особей. Словом, в экологический критерий вида должна входить, как говорил И. М. Сеченов, и влияющая на него среда. В первую очередь должны быть охарактеризованы те ведущие отношения со средой, которые определяют специфику данного вида и отличают его от других близких видов.

Заканчивая рассмотрение видовых критериев, еще раз необходимо подчеркнуть, что для определения вида недопустимо пользоваться каким-либо одним критерием, а необходим анализ всех его специфических особенностей как единой взаимосвязанной системы. Только при этом возможно получение характеристики вида как объективной реальности со всеми присущими ему адаптациями.

СТРУКТУРА ВИДА

Каждый вид как биологическая самовоспроизводящаяся система обладает определенной структурой, т. е. организованностью, обеспечивающей его существование в конкретных более или менее лабильных условиях. Естественно, что структура разных видов различна и связана с характером тех условий, в которых вид живет. Широко распространенные виды, отличающиеся разнообразием условий местообитания, обычно обладают более сложной структурой, чем стенобионтные виды, занимающие узкую однообразную область распространения. Под структурой вида мы понимаем наличие (или отсутствие) в его составе более или менее обособленных группировок организмов, отличающихся друг от друга (иногда довольно существенно) своим строением и образом жизни. Степень устойчивости и изменчивости этих группи-

ровок может быть весьма различной. Но если для вида характерно наличие определенного *hyatus*'а в свойствах по сравнению с другими видами, то у внутривидовых группировок такого *hyatus*'а может и не быть.

Структура вида в очень большой степени зависит от характера распределения и динамики условий жизни в пределах его ареала. Если условия жизни, размножения, обеспеченности пищей и др. распределены в пределах ареала дискретно и в то же время в пределах этих дискретностей относительно стабильны, то вид, как правило, имеет полиморфную структуру. Если же условия изменяются постепенно, то обычно имеет место так называемая клинальная изменчивость, т. е. различия между соседними популяциями вида незначительны, а между крайними звеньями этого ряда — значительны. Это может иметь место у всех типов внутривидовых группировок. Иногда эти группировки хорошо отграничены, иногда между ними имеется гамма переходов. Наконец, если условия жизни в пределах ареала более или менее сходны, популяции вида, населяющие разные участки его области распространения, не имеют закономерных устойчивых различий.

Иногда говорят о политипической и монотипической концепции вида. Нам представляется такая постановка вопроса неточной. И политипия, и монотипия — это разные формы структуры вида, являющиеся приспособлением к определенным условиям жизни, более разнообразным у политипического вида и однотипным в пределах всего ареала у монотипического вида. Стремление многих ботаников к возведению в ранг видов подвидовых форм и других внутривидовых группировок — результат неправильного понимания вида (Берг, 1962). В значительной степени спор об объеме понятия «вид» между В. Л. Комаровым (1940) и Н. И. Вавиловым (1931 — цит. по 1967) связан с упущением из его характеристики совершенно необходимого признака, а именно наличия определенного *hyatus*'а. Н. И. Вавилов (1931 — цит. по 1967) в своей классической работе «Линнеевский вид как система» очень хорошо показал, что вид часто имеет весьма сложную структуру.

Существование всех типов внутривидовых группировок служит приспособлением полиморфного вида к жизни в разных условиях в пределах своего ареала, но для существования данного вида эти группировки имеют различное значение. Они обеспечивают виду расширение ареала, освоение более разнообразных местообитаний в его пределах, освоение одного и того же местообитания в разные сезоны года и в меняющихся условиях жизни, связанных с изменениями климата, характера водоемов и т. д. Мы считаем, что нет оснований рассматривать внутривидовые группировки как

ступень видообразования, хотя они уменьшают размах необходимого скачка от старого вида к новому и тем самым облегчают процесс видообразования (Крыжановский, 1953). В стабильных условиях тропиков экологическую нишу полиморфного вида обычно занимает несколько мономорфных видов с «простой» внутривидовой структурой.

Нам представляется, что у рыб в природе существует четыре типа внутривидовых группировок: подвиды, или, как их иногда называют, географические расы, экологические формы, или экоформы, сезонные формы, или сезонные расы, и временные формы, или, как их именуют некоторые маммологи, субфосильные подвиды. Эти группировки могут быть выражены более или менее четко, но все они, как правило, обратимы и в определенных условиях могут переходить одна в другую. В этом их коренное отличие от вида в целом, который, раз возникнув, остается самим собой в течение всей своей истории и не может превратиться в исходный вид, так же как не может возникнуть дважды. В последнем варианте Кодекса зоологической номенклатуры, на наш взгляд, допущена серьезная неправильность в наименованиях внутривидовых категорий. Как известно, в Кодексе зоологической номенклатуры (1966) научное (латинское) наименование дается подвидам, а все остальные типы внутривидовых группировок остаются без наименования, хотя часто они отличаются от номинальной формы в большей степени, чем некоторые подвиды. Видимо, этот вопрос должен рассматриваться еще раз.

Внутривидовые группировки в свою очередь обычно распадаются на более мелкие или менее четко разграниченные отделы — микропопуляции, относительно менее устойчивые, чем внутривидовые группировки более высокого ранга, но в то же время обладающие определенной стабильностью. Наконец, в пределах одного поколения даже в пределах потомства одной пары родителей тоже возникают группировки, различающиеся по скорости роста, темпу и ритму хода жизненных процессов и другим свойствам. Такие группировки, или «элементарные популяции», как их назвал Н. В. Лебедев (1967), могут несколько меняться по своему составу. К ним примыкают особи из других группировок, обладающие сходным ритмом с особями основного ядра элементарной популяции, или, наоборот, из нее выпадают особи, отличающиеся по своим свойствам от основного ядра образующих эту популяцию индивидуумов. Элементарные популяции существуют только в течение жизни особей данного поколения. Они, по мнению Н. В. Лебедева, возникают на месте рождения данного поколения и являются важным видовым приспособлением.

Подвиды. Это внутривидовые группировки, обеспечиваю-

щие виду освоение более широкого ареала. Один подвид отличается от других подвидов того же вида по ряду признаков, обеспечивающих ему существование в данной части ареала. Так, например, южный пескарь — *Gobio gobio lepidolaemus* Kessl. отличается от типичного — *G. gobio gobio* (L.) и других подвидов наличием чешуи на горле, что обеспечивает ему возможность жизни в реках Средней Азии с перемещающимися донными наносами. Обитающий в стоячих водах озера Иссык-Куль другой подвид пескаря — *G. gobio latus* Anik. отличается от *G. g. lepidolaemus* Kessl. голым горлом и более высоким телом, а по другим признакам он стоит гораздо ближе к туркестанскому пескарю, чем к типичной форме (Берг, 1948—1949).

Средиземноморская форель — *Salmo trutta macrostigma* Dumeril, живущая в более теплой воде, чем типичная форель Скандинавии, отличается от последней меньшим числом чешуй. Как показали опыты Тонинга (Tuning, 1952), при инкубации икры скандинавской форели в условиях более высокой температуры потомство обладает признаками, свойственными южному подвиду.

Подвид *Astatoreochromis alluaudi* Pellegrin, населяющий оз. Кюга и другие водоемы, отличается от типичной формы из оз. Виктория более слабыми глоточными костями и отростком третьего позвонка, к которому прикрепляется часть глоточной мускулатуры, что связано с разницей в характере питания двух названных подвидов. Типичная форма в оз. Виктория питается моллюсками с твердой раковиной — *Melapoides tuberculata*, а подвид из оз. Кюга — беспозвоночными с мягкими покровами. Перевезенная из оз. Виктория в США молодь *Astatoreochromis alluaudi* Pellegrin при кормлении мягким кормом стала изменяться, приближаясь к подвиду из оз. Кюга (Fryer, Iles, 1972).

Каспийская вобла — *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.) отличается от типичной плотвы *R. rutilus* (L.) наряду с другими признаками также полунижним ртом и более массивными нижнеглоточными костями, что связано с питанием ее главным образом моллюсками. При проникновении в водохранилища бассейна Волги моллюска *Dreissena* местная плотва перешла на потребление этого корма и по ряду признаков (расположению рта, развитию глоточных зубов) у нее произошли изменения, приближающие ее к каспийской вобле. Разные подвиды одного вида различаются не только по средней величине, но и по размаху изменчивости признаков (у северных форм он обычно больше, чем у южных). Это наблюдается у плотвы, леща и некоторых морских прибрежных рыб.

Обычно изменчивость признаков у подвидов возрастает от биологического центра ареала к его краям, где условия

более изменчивы, хотя могут быть и исключения. Так, например, у балтийской салаки — *Clupea harengus membras* L. варибельность пилорических придатков больше, чем у типичной норвежской сельди — *C. harengus harengus* L. (Nikolsky, Черупнов, Shatunovsky, 1963), что связано с менее стабильной кормовой базой у балтийского подвида.

Скорость образования подвидов, как, видимо, и других внутривидовых форм, связана с быстротой изменения условий жизни. В ряде случаев уже в первом поколении особи, перемещенные в новые условия, претерпевают изменения не ниже подвидового ранга. Так, пересаженная в оз. Иссык-Куль из оз. Севан в 1930 и 1936 гг. проходная форма севанской форели — *Salmo ischchan* Kessl. гегаркуни за несколько лет настолько изменилась, что Б. П. Лужин (1956), на наш взгляд, совершенно правильно выделяет ее в особый подвид — *S. ischchan issykogegarkuni* Lushin. Интересно отметить, что в речках бассейна Иссык-Куль гегаркуни образовала речную форму типа форели аналогичную алабалаху — речной форме севанского ишхана. Проходная гегаркуни, живущая в оз. Иссык-Куль, — это крупный быстрорастущий хищник, питающийся рыбами, главным образом гольцами *Nemachilus strauchi* (Kessl.), достигающий массы 10 кг и более. Жилая речная форма мелкая, питается в основном воздушными насекомыми.

К сожалению, данных об изменениях акклиматизированных форм рыб по сравнению с исходными в литературе очень мало, или они ограничиваются сведениями об изменении темпа роста и упитанности.

Пересаженная из Балтики в Аральское море в 1954 г. салака — *Clupea harengus membras* L. также очень сильно изменилась. По данным Н. Е. Быкова (1968), она отличается от балтийской салаки по двенадцати пластическим и меристическим признакам; особенно значительно различаются ($M_{diff} = 6-18$) они по числу пилорических придатков, числу лучей в спинном плавнике и относительной величине межглазничного расстояния. У попавшей из Каспия в Арал атерины — *Atherina mochon pontica* n. *caspia* Eichwald за 12 лет произошли изменения по сравнению с исходной каспийской формой по 72% общего числа изученных признаков, в том числе по пяти меристическим (Гараев, 1970). У сазана, попавшего в начале нашего столетия из р. Чу в оз. Балхаш, изменилось число лучей в спинном плавнике, число чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок и ряд других признаков (Бурмакин, 1956).

У акклиматизированного в оз. Севан сига из Ладожского озера произошли существенные изменения некоторых меристических и пластических признаков, связанные с разницей в условиях исходного водоема и водоема вселения (Маилян,

1954). Подобных примеров быстрых изменений, достигающих нередко подвидового ранга, можно привести очень много (Карпевич, 1975).

Экологические формы. Это приспособления, обеспечивающие виду освоение разных местообитаний в пределах ареала. Само название «экологические формы», или «экоформы», не очень удачно, так как фактически все четыре формы внутривидовых группировок являются экологическими. Может быть целесообразно эти группировки называть биотипическими формами, или как предлагают Свардсон для сигов (Svärdson, 1949), а Блекстер — для рас сельдей Северного моря, микроподвидами («microsubspecies», Blaxter, 1958). Однако этот терминологический вопрос требует обсуждения, и мы пока будем придерживаться старого наименования — экологические формы.

Экологические формы рыб могут отличаться одна от другой по самым разнообразным признакам в зависимости от условий, приспособлением к которым является данная форма. У многих рыб, например у уклейки — *Alburnus alburnus* (L.), имеются речные (прогонистые, приспособленные к жизни на течении) и озерные (высокотельные) формы; обычно у таких форм наблюдается разница в длине, а также в высоте хвостового стебля. У рыб часто происходит и образование экологических форм, различающихся по характеру питания и соответствующим морфологическим признакам. Примером могут служить бентосоядные и планктоноядные формы сигов из озер Карелии, Кольского полуострова и Скандинавии, у которых неодинаковы число и величина жаберных тычинок, высота тела, положение рта и другие признаки. Обычно эти формы различаются также по темпу роста, возрасту, времени наступления половой зрелости и продолжительности жизни (Svärdson, 1949; Решетников, 1963; Никаноров, 1964). Различаются по характеру питания и строению тела также и формы озерных гольцов Восточной Сибири и Камчатки. Здесь во многих озерах обитают голец-хищник и голец-бентофаг (Савваитова, 1973, 1976). Эти гольцы по внешним признакам отличаются незначительно, но у них имеется существенная разница в числе жаберных тычинок, пилорических придатков и в гистологическом строении кишечника, а также и в кариотипе (Савваитова, 1961, 1969, 1970; Веригина, Савваитова, 1974; Васильев, 1975).

В озерах Карелии лudoжная палия — *Salvelinus lepechini* (Gmel.), живущая в прибрежной зоне, ведет хищный образ жизни, а ямная палия — *S. lepechini* Infrasp. *profundicola* Berg, держащаяся на глубинах, питается главным образом беспозвоночными. Эти две формы различаются по пропорциям тела, окраске, темпу роста и некоторым другим признакам (Смирнов, 1964).

Различающиеся по характеру питания формы известны у памирского османа — *Schizopygopsis stoliczkai* Steind. в оз. Яшилькуль, образовавшемся около 800 лет тому назад. Здесь наряду с типичной формой есть осман-хищник, у которого более крупные размеры тела, относительно большая голова, широкий рот и короткий кишечник. Пищей хищной форме служат главным образом особи того же вида. Здесь же встречается илюдная мелкая форма, отличающаяся очень длинным кишечником, относительно маленькой головой и рядом других признаков (Попов, 1968).

У некоторых рыб (сигов, гольцов, севанской форели и др.) экологические формы образуются в связи с разделением мест икрометания. Например, в Ладожском озере обыкновенный сиг — *Coregonus lavaretus* (L.) представлен формами, различающимися по ряду признаков, в том числе по количеству жаберных тычинок, высоте тела, диаметру глаз, а также местам и срокам нереста. Часть форм нерестует во впадающих в Ладогу реках, а часть — в самом озере на разных глубинах. Видимо, имеются и определенные различия в характере питания этих внутривидовых форм. По мнению И. Ф. Правдина (1954), все эти формы сигов произошли от многотычинкового балтийского сига — *Coregonus lavaretus* тур., попавшего в Ладогу в Июльднеевое время (Шапошникова, 1973).

В связанных между собой озерах Хорнаван и Уддъяур в Шведской Лапландии имеется четыре формы сигов: относительно крупная, размножающаяся в реках в октябре; мелкая, размножающаяся в прибрежной зоне озер в январе; крупная, нерестующая в прибрежной зоне с середины до конца декабря; мелкая, размножающаяся на больших глубинах в озере в феврале. Эти формы различаются и морфологически: первая имеет наибольшее, а третья — наименьшее число чешуй в боковой линии и число жаберных тычинок. При этом по числу жаберных тычинок первая форма имеет *hyatus* по сравнению с остальными формами (Svärdson, 1949).

Сходные формы имеются у севанской форели — *Salmo ischchan* Kessl. (Дадибян, 1971). Летний бахтак и боджак нерестуют в озере. Гегаркуни ранее входила для нереста в реки, в настоящее время в оз. Севан ее естественные нерестилища почти полностью уничтожены, и она воспроизводится на рыбоводных заводах. В Иссык-Куле, куда была пересажена гегаркуни, она и теперь заходит для нереста в реки (частично и на Иссык-Куле ее воспроизводят искусственно).

Существенные изменения произошли у отдельных форм *Salmo ischchan* Kessl. в самом оз. Севан в связи со снижением его уровня, начавшимся в 1938 г. в результате создания

Разданского каскада. Как показано Е. А. Дорофеевой (1968), особенно сильные изменения произошли у нерестующих в самом озере зимнего бахтака и боджака. Старые нерестилища или значительная их часть обсохли. Изменились и условия питания всех этих форм. Вообще же формы севанских форелей различаются по ряду признаков: числу чешуй в боковой линии, числу и форме жаберных тычинок, длине головы, диаметру глаза, длине заглазничных костей и ряду других признаков (Фортунатов, 1927), а также по характеру кариотипа (Дорофеева, 1967а).

Отдельные экологические формы рыб различаются и по своей абсолютной, а также относительной плодовитости. Так, у осенненерестующей салаки — *Clupea harengus tembras* L. Рижского залива абсолютная и относительная плодовитость обычно значительно выше, чем у одноразмерных рыб одинаковой упитанности весенненерестующей формы (Анохина, 1969). То же отмечено у различных подвидов и экологических форм плотвы — *Rutilus rutilus* (L.) (Спановская, Григораш, Лягина, 1963) и многих других рыб. При этом следует подчеркнуть, что изменение плодовитости обычно идет в одном направлении, а изменение размеров икринок, т. е. в первую очередь величина запаса в них желтка, — в обратном.

Очень широко распространено у рыб преимущественно умеренных широт, обитающих главным образом в крупных озерах и морях, образование прибрежных, так называемых камышовых форм. Подобные формы известны у воблы, леща, сазана, сома в Аральском и Каспийском морях (Шихшабеков, 1969; Абдулаев, Хакбердиев, 1972). Они обычно различаются пропорциями тела (большая голова, меньшая высота тела у камышовых форм), темпом роста и размерами, при которых они достигают половой зрелости. Подобного же типа формы известны и у некоторых морских рыб, например у трески (Ruud, 1939; Moller, 1969), у которой имеются фиордовая жилая и морская мигрирующая формы. У речной камбалы — *Platichthys flesus* L. в Балтике обнаруживаются прибрежная более мелкая и глубинная более крупная, быстрее растущая формы (Шатуновский, 1965). Как правило, все эти формы различаются и по характеру питания. Так, у воблы камышовая форма питается в основном растительностью, а морская — главным образом моллюсками. Прибрежная камбала в Балтике потребляет в меньшем количестве и более мелких моллюсков, чем глубинная. Камышовые и фиордовые формы у разных видов могут быть или четко разграниченными, как, например, у трески, или связанными цепью переходов с морскими, как это наблюдается у аральской (Гладков, 1936) и каспийской воблы (Сергеева, 1963).

Очень четко экологические формы бывают выражены у проходных рыб. У сибирского — *Acipenser baeri* Brandt и русского — *A. güldenstädti* Brandt осетров имеются жилая и проходная формы. Они различаются как по некоторым морфологическим признакам, так и по темпу роста. У лососей также часто имеются жилые и проходные формы. Из благородных лососей они наиболее четко выражены у кумжи — *Salmo trutta* L. Ее жилые формы представлены двумя типами — нагуливающимся в озере и входящим для размножения в реки и речным, постоянно живущим в реках (форели). Проходные и речные формы имеются и у дальневосточных представителей р. *Salmo*, а именно у *S. mykiss* Walb. и *S. gairdneri* Rich. У последнего они были описаны как особый вид — радужная форель (*S. irrideus* Gibb.).

У камчатской микижи проходная форма также была описана как особый вид — *Salmo penshinensis* Pall. (Савванитова и др., 1973). У камчатской *Salmo mykiss* Walb. имеются по крайней мере, две формы: жилая типа радужной форели и проходная, нагуливающаяся в море. Каждая из этих форм в свою очередь образует экологически различные, но очень слабо отличающиеся одна от другой по морфологическим признакам формы: жилую (речную и озерную) и проходную (прибрежную, держащуюся в эстуариях и вблизи берегов и уходящую далеко от родной реки).

Четко выражены экологические формы и у некоторых видов тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*. Так, у симы — *O. masu* (Brev.) имеются как проходная, так и жилая формы. Например, при создании под Владивостоком водохранилища на р. Седанке выше плотины образовалось местное самовоспроизводящееся стадо симы (Моисеев, 1957), не выходящее для нагула в море. У нерки — *O. nerka* (Walb.) имеются кроме проходной две жилые формы, так называемые кокани и residual. Первая форма — кокани, имеющаяся у нас, например, в Кроноцком озере, достаточно четко обособлена от проходной формы и представляет собой самовоспроизводящееся стадо. Правда, от живущей в Кроноцком озере кокани, куда проходная красная не заходит, не имея возможности преодолеть пороги, воспроизводится, видимо, и проходная красная, образуемая за счет части потомства кокани, скатывающейся в море. Эта красная возвращается в р. Кроноцкую, но, не имея возможности преодолеть пороги и отнереститься, погибает. Ферстер (Foerster, 1968) указывает на наличие кокани в ряде озер Канады. В оз. Кутеней соотношение полов у кокани было один к одному.

Значительно более тесно связана с проходной красной жилая форма — residual. Эта карликовая жилая форма образуется из икры проходной красной при высокой обеспеченности пищей в нерестовых озерах (Крохин, 1967). В случае

ухудшения обеспеченности пищей в нерестовых озерах в результате увеличения численности молоди, выведшейся от мощного родительского стада, или ухудшения кормовой базы количество residual уменьшается и увеличивается процент проходных особей, которые, пробыв после выхода из икры в озере то или иное число лет, скатываются на нагул в море. Из икры residual также в определенных условиях могут возникать проходные особи. Между проходной красной и residual имеются некоторые различия и в кариотипе. У проходной — кариотип очень однотипен — $2n\ 52-58$, а у residual имеются особи с очень различным числом хромосом (см. ниже, Черненко, 1968). Внешне residual представляет собой как бы инфантильную форму проходной красной; правда, проходные особи одного и того же размера с residual отличаются от нее по ряду морфологических признаков. Среди residual преобладают самцы. Собственно residual представляет собой аналог форелей бассейнов Каспийского и Черного морей. Она почти вся воспроизводится от проходной формы, и в ее стаде, так же как в стадах черноморского (Барач, 1952) и каспийского лососей, преобладают самцы (Державин, 1941). У обыкновенного лосося — *Salmo salar* L. (рис. 1), как известно, самки среди жилых карликовых рыб вообще отсутствуют, а карликовые самцы в некоторых реках играют весьма существенную роль в воспроизводстве стада проходного лосося (Никольский и др., 1947; Митанс, 1973). У терского проходного лосося и форели из этой реки не наблюдается каких-либо явных различий в антигенном составе сыворотки крови. В то же время эти рыбы сильно отличаются от курийского лосося (Шарипов, 1970).

Что касается предположения Форстера о возникновении «конкуренции» между residual, а также другими речными формами лососей и молодью проходных форм, то, нам представляется, что он несколько упрощает этот вопрос. Ведь обычно жилые формы, в том числе и residual, возникают в годы с обильным кормом чаще от малочисленных стад лососей, и вряд ли residual может сколько-либо заметно влиять на условия нагула молоди проходной формы в пресноводный период жизни. То же относится и к карликовым самцам *Salmo salar* L. и большинству форелей, данные по питанию которых имеются. Кроме того, само совпадение спектров питания далеко не всегда говорит о наличии напряженных пищевых отношений между особями, питающимися этими кормами.

Residual у нерки представляет собой экологическую форму, обычную и у многих других рыб, именно карликовую ювенильную форму, обладающую медленным ростом и в то же время ранним наступлением половой зрелости. В отличие от residual, однако, эти карликовые формы (stunted popula-

tions) у многих рыб (лещ, карась, некоторые Cichlidae и др.) возникают не при повышении обеспеченности пищей, а наоборот, при ухудшении условий жизни. Эти формы обычно обладают коротким по сравнению с типичными формами жизненным циклом, повышенной смертностью во взрослом состоянии и более интенсивным темпом воспроизводства. Разница в возрастном составе стад карликовой и типичной форм может быть весьма значительной. Так, возрастной со-

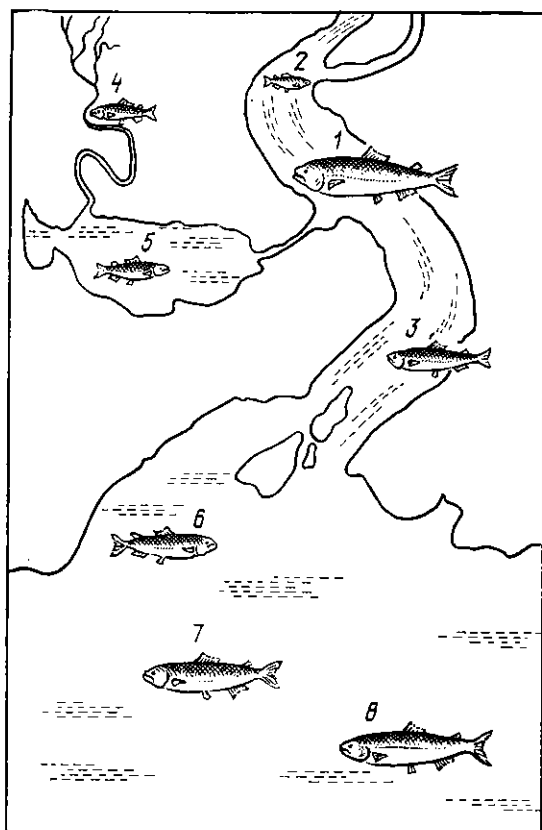


Рис. 1. Схема внутривидовой структуры лосося — *Salmo salar* L.:

1 — крупная самка озимой формы, нерестующая в верхнем течении; 2 — карликовый самец той же формы; 3 — яровая форма, зимующая в море, заходящая в год нереста в реку; 4 — мелкий озерный лосось, нерестующий в реке; 5 — озерный лосось, не уходящий в реку; 6 — яровая форма, проводящая в море два года и держащаяся в прибрежной зоне; 7 — яровая форма, нагуливающаяся далеко в море; 8 — озимая форма, нагуливающаяся далеко в море.

став стада тугорослого леща — *Abramis brama orientalis* Berg из оз. Ясхан не содержит рыб в возрасте старше 6 лет, а у аральского леща, от которого, видимо, произошел узбойский лещ, предельный возраст особей 12—13 лет и средний — 5—7 лет (Никольский, 1940), а не 3—4 года, как у леща из оз. Ясхан (Алиев, 1953).

Интересно, что у аральского леща, у которого в связи с изменением условий жизни в результате попадания в Арал понта-каспийских вселенцев и падения уровня моря происходят существенные изменения в экстерьерных признаках и

темпе роста, в направлении карликовых форм возрастная структура популяции осталась фактически неизменной (Борисов и др., 1970).

Карликовые формы (*morpha humilis*) широко распространены и у карасей, особенно у обыкновенного — *Carassius carassius* (L.). При этом в случае улучшения обеспеченности пищей популяция либо сохраняет карликовость, но численно сильно увеличивается, либо превращается в более поздно созревающую, особи которой обладают более быстрым ростом и дольше живут. Меняется при этом и внешний вид рыб: они теряют свой «инфантилизм», становятся более высокотелыми и малоголовыми (Никольский, Шубникова, 1974).

Изменение экстерьерных признаков (т. е. превращение типичной формы, например, обыкновенного карася — *Carassius carassius* (L.) в так называемую *morpha humilis*) происходит за сравнительно короткий срок (Житков, 1922). То же самое отмечено и у серебряного карася (Горюнова, 1974), причем у него происходит и изменение в соотношении полов. В быстрорастущих популяциях имеются только самки, в тугорослых появляются и самцы.

Карликовые формы имеются и у ряда видов окунеобразных. Наиболее подробно эти формы изучены у обыкновенного окуня — *Perca fluviatilis* L. и у представителей сем. Cichlidae. В популяциях всех рыб имеется определенная связь между возрастом достижения половой зрелости и размерами особей. Чем быстрее рыбы достигают определенной длины (у леща 26—28 см), тем в более раннем возрасте они становятся половозрелыми (Васнецов, 1934, 1947; Никольский, 1974). У карликовых же форм особи достигают половой зрелости при меньших размерах. Таким образом, ускоряется темп воспроизводства при меньшей обеспеченности пищей.

Сезонные формы. Это приспособление, так же как и экологические формы, обеспечивает более полное освоение ресурсов местообитания. Образование сезонных форм связано в первую очередь с расхождением в ходе годового цикла, обеспечивающим виду освоение одного и того же биотопа, например нерестилищ в течение разных сезонов года, как это имеет место, например, у салаки — *Clupea harengus tembras* L. Рижского залива (Анохина, 1969). Сходная картина наблюдается и у ряда форм сельдей Северного моря. Часть из них нерестует весной, часть осенью. Так, например, часть прибрежной шотландской сельди нерестует весной, а часть осенью, а сельди открытой части Северного моря и канала — главным образом летом и осенью, причем у этих сельдей имеются различия в числе позвонков (рис. 2) и структуре отолитов. Кстати, средние показатели этих признаков несколько меняются по годам (Zijlstra, 1958, 1963). Имеются весенненерестующие формы сигов и в Швеции

(Svärdson, 1949). Весной сиг нерестует в оз. Баунт в Восточной Сибири.

Мелкая весенненерестующая егорьевская сельдь, обитающая в Белом море, обычно отличается не только числом метамеров, но и меньшей плодовитостью и большим запасом желтка в икре (Соин, 1963). Весенненерестующая колюшка — *Gasterosteus aculeatus* L. в Канаде отличается от летненерестующей окраской, а также числом хромосом.

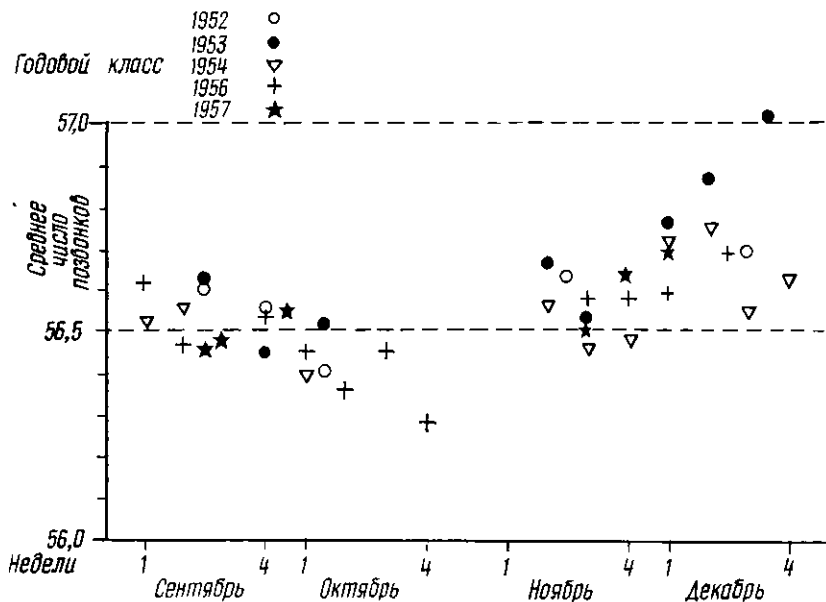


Рис. 2. Среднее число позвонков у трехгодовалой половозрелой осенненерестующей сельди Северного моря (Zijlstra, 1963).

Сроки нереста могут меняться и в связи с изменением условий существования. Так, у боджака (*Salmo ischchan danilewskii*, Jakowlew) нерестилища переместились в глубину в результате спуска озера, но изменились и сроки нереста: раньше боджак нерестовал в октябре — ноябре, а теперь — в январе — марте (Смолей, 1966). Естественно, здесь речь не идет о сдвигах сроков нереста в различные по гидрологическим условиям годы. В данном случае мы имеем в виду необратимые изменения, связанные с долговременными изменениями условий жизни. В связи с изменениями в условиях жизни, в местах и сроках нереста у боджака произошли и определенные морфологические изменения; уменьшилось число чешуй в боковой линии, уменьшился диаметр глаза, видимо, в связи с изменением температуры нереста, несколько увеличилась ширина лба, высота тела и число жаберных тычинок. Увеличение высоты тела и числа жаберных тычи-

нок, видимо, связано с изменениями условий питания (Дорофеева, 1968).

Очень широко представлены сезонные формы у проходных рыб, подробно описанные Л. С. Бергом (1953) под названиями «яровых» и «озимых» рас. Становление озимых и яровых рас связано как с более полным использованием имеющихся нерестовых площадей, так и с удлинением нерестового сезона. Озимые расы, например, лососей, как правило, используют нерестилища верхнего течения рек, более удаленные от моря, требующие большей затраты энергии для их достижения; яровые расы осваивают нерестилища, менее удаленные от моря, которых они могут достигнуть в тот сезон, когда они вошли в устье реки. Сезонные расы у лососей, например осенняя и летняя расы у кеты — *Oncorhynchus keta* (Walb.), отличаются только по срокам захода в реку и высоте расположения, а также по характеру нерестилищ. Нерестилища осенней кеты расположены выше по течению и приурочены к местам выхода грунтовых вод, нерестилища летней — в нижнем течении реки и не связаны с местами выхода ключей. Различаются эти формы кеты и по морфологическим признакам: у летней кеты наибольшая высота тела относительно больше, чем у осенней, кроме того, у нее относительно больше антианальное, антивентральное и пекто-вентральное расстояния. В то же время у летней кеты относительно меньше длина грудных, высота спинного и анального плавников, чем у осенней. У осенней кеты меньше длина верхней и нижней челюстей (Григо, 1953), чем у летней. У осенней кеты Амура меньше, чем у летней, число чешуй в боковой линии и лучей в спинном плавнике и значительно больше (в среднем 219,5), чем у летней (159,7), число пилорических придатков (Куликова, 1972). Имеются некоторые различия и в кариотипе. Если общее число хромосом ($2n$) у осенней и летней кеты одинаково (74), то соотношение метацентрических и акроцентрических хромосом у них различно (Куликова, 1971).

Осенняя и летняя расы кеты имеются далеко не во всех реках. В некоторых из них, например в ряде рек Охотского побережья и Сахалина, обитает промежуточная форма, которую трудно отнести к той или иной расе.

Соотношение численности озимой и яровой форм у лососей, заходящих в ту или иную реку, в значительной степени связано с величиной нерестовых площадей, расположенных в верхнем или нижнем течении реки, и их удаленности от моря. Так, в Печоре, где основные нерестовые площади расположены в верхнем течении реки, на значительном расстоянии от моря, семга представлена главным образом озимой крупной формой. В реки же Кольского полуострова, кроме р. Поноя, заходит яровая форма, нерестующая в год захода

в реку. В пределах озимой и яровой форм у благородного лосося имеются еще более мелкие дискретные группировки (см. рис. 1), различающиеся по размерам, продолжительности нахождения молоди в реке и числу лет жизни в море до начала нерестовой миграции (тинда, листопадка и др.) (Берг, 1953). Озимая и яровая формы у *Salmo salar* L. и *S. trutta* L. различаются по количеству карликовых самцов, участвующих в нересте с проходными самками. У озимых форм лосося, например у печорской озимой формы, карликовые самцы часто выполняют основную роль в осеменении икры, большую роль играют карликовые самцы у курицкого лосося — *Salmo trutta caspius* Kessl. То же самое, видимо, имеет место и у чавычи — *Oncorhynchus tshawytscha* (Walb.) в некоторых реках Северной Америки. У тех же форм лососей, нерестилища которых располагаются в нижнем течении рек или в реках небольшой протяженности, роль карликовых самцов в нересте невелика или они отсутствуют. У обыкновенного лосося — *Salmo salar* L. (см. рис. 1), так же как у кеты бассейна Амура, отдельные сезонные формы различаются и по морфологическим признакам. Озимые формы обычно имеют более короткое и высокое тело, большее число чешуй в боковой линии и, кроме того, более крупные размеры.

Несомненно, что все эти сезонные формы рыб не являются жестко закрепленными. В определенных условиях они могут переходить одна в другую. Однако степень подобной лабильности, естественно, у разных сезонных форм различна.

У осетра в Волге известны случаи перехода особей из одной сезонной расы в другую. Осетры, помеченные у Волгоградской плотины как весенненерестующие, позже были выловлены в той же IV стадии зрелости, что и летненерестующие рыбы. Отмечено, что у осетровых сезонные группировки выражены далеко не всегда четко, а ряд исследователей их вообще отрицает (Шилов и др., 1970). То же самое наблюдается и у некоторых лососей, в частности у каспийского, но летняя и осенняя формы кеты бассейна Амура являются достаточно четко обособленными.

Есть указания, что в некоторых случаях впервые нерестующие рыбы являются яровыми, а повторно нерестующие ведут себя как озимые. Возникновение сезонных рас проходных рыб может быть связано и с расхождением в сроках использования одних и тех же нерестилищ в разное время года и часто при разном режиме реки. Так, озимый осетр — *Acipenser güldenstädti* Brandt весеннего хода до строительства гидроузлов нерестовал в Волге на галечных грунтах, расположенных ближе к берегу и заливаемых водой только во время паводка, а яровой осетр летнего хода — на галечных грунтах, расположенных на больших глубинах и не обсыхаю-

щих в меженное время. У рыб, нерестующих на затопляемых паводковыми водами участках, обычно икра меньше подвержена выеданию хищниками, чем у рыб летнего хода, но зато она развивается в более лабильных, нередко приближающихся к экстремальным абиотических условиях (Алявдина, 1951).

Сезонные расы имеются и у некоторых проходных карповых рыб. Так, аральский усач — *Varbus brachycephalus* Kessl. в бассейне Амударьи представлен главным образом озимой формой, входящей в реку с незрелыми половыми продуктами и нерестующей на следующий год. Однако в Амударье имеется и малочисленная яровая форма, которая входит в реку раньше озимой весной и в начале лета и нерестует в том же году, но ниже по течению, чем озимая. Морфологические различия между ними не изучены.

Временные формы. Временные формы — это внутривидовые формы, возникающие в одном и том же местообитании при изменении условий жизни. У млекопитающих известны обратимые смены форм в течение послеледникового времени. Так, лось Прибалтики в раннем голоцене был крупным с массивными рогами, лось из среднеголоценовых отложений (включая суббореальное, более сухое и, видимо, малокормное время) — более мелким с менее развитыми рогами, а современный лось крупный с хорошо развитыми рогами. Некоторые субфоссильные млекопитающие выделены даже в особые подвиды (Паавер 1966).

У рыб подобного рода субфоссильные подвиды пока не известны, но некоторые данные об изменениях, произошедших в популяциях в течение голоцена, имеются. Так, по остаткам лосося, обнаруженным в отложениях пещеры Кударо (Щепкин, 1973), четко прослеживается изменение его размеров, связанное, видимо, с изменениями водности реки. В ранний многоводный период лосось был крупным, а по мере установления более сухого климата и сокращения водности рек его размеры уменьшались. На вопрос о том, как происходили эти изменения — постепенно, представляя собой своего рода «клинальную изменчивость во времени», или носили прерывистый характер, и в течение голоцена у черноморского лосося, как и у лоса Прибалтики, сменилось несколько временных форм, ответить трудно (Щепкин 1973).

По данным В. Д. Лебедева (1960), все рыбы из Лихвинских отложений принадлежат к современным видам, но некоторые из них, например плотва — *Rutilus rutilus* (L.) по своим признакам были ближе к южным подвидам, чем к среднерусским формам. В эпоху существования Лихвинского водоема, как отмечает В. Д. Лебедев, климат был более теплым, чем теперь.

С изменением биотопов и условий жизни рыб во времени меняются не только средние величины признаков, но и их вариабельность, как это было показано нами путем сравнения вариабельности оперкулярной кости у окуня из северных водоемов суббореального времени (по кухонным остаткам неолитического человека) и окуня из современных водоемов (Никольский, 1955).

Лучше изучено образование временных форм у рыб в наши дни под влиянием деятельности человека. Создание на реках водохранилищ часто вызывает у популяций речных рыб, перешедших в эти водохранилища, серьезные морфологические изменения в очень короткий срок. Как установлено Т. Н. Лягиной (1967, 1972), у плотвы из верхнего течения Москвы-реки, оказавшейся в образованном на этом месте водохранилище, в короткий срок относительно уменьшились длина головы, высота и длина основания спинного плавника, длина основания анального плавника, высота хвостового стебля, но относительно увеличились наибольшая высота тела и высота анального плавника. При этом, если пользоваться формальным коэффициентом различия (CD), предложенным Майром, Линсли и Юзингером (1956), то по ряду признаков различия между речной и водохранилищной плотвой достигли подвидового ранга ($CD=1,28$). Аналогичные изменения, как указывает Т. Н. Лягина (1967), произошли и у попавшей в условия водохранилища уклей — *Alburnus alburnus* (L.).

В результате изменения режима Северного Каспия, сокращения опресненной зоны, выдвигания в море авандельты Волги значительно изменился облик северокаспийской воблы, которая по своему внешнему виду стала похожа больше на плотву, чем на прежнюю воблу (Сергеева, 1963). Изменился и ее образ жизни: она стала как бы «более жилой», перестала совершать значительные миграции.

За короткий промежуток времени очень сильно изменился облик многих видов рыб Аральского моря. Так, Р. Т. Тлеуов (1976) показал, что современные лещ и сазан южной части Аральского моря по ряду признаков сильно отличаются от леща и сазана, обитавших там до начала падения уровня Арала. То же отмечено В. М. Борисовым и др. (1970) у леща Северного Арала, а нами — у сазана этого района. Так, сравнение сазана из района Бугуни (восточное побережье Арала, недалеко от дельты Сырдарьи), добытого, в 1932 г., с сазаном, добытым здесь же в 1973 г., показало, что его морфологические признаки существенно изменились.

Описаны временные формы серебряного карася — *Carassius auratus gibelio* (Bloch) из озер Северного Казахстана. В многоводные годы в ряде озер этого края серебряный карась представлен быстрорастущими бессамцовыми популя-

циями, в засушливые годы, когда площадь озер сильно сокращается и условия жизни ухудшаются, в них появляется карликовая двуполовая форма (Горюнова, 1962). К сожалению, морфологические различия между этими двумя формами не изучены.

Клиальные различия нами понимаются как наличие непрерывного ряда постепенных изменений популяций в пределах вида. При этом крайние популяции достоверно различаются, а различия промежуточных недостоверны. Подобного рода структура вида имеет место тогда, когда условия жизни (например, температура) меняются от одной части ареала вида к другой постепенно, не образуя резких перепадов. Клиальные различия удается наблюдать у многих видов рыб. Они отмечены нами у среднеазиатской быстрянки — *Alburnoides taeniatus* (Kessl.) (Никольский, 1937), у леща бассейна Черного моря (Замбриборщ, 1957) и у других рыб.

* *
*

Таковы основные структурные элементы, образующие ту сложную систему, какую представляет собой вид. Однако всякий и политипический, и монотипический вид рыбы состоит из ряда самовоспроизводящихся популяций, стад, обладающих специфической для каждого вида и его внутривидовых группировок возрастной и половой структурой, своими механизмами саморегуляции численности и биомассы и другими особенностями. Величина и характер этих самовоспроизводящихся группировок тоже являются видовыми приспособлениями, определяют его структуру.

Как уже указывалось, по степени сложности своей структуры виды рыб весьма разнообразны. Как видно из табл. 1, одни виды рыб включают в качестве структурных элементов почти все типы внутривидовых группировок (например, обыкновенный сиг — *Coregonus lavaretus* (L.), голец — *Salvelinus alpinus* (L.), океаническая сельдь — *Clupea harengus harengus* L., обыкновенная треска — *Gadus morhua* L., плотва — *Rutilus rutilus* (L.), сазан — *Cyprinus carpio* L. и др.), другие вообще не образуют отдельных морфологически различающихся группировок (например, многие тропические окунеобразные, в частности, — обитатели коралловых рифов).

Как мы отмечали ранее (Никольский, 1967, 1973, и др.), выявляется четкая закономерность: виды более высоких широт, живущие в лабильных абиотических и биотических условиях, обладают более сложной структурой, чем виды субтропиков, тропиков и экваториальной зоны. В низких широтах экологическую нишу каждой внутривидовой формы высокоширотного полиморфного вида занимает отдельный узкоадаптированный вид, что возможно благодаря стабиль-

ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ
Экологические и морфологические отличия между отдельными группировками

Внутривидовые группировки (формы)									
Виды	Подвиды	Мигрирующие проходные и жилые	Прибрежных и открытых вод	Хищники ¹ , зообентофаги, планктофаги, фито- и детритофаги	Осене-зимне- и весенне-летнепереступающие	Озьяные и яровые	Зимующие в море или реках	Быстро- и медленно-растущие	
Кумжа — <i>Salmo trutta</i> L.	Северная, черноморская, каспийская, аральская, североафриканская, малазиатская	Проходные, озерные, речные (форели)	Четких группировок нет	Хищники, бентофаги, питающиеся наземной фауной	Осене-переступающие	То же	В море, в реках	Быстро- и медленно-растущие	
Благородный лосось — <i>Salmo salar</i> L.	Нет	Проходные, жилые карликовые самцы, озерные, не уходящие в море	Нет	Хищники, зообентофаги, питающиеся наземной фауной (карликовые самцы)	Осене- и весеннепереступающие	*	В море, в озерах, в реках	То же	
Обыкновенный сиг — <i>Coregonus lavaretus</i> (L.)	Европейский, сибирский, байкальский, американский	Проходные, озерные, речные	Глубоководные, озерные, прибрежные	Хищники, бентофаги, планктофаги	То же	Не известны	То же	*	

Внутривидовые группировки (формы)							
Виды	Позднозрелые, чаще крупные, скороспелые мелкие	Многопозвонковые мелкочешуйные, малопозвонковые крупночешуйные	Малотычинковые многотычинковые	Высокотелые прогонистые	С коротким хвостовым стеблем, с длинным хвостовым стеблем	Относительно большеголовые, малоголовые	Большеглазые, малоглазые
Кумжа — Salmo trutta L.	Крупные проходные и озерные мелкие (форели)	Северные многопозвонковые и мелкочешуйные, южные малопозвонковые крупночешуйные	Четких группировок нет	Озерные и проходные более высокотелые, форели более вальковатые	Четких группировок нет	Большеголовые хищники и малоголовые зообентофаги	Четких группировок нет
Благодородный лосось — Salmo salar L.	У проходных четких группировок нет. Карликовые самцы скороспелые	Четких группировок нет	Нет	Озимые более высокотелые, яровые обычно более прогонистые	Озимые обычно имеют более короткий хвостовой стебель	Четких группировок нет	Нет
Обыкновенный сиг — Coregonus lavaretus (L.)	Есть обе группы, часто четко обособленные	Есть как многопозвонковые и малопозвонковые	Есть хорошо обособленные многотычинковые, средние и малотычинковые	Есть высокотелые (обычно озерные) и прогонистые с вальковатым телом	Есть с коротким и длинным хвостовым стеблем, главным образом озерные	Большеголовые и малоголовые	Большеглазые (обычно губные) и малоглазые

Внутривидовые группировки (формы)									
Виды	Подвиды	Мигрирующие проходные и жилые	Прибрежных и открытых вод	Хищники ¹ , зообентофаги, планктофаги, фито- и детритофаги	Осенне-зимние и весенне-летнепереступающие	Озимые и яровые	Зимующие в море или реках	Быстро- и медленно-растущие	
Сельдь — <i>Clupea harengus harengus</i> L.	Атлантическая, тихоокеанская, Балтийская, Беломорская	Морские	Открытых вод, фиордовая	Планктофаги, хищники	Весенне-, летне- и осеннепереступающие	Нет	В море	Быстрорастущие крупные, медленно-растущие мелкие	
Треска — <i>Gadus morhua</i> L.	То же	Морские, мигрирующие	Открытых вод, фиордовая	Хищники, зоонктофаги, бентофаги	Весеннепереступающие	»	»	Быстро- и медленно-растущие	
Плоска — <i>Rutilus rutilus</i> L.)	Европейская, азовско-черноморская, каспийская, аральская, сибирская	Полупроходные, озерные, речные	Нагуливающаяся в открытых водах, камышовая форма	Зообентофаги, фитофаги	То же	»	В реках, в озерах	Быстро-, и медленно-растущие	
Окуль — <i>Perca fluviatilis</i> L.	Европейский, американский	Жилые	Открытых вод и прибрежные. Есть карликовые самцы	Хищники, зоонктофаги	»	»	То же	Быстро- и медленно-растущие	

¹ Питание дается для взрослых особей.

Внутривидовые группировки (формы)									
Виды	Поздносозревающие крупные, скороспелые мелкие	Многопозвонковые мелкочешуйные, малопозвонковые крупночешуйные	Малотычинковые многотычинковые	Высокотелые прогонистые	С коротким хвостовым стеблем, с длинным хвостовым стеблем	Относительно большеголовые, малоголовые	Большеглазые, малоглазые		
Сельдь — <i>Clupea harengus harengus</i> L.	Есть как поздносозревающие, так и скороспелые	То же	Четких группировок нет	Четких группировок нет	Четких группировок нет	То же	Четких группировок нет		
Треска — <i>Gadus morhua</i> L.	То же	*	Нет	Нет	Нет	Большеголовые, главным образом хищники и малоголовые — зооэктобентофаги	То же		
Плотава — <i>Ruffus ruffus</i> (L.)	*	Есть многопозвонковые мелкочешуйные и малопозвонковые многочешуйные	*	Высокотелые и прогонистые	Есть с коротким и длинным хвостовым стеблем	Большеголовые и малоголовые	*		
Окунь — <i>Percu fluviatilis</i> L.	Есть как поздносозревающие, так и скороспелые, и в частности карликовые самцы	Четких группировок нет	*	Четких группировок нет	Четких группировок нет	То же	*		

ности условий жизни в тропических и экваториальной зонах. В высоких широтах узкоадаптированные (особенно к условиям питания) виды, как правило, не могут существовать. Эта закономерность (большая полиморфность видов высоких широт) свойственна рыбам как пресных, так и морских вод и, видимо, не только рыбам, но и многим другим группам водных животных. Так, М. И. Дунбар (Dunbar, 1972, и др.) также отмечает, приводя в качестве примера главным образом ракообразных, что виды, обитающие в высоких широтах, имеют более сложную структуру, чем обитающие в тропиках и субтропиках. Например, эуфаузииды и гиперииды в тропической зоне Атлантического и Тихого океанов представлены исключительно монотипическими видами, а в арктических и бореальных водах у этих групп довольно большое количество политипических видов. У костистых рыб в пределах одной и той же географической зоны политипических видов больше, и внутривидовая структура у филогенетически более древних сложнее, чем у более молодых групп. Естественно, что у прибрежных морских видов, населяющих континентальный шельф, и у пресноводных видов рыб внутривидовая структура обычно сложнее, чем у видов эпипелагиали и батипелагиали. У широко распространенных эпипелагических рыб чаще наблюдается клинальная изменчивость.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ РЫБ

Под изменчивостью организмов, в том числе и рыб, обычно понимают два взаимосвязанных явления: с одной стороны, — это разнообразие, или разнокачественность особей, слагающих ту или иную совокупность организмов, с другой стороны, — изменение особей в этой совокупности. Подробно понятие «изменчивость» разработано Г. Д. Поляковым (1975), который, на наш взгляд, совершенно правильно указывает, что этот термин относится и к мутациям. Противопоставление мутационной изменчивости как действительной изменчивости всем другим видам изменений нам представляется глубоко ошибочным. Возрастные изменения, половые различия, групповые изменения различного типа — все входит в понятие «изменчивость», не говоря уже о так называемых индивидуальных изменениях.

Всякое изменение, любая разнокачественность, если она не является патологией, носит приспособительный характер, обеспечивая существование вида в меняющихся условиях жизни. Вид, взаимодействуя со своей средой, остается самим собой, но в то же время непрерывно изменяется в определенных пределах, различных для разных видов, приспособительно отвечая на изменения условий жизни. А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910) отмечал, что разные виды обладают

разной амплитудой изменчивости — конституциональной амплитудой эластичности. Анализируя закономерности изменчивости и ее роль в процессе исторического развития, Б. М. Житков (1922) писал: «Современная фауна дает нам много примеров того, насколько различна пластичность животных и в какой различной мере способны они приспособляться к окружающим их условиям при изменении обстановки» (с. 61). Приспособление — это одно из важнейших свойств всего живого. Как было показано ранее (Никольский, 1955а), размах изменчивости — это также важнейшее видовое приспособление. Чем в более изменчивых условиях формируется и обитает вид, тем он эврибионтнее, тем шире его адаптивная изменчивость и тем сложнее обычно его структура, т. е. тем полиморфнее этот вид. Эврибионтные виды, как правило, обладают более широкой областью распространения и занимают более широкую экологическую нишу, чем виды стенобионтные (Никольский, 1947а, 1953). Что понимается под приспособленностью организмов? Способность организма, популяции и вида в целом существовать в определенных условиях обуславливается тем, что его строение, функции и поведение соответствуют этим условиям. Приспособленность, т. е. относительное соответствие условиям обитания вида, вытекает из основной общей биологической закономерности противоречивого единства организма и среды. Всякое приспособление относительно и конкретно; оно есть приспособление к определенным условиям жизни и неприспособление к другим. Лосось, приспособленный размножаться, закапывая икру в гальку, не способен откладывать ее на растительность. Тунец, приспособленный питаться nekтоном, не может питаться растительностью, как спаровые рыбы.

Характер приспособленности меняется в онтогенезе, а это связано с изменениями в строении, физиологии и образе жизни организмов, в том числе в размахе изменчивости. Так, например, размер жертвы у китайского окуня — аухи — *Siniperca с hua-tsi* (Bas.) в личиночном состоянии относительно больше, чем жертвы взрослых рыб. Молодь толстолобика — *Hypophthalmichthys molitrix* (Val) длиной до 15 мм питается животными объектами — зоопланктоном — и имеет относительно короткий кишечник, приспособленный к перевариванию животной пищи. Более крупные особи переходят на питание относительно более мелким растительным кормом — фитопланктоном, что связано с серьезными изменениями их пищеварительного тракта (Веригин, 1950; Боруцкий, 1950). У того же толстолобика при более благоприятных условиях питания кишечник оказывается более коротким, чем при менее благоприятных (Боруцкий, 1973). У щуки, наоборот, молодь питается относительно более мелким кор-

мом, чем крупные особи; более крупный корм потребляют особи, достигшие длины 40 см и более. Именно поэтому при выращивании в прудовых хозяйствах карпа крупных (более 40 см) шук из прудов вылавливают, так как они переходят с питания сорной рыбой на питание карпом.

Существенные различия могут быть в характере приспособлений у особей разного возраста в связи со сменой стайного образа жизни в молодом возрасте на одиночный во взрослом состоянии. В этом случае смена адаптаций связана с изменением характера окраски и развитием тех или иных органов чувств. Например, у многих видов гольянов и пескарей на ранних этапах онтогенеза имеется черная полоса вдоль тела, которая у взрослых особей исчезает.

Существенные различия в адаптациях известны у особей разного пола, обычно связанные со спецификой размножения (хариус, *Opsariichthys* и многие другие). Но у некоторых видов разница в адаптации у разных полов связана и с разницей в характере питания, и другими свойствами. Смена характера приспособлений имеет место не только в онтогенезе; она может носить циклический характер, меняясь в разные сезоны года. Это связано в первую очередь с сезонной сменой функций органов, изменением образа жизни и интенсивности обменных процессов, развитием брачного наряда и т. д.

Приспособление — это свойство вида, обеспечивающее выживание и «процветание» совокупности организмов (вида, популяции) иногда за счет отдельных индивидуумов. Известно, что в значительной степени за счет трупов погибших производителей прямо или опосредованно питается молодь дальневосточных лососей в нерестовых реках (Васнецов, 1953; Крохин, 1959). Питание молодью своего же вида в урожайные годы (у трески, наваги и др.) служит одним из механизмов регуляции численности популяции рыб. У ряда видов (обыкновенный, балхашский окуни и др.) через питание собственной молодью осваиваются корма, недоступные непосредственно взрослым особям.

«Паразитирование» молоди на взрослых особях (например, у некоторых *Cichlidae* и сомов, или самцов на самках — у удильщиков), наносящее некоторый ущерб одним особям, обеспечивает существование других особей и вида в целом. Все видовые признаки и свойства, включая размах изменчивости и, видимо, способность мутирования, имеют приспособительное значение. Это хорошо показали И. В. Мичурин (Логачев, 1975) на растениях и Д. Н. Кашкаров (1939) на животных. Органов без функций не бывает. Под рудиментами мы понимаем такие органы, которые в процессе исторического развития и изменения своей функции сократились в размерах, однако продолжают выполнять какую-то опре-

деленную функцию, как и все остальные органы. У многих рыб имеются рудиментарные зубы, рудиментарная чешуя, но и те и другие играют определенную роль в жизни особей, т. е. в обеспечении условий существования вида.

Большой размах изменчивости — это важное свойство эврибионтного вида, позволяющее ему осваивать широкий диапазон жизненных условий, занимать широкую экологическую нишу. В то же время эврибионтные виды менее эффективно используют среду, чем стенобионтные.

Емкость биотопа становится больше, если он осваивается несколькими видами, занимающими более узкие экологические (особенно пищевые) ниши, чем если он населен одним эврибионтным видом. В первом случае утилизация ресурсов биотопа оказывается более полной, а усвоение их более эффективным. На этом принципе, в частности, строится развитие поликультуры в прудовом рыбном хозяйстве.

Часто принято делить изменчивость на наследственную и ненаследственную. Мы считаем такое деление не совсем правомерным и требующим серьезных оговорок. Под наследственностью мы понимаем отражение свойств родителей в потомстве. Всякий видовой признак, любое видовое свойство, в том числе и размах изменчивости, и наследственны, и ненаследственны. Уоддингтон (1970), по нашему мнению, правильно считает, что «Давнишняя проблема об относительной роли наследственности и среды в эволюции (эту проблему часто, хотя и не совсем верно, называют «проблемой ламаркизма») стала, как мне кажется, значительно яснее после того, как было признано, что сама способность организма реагировать на воздействие среды в процессе развития представляет собой наследственное свойство». В этом смысле наследственными и одновременно ненаследственными являются все те признаки и свойства внутривидовых группировок, которые возникают как приспособления к среде, а не как травматические повреждения, аналогичные тем, которые возникают после отрубания хвостов у крыс в опытах Вейсмана (Житков, 1922). При сохранении условий, определивших возникновение данной группировки, она сохраняется в течение жизни многих поколений. При изменении условий группировка может превратиться в другую, но при их восстановлении она может возникнуть вновь от исходной формы. В своих работах мы подчеркиваем именно то, что внутривидовые группировки обратимы, а виды — нет, поэтому изложение наших взглядов Ю. П. Алтуховым (1974) неточно.

Нам представляется совершенно неоправданным деление изменчивости на неопределенную и определенную, из которых первая форма изменчивости играет в эволюции решающую роль. При этом, как признавал и Дарвин, неопреде-

ленная изменчивость якобы почти не зависит от изменений условий существования популяции. Правда, позднее он изменил свою точку зрения и в ряде своих высказываний, в том числе в письме к Морицу Вагнеру от 13 октября 1876 г., говорил: «По моему мнению, величайшая ошибка, которую я допустил, заключается в том, что я придавал слишком мало значения прямому влиянию окружающей среды, т. е. пищи, климата и т. д., независимо от естественного отбора» (Дарвин, 1950, с. 251).

Мы считаем, что всякая изменчивость и определена, и неопределена, т. е. и закономерна, и в какой-то мере случайна, что зависит как от свойств организмов, так и от характера воздействия условий жизни.

Изменчивость живых организмов, в том числе и рыб, подчинена общему закону отражения, как философской категории. А это значит, что всякое тело определенным образом согласно своей специфике реагирует на определенное воздействие. Но поскольку нет двух совершенно одинаковых тел и двух совершенно одинаковых воздействий, то имеет место разброс изменчивости, причем тем больший, чем больше разнообразие тел и разнообразие воздействий. Это общий закон, которому подчиняются все физические, химические и биологические реакции.

Специфика реакции живых организмов заключается в том, что в пределах видовой приспособленности они реагируют целесообразно [«целесообразность» мы трактуем в понимании П. К. Анохина (1973)]. Если организм (или совокупность организмов) подвергается воздействию фактора или градиента фактора, к которому он не приспособлен, то он реагирует на это воздействие так же, как на близкий по характеру действия фактор среды. Если реакция окажется в новых условиях целесообразной, организм, популяция, вид выживут, если нет — погибнут.

Д. Н. Кашкаров (1939), ссылаясь на В. П. Коровина, отмечал, что «В основе морфологических изменений лежат функциональные изменения организма под влиянием воздействий внешних факторов в их непривычных для организма интенсивностях. Эти изменения вызывают известные сдвиги «норм реакции» организма, а коррелятивно с этим и отклонения морфологического характера» (с. 629).

В одном случае изменения могут оказаться стойкими и закрепиться наследственно, в другом — проявиться лишь в одном поколении, но в обоих случаях это будет связано с характером изменения среды, в которой живет вид. В пределах видовой амплитуды изменений они могут иногда возникать и как приспособления к будущим условиям, в какие должна будет попасть популяция (примеры — накопление жира для обеспечения зимовки или миграции, развитие брач-

ных морфологических признаков до начала нереста). Конечно, эти образования и до выполнения своей основной функции не являются бесполезными и играют определенную роль; например, брачный наряд имеет часто защитное значение при миграции к нерестовому биотопу, накопленный жир обеспечивает ход текущего обмена в период нагула и т. д. Подобного рода адаптации П. К. Анохин (1973) метко назвал опережающим отражением.

Такие факты, как параллелизм изменчивости и ряд других, указывают на сходство между механизмами, регулирующими как внутривидовую изменчивость, так и видообразование. Разница имеет место, видимо, лишь в масштабе действия и в том, что при внутривидовых изменениях процесс обычно носит, как говорилось выше, обратимый характер, а при видообразовании он становится уже необратимым. Еще Дарвин писал: «Сложные и малоизвестные законы, управляющие образованием разновидностей, насколько мы можем судить, идентичны с законами, которые управляли образованием отдельных видов. В обоих случаях физические условия оказывали, по-видимому, некоторое прямое и определенное действие, но как велико это действие мы не можем сказать» (Дарвин, 1939, с. 653).

П. К. Анохин (1973) правильно указывал, что «Отражение действительности всегда было активным процессом деятельности самого организма» (с. 79). В этой связи полезно также напомнить слова Н. П. Дубинина (1973): «Самодвижение органических форм идет по принципу открытых систем, оно не может иметь направленности без исторического процесса создания приспособленности организмов к условиям среды. В этом смысле полностью сохраняет свое значение тезис о диалектическом единстве организма и среды» (с. 53).

Каковы же механизмы, регулирующие изменчивость и наследственность как адаптивное свойство живого? Связывать наследственную изменчивость только со случайными изменениями, происходящими в хромосомах, и деятельностью находящихся в них нуклеиновых кислот не представляется возможным. В процессе изменчивости и наследования участвуют весь организм, популяция и вид в целом как единая саморегулирующаяся открытая система. Причем существенную роль в саморегуляции играют ферменты, но в определенной степени адаптивная регуляция и амплитуда изменчивости связаны также с характером кариотипа.

Механизмы, регулирующие изменчивость рыб, изучены еще очень плохо. Е. М. Крепс (1967) показал, что сдвиги в составе жирных кислот имеют большое значение в изменчивости и наследственности организмов. Установлено (Калабухов, 1972), что изменения в составе жирных кислот и

количестве жиров млекопитающих могут иногда резко менять функции липопротеидных мембран клеток, а это в свою очередь может приводить к перестройке нуклеиновых кислот ядер клеток. Н. И. Калабухов писал: «Вероятно, что и другие сдвиги в жировом обмене, связанные с воздействием периодических, а иногда весьма резких изменений условий существования организмов, в частности состава пищи животных, могут повлечь за собой колебания в проницаемости липопротеиновых мембран. Эти изменения в свою очередь отразятся на степени чувствительности клеток и их органелл к воздействию различных физических и химических факторов среды и могут повлечь за собой сдвиги в наследственном комплексе» (с. 28).

Как известно, липиды наиболее динамичные из резервных веществ, обеспечивающих жизнь организмов. Анализ клеточных мембран позволил установить повышенное содержание в них липидов. Клеточные мембраны содержат около 40% липидов от сухой массы, причем даже незначительные изменения в количестве и качестве жиров и форме их молекул могут приводить к изменению в функционировании клеточных, включая и ядерные мембраны (Поликар, 1975).

Взаимодействие механизмов, регулирующих изменчивость, наследственность и изменения условий среды, осуществляемое по принципу обратных связей: среда \rightleftharpoons белки \rightleftharpoons РНК \rightleftharpoons ДНК, контролируется через изменения в проницаемости мембран, что в свою очередь зависит от количества и качества липидов в мембране. А поскольку установлено, что метаболиты клетки могут регулировать синтез М — РНК («информационной» рибонуклеиновой кислоты, Спирин, 1965), а РНК может реплицировать ДНК, то изменение в проницаемости липидных мембран, связанное с изменением условий жизни, в первую очередь обеспеченности пищей, несомненно, отражается на изменчивости организмов и их потомства.

Организм любого животного, в том числе и рыб, имеет систему приспособлений, регулирующих сработку резервных веществ при изменении обеспеченности пищей и обуславливающих «консерватизм наследственности». Как известно, у рыб сработка жиров из организма при голодании идет в определенном порядке: сначала срабатывают жиры в полости тела, на кишечнике и жиры печени, затем жиры мышц и в последнюю очередь жиры с гонад. Сработка жиров с гонад начинается лишь тогда, когда начинают срабатываться белки мышц (Чугунова и др., 1961).

Как нам удалось показать на примере осетровых *Acipenseridae*, виды с большим числом хромосом, а, видимо, и с большим количеством ДНК (Hinegardner, Rosen, 1972) обладают большей вариабельностью (эластичностью). У осетровых, как известно, имеется две группы видов: с диплоид-

ным набором 120 хромосом (*Acipenser baeri* Brandt, *A. shrencki* Brandt, *A. güldenstädti* Brandt) и с диплоидным набором 60 хромосом (*Huso huso* (L.), *H. dauricus* (Georgi), *Acipenser ruthenus* L., *A. stellatus* Pall., *A. nudiventris* Lov. (Никольский, Каневская, 1972).

Как видно из приведенных в табл. 2 цифр и по меристическим, и по пластическим признакам виды осетровых с диплоидным набором 120 хромосом обладают значительно

Таблица 2

Средние величины среднего квадратического отклонения σ и коэффициента вариации CV по меристическим и пластическим признакам у видов осетровых (роды *Huso* и *Acipenser*) с диплоидным набором хромосом 120 и 60 (по Никольскому и Каневской, 1972)

Признаки	Число хромосом			
	120		60	
	σ	CV	σ	CV
Меристические				
Число				
лучей в D	3,23	7,73	3,14	6,36
лучей в A	2,45	9,98	2,23	8,23
спинных жучек	1,29	9,76	1,20	9,01
боковых жучек	3,15	8,18	2,75	6,11
брюшных жучек	1,13	11,88	1,14	9,89
жаберных тычинок на первой дуге	3,45	10,80	2,45	9,63
Среднее	2,45	9,72	2,15	8,20
Пластические				
Длина				
головы, % от l	1,19	6,59	1,32	5,85
рыла, % от l	3,38	8,59	2,97	7,45
наибольшего усика, % от l	3,19	13,62	2,21	12,68
хвостового стебля, % от l	2,16	12,67	1,38	9,78
Среднее	2,48	13,87	1,97	8,94

большим размахом изменчивости, большей «эластичностью», чем виды с 60 хромосомами. Эта же закономерность намечается и у других групп рыб: лососевых, цихлид и т. д.

Аналогичная картина получилась при сравнении минимальных и максимальных величин размаха изменчивости.

Конечно, было бы ошибочным связывать механизмы регуляции размаха изменчивости только с числом хромосом, количеством и качеством ДНК. И в пределах групп видов осетровых с 120 и с 60 хромосомами виды, распространенные в более высоких широтах, оказываются более изменчивыми, чем обитающие в более низких широтах [сибирский осетр по сравнению с русским осетром в группе со 120 хромосомами, стерлядь по сравнению с севрюгой и шипом в группе с 60 хромосомами (Никольский, Каневская, 1972)].

У близких родов сем. Cichlidae более эврибионтные и изменчивые виды рода *Tilapia* имеют большее число хромосом ($2n=48$), чем стенобионтные виды рода *Parachanna* ($2n=44$). Видимо, механизмы, управляющие изменчивостью, едины. Это подтверждается как наличием связи между числом хромосом и размахом изменчивости, так и одинаковостью параллельных изменений как у внутривидовых форм (в этом случае они могут быть обратимыми), так и у видов одного рода и родов одного семейства. В связи с чем, по нашему мнению, вряд ли правомочно деление изменчивости на фенотипическую и генотипическую.

Выше были высказаны некоторые соображения относительно механизмов, регулирующих размах и характер изменчивости. Попытаемся проанализировать, как формируется разнокачественность в потомстве одной особи, в поколении, популяции и у вида в целом. Несомненно, что у рыб имеются специальные приспособления, регулирующие как их плодовитость, так и качество порождаемого потомства (Никольский, 1974). Разнокачественность особей в поколении начинает формироваться еще в теле родительских особей. Очень существенным приспособлением при формировании разнокачественности популяции является характер нереста. Даже у одновременно нерестующих особей, у которых вся икра выметывается за один раз, все же существует некоторая разновременность в откладке порций икры. Это наблюдается у осетровых, лососей и др. У осетровых, например, зрелая икра овулирует и выметывается в естественных условиях в течение относительно непродолжительного времени. Однако качество выметываемой икры оказывается несколько различным. Часть икры более мелкая, часть более крупная, причем это в малой степени зависит от оводенности икры: из более крупной выводятся более крупные, из более мелкой — более мелкие предличинки (Семенов, 1963). Сходная картина разновременности овуляции при одновременном созревании икры наблюдается у некоторых тропических рыб, например у блахайбы *Lutjanus synagis* (L.), но у нее сроки овуляции могут быть растянуты на довольно значительный период (Решетников, Кларо, 1976).

Разнокачественность молодежи в поколении зависит не только от разновременности вымета зрелых икринок одной особью и разнокачественности выметываемых ею икринок. Последнее определяется, как это установлено еще Мейсом (1940), расположением икры по отношению к крупным или мелким кровеносным сосудам. Разнокачественность молодежи в очень большой степени зависит также от характера подхода рыб разного размера к нерестилищам и сроков их нереста. Особенно заметно растянутость нереста связана с разными сроками подхода на нерест рыб разного размера и возраста

у тропических рыб с одновременным созреванием ооцитов. Наконец, разнокачественность молоди в поколении у многих видов определяется порционностью икротетания, связанной с разновременностью созревания отдельных порций овоцитов. Таким образом, у рыб формирование разнокачественности поколения в очень большой степени связано с характером нереста, который в свою очередь вырабатывается так же, как приспособление к более полному освоению личинками их кормовой базы (Никольский, 1974).

Тип икротетания подчинен определенной географической зональности. В тропиках у рыб нерестовый сезон практически охватывает весь год (Овен, 1976), хотя нерест отдельных видов и приурочен к отдельным сезонам, и лишь немногие виды мечут икру в течение круглого года, такие, например, как желтоперый тунец — *Thunnus albacares*. При этом круглогодичный нерест данного вида имеет место в экваториальной части ареала, а в северной и южной он носит сезонный характер. У шпрота — *Sprattus sprattus* в Балтике нерест сезонный, а в Черном море круглогодичный, хотя основная масса особей мечет икру в зимнее время года. Обычно наиболее короток нерестовый сезон у рыб высоких широт хотя и здесь встречаются виды, например *Catostomus catostomus rostratus* (Til), с порционным икротетанием (Шилин, 1973).

Естественно, что специфика развития икры и нереста рыб соответственно связана и с развитием мужских половых продуктов. Как правило, V стадия зрелости (текучесть) наступает у самцов раньше, чем у самок. При этом даже у тех видов, у которых самки отличаются одновременным созреванием овоцитов, у самцов, например у самцов лососей (Смирнов, 1975), созревание спермы и выделение эякулята носит порционный характер, что связано с участием одного и того же самца в нересте с несколькими самками. Количество эякулята и число спермиев в единице объема меняются в процессе нереста от его начала к концу. Наибольший процент оплодотворения икры дают обычно средние порции молок. Это отмечается как у осетровых (Сытина, 1975), так и у лососевых (Смирнов, 1975 и др.), и карповых (Михеев и др., 1970). К сожалению, нам не удалось найти данные о разнокачественности сперматозоидов у одной особи и влиянии этой разнокачественности на качество продуцируемого потомства.

Значительно лучше изучены формирование разнокачественности икры (главным образом по запасу в ней резервных веществ) у одной самки и динамика этой разнокачественности в связи с изменением условий жизни материнского организма, что, естественно, сказывается и на разнокачественности продуцируемого потомства (рис. 3). Этот вопрос

подробно рассмотрен В. И. Владимировым (1974), а также в монографии «Теория динамики стада рыб» (Никольский, 1974а, с. 74 и др.). Как уже говорилось, размеры продуцируемой икры зависят от расположения икринок по отношению к большим и меньшим сосудам. Следовательно, разброс размеров выметываемых икринок в значительной степени зависит от того, насколько хорошо они снабжаются материнским организмом питательными веществами. В условиях худшей обеспеченности пищей производителей разброс, как известно, увеличивается, при высокой обеспеченности пищей — уменьшается. У сардины, например, количество желтка в икринке зимой больше, чем летом; зимой больше и разброс изменчивости икринок как по их общему размеру, так и по диаметру желтка (рис. 4) (Southward, Demir, 1974). Формирование разнокачественности поколения продолжается, естественно, и после того, как икра выметана и оплодотворена.

Существенное значение имеют и те условия, в которые икра попадает после вымета. Мы здесь не приводим примеров связи между температурой и соленостью воды и результатами инкубации икры, отмеченной у разных видов рыб (лососевых, карпозубых, саргана и др.). Об этом говорилось выше. Напомним только, что у быстрорастущих особей, развивающихся в воде с более высокой температурой, продолжительность жизни обычно меньше, чем у медленнорастущих, и они раньше выбывают из состава поколения. С этим связано и то, что у старых особей часто бывает несколько большее число позвонков и чешуй в боковой линии, чем у рыб среднего возраста и молодых (Ермохин, 1974).

Существенные перестройки происходят в разнокачественности популяции и после перехода личинок на внешнее питание. Этот вопрос рассматривается в монографии и ряде статей Г. Д. Полякова (1975), где он показывает, как при ухудшении обеспеченности пищей увеличивается разброс размерной изменчивости, что позволяет популяции в целом осваивать более разнообразные корма. В. А. Пикулевой (Григораш) и нами на примере пескарей показано, что при высокой обеспеченности пищей все особи в популяции имеют сходный спектр питания, а при ухудшении обеспеченности пищей длинноусая часть популяции питается предпочтительно одним видом корма, и короткоусая — другим (Никольский, Пикулева, 1958). У обыкновенного пескаря — *Gobio gobio suposcephalus* Dyb. из бассейна Амура при повышении обеспеченности пищей значительно сокращается размах изменчивости (табл. 3).

Аналогично меняется и изменчивость относительной величины диаметра глаза. У пескаря из Ингоды среднее квадратическое отклонение этого признака равно 0,44, а коэффи-

цент вариации 7,2, а у пескаря из оз. Уддьль соответственно 0,31 и 5,2 (Никольский, 1956).

При изменении характера питания может меняться и морфология кишечника. Так, у радужной форели, питающейся естественными кормами, число пилорических придатков больше, чем у питающейся искусственными кормами (Боровик, 1969).

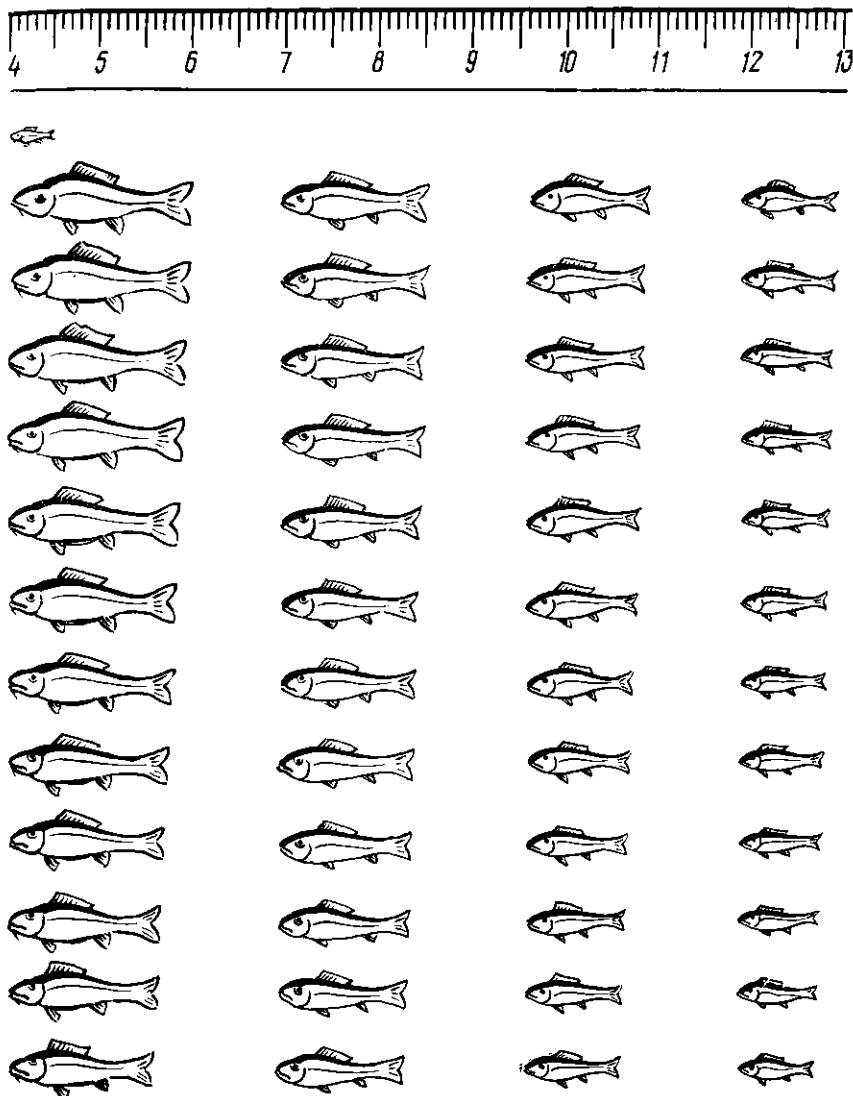


Рис. 3. Различия в размерах у молоди *Tilapia mossambica* из одного помета (Rept. of Tropical Fish Culture Research Inst. for, 1963).

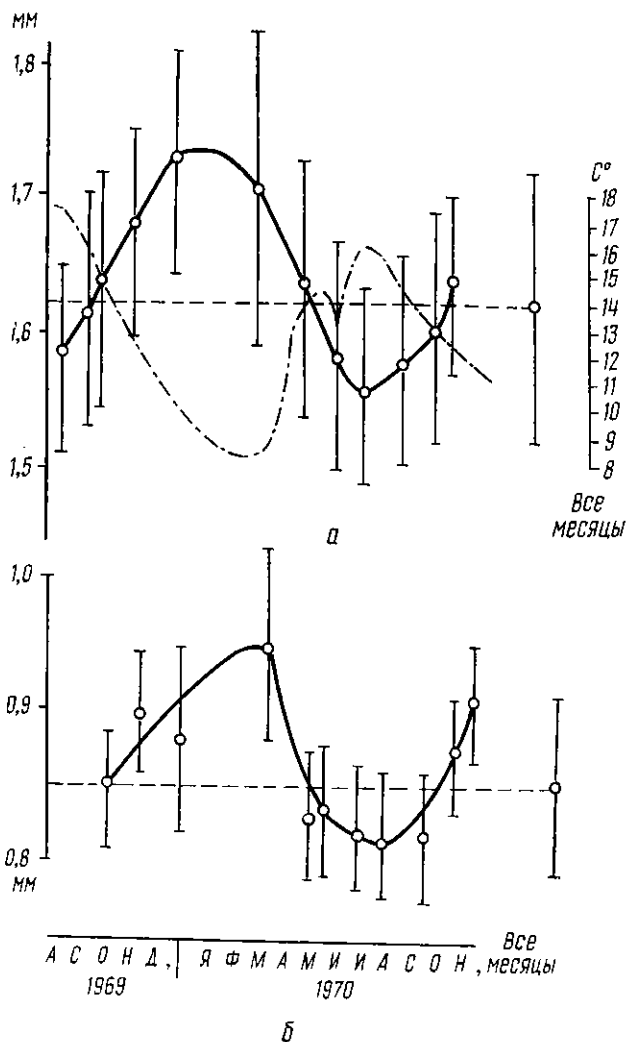


Рис. 4. Сезонные изменения размеров икринок и диаметра желтка у сардины *Sardina pilchardus* Walb. (Southward, Demir, 1974):

а — диаметр икринок (сплошная линия); б — диаметр желтка (сплошная линия); вертикальные линии — размах изменчивости (среднее квадратичное отклонение); пунктирная линия — температура поверхности воды; буквами обозначены месяцы.

Существенные адаптивные перестройки могут происходить в соотношении полов в разных поколениях. Этот вопрос рассмотрен нами в предыдущей монографии (Никольский, 1965, 1974а). Мы имеем в виду не механизмы закладки пола, которым посвящено большое количество работ (Персов, 1975), хотя в этом вопросе остается еще довольно много не-

ясностей, а дифференцировку пола в процессе развития, которая, видимо, в значительной степени связана с количеством и качеством пищи, а значит, и с численностью популяции. Механизмы этой регуляции, как мы уже писали, носят в значительной степени гуморальный характер.

Таблица 3

Изменчивость длины усиков у обыкновенного пескаря из разных участков Амура и ее связь с обеспеченностью пищей (по Никольскому, 1956)

Место обитания	Амплитуда изменчивости	Среднее квадратическое отклонение	Коэффициент вариации	Биомасса бентоса, г/м ²	Число видов бентоса	Число основных компонентов
Ингода	7—12	1,02	10,1	1,07	14	16*
Болонь	6—10	0,97	10,0	2,00	30—40	12
Удьль	6—9	0,62	8,1	11,39	20	11

* В пище найдены не только бентические организмы.

Существенное значение в динамике разнокачественности популяций имеет взаимовлияние разных поколений, отражающееся на возрасте созревания, в первую очередь на растянутости возрастного ряда впервые созревающих особей, элиминации определенных морфологических типов (например, мало- или многопозвонковых особей), изменениях темпа роста и продолжительности жизни, а тем самым на размерно-возрастной структуре популяции и морфологии особей, ее слагающих (Поляков, 1962, 1975; Никольский, 1974а и др.).

Таким образом, вид и популяции, его слагающие, непрерывно изменяются в определенных пределах от момента закладки половых продуктов в теле родительских особей в течение всего онтогенеза и вплоть до смерти особей. Эта адаптивная изменчивость, так сказать, эластичность, обеспечивает существование вида и популяций, его слагающих, в меняющихся условиях жизни и, несомненно, играет важную роль в историческом развитии органического мира.

Морфологическая, физиологическая и экологическая изменчивость у рыб подчиняется определенной вертикальной зональности и широтной поясности. Соответственно и размах оптимальных абиотических и биотических условий, в которых нормально может жить и развиваться рыба, у высокоширотных видов (с большим числом хромосом) больше, чем у низкоширотных. Так, например, у изученных видов осетров русского — *Acipenser güldenstädti* Brandt и сибирского — *A. baeri* Brandt диапазон нерестовых температур больше, чем у севрюги — *A. stellatus* Pall., у которой и сами нерестовые температуры выше (Никольская, Сытина, 1978 а, б). Как

указывалось, обычно виды, обитающие в высоких широтах, более изменчивы. В одних случаях имеет место очень широкий ряд изменчивости с единой модой, как, например, у полярной тресочки — *Voreogadus saida* (Lep.), в других образуются более или менее обособленные внутривидовые группировки, приуроченные к определенной экологической нише. Так, у сига — *Coregonus lavaretus* (L.) либо образуется большое число различных экологических форм, различающихся по местам и срокам нереста или по характеру питания, либо в более лабильных условиях имеет место единый растянутый ряд, например, по характеру питания, и отдельных, относительно обособленных форм не возникает (Решетников, 1963). В последнем случае наблюдается и единый ряд изменчивости соответствующих признаков, например числа жаберных тычинок или пилорических придатков.

Намечается еще одна существенная особенность. У видов с широким распространением в более высоких широтах обычно отдельные стада менее четко локализованы, чем у видов более низких широт. Так, например, у вахни — *Eleginus gracilis* (Til.) в южной части ареала отдельных местных стад больше, и они более четко локализованы, чем в его северной части, где ареалы, занимаемые отдельными локальными стадами, много шире и границы отдельных стад четки (Семененко, 1970).

В целом же, как показало сравнение размаха изменчивости (среднего квадратического отклонения и коэффициента вариации) видов рыб, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам, у видов комплексов более высоких широт отмечается больший размах изменчивости, чем у видов комплексов, распространенных ближе к экватору. Наиболее четкая картина получается, естественно, по меристическим признакам (табл. 4).

Таблица 4

Среднее квадратическое отклонение и коэффициент вариации меристических признаков у рыб, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам (по Никольскому, Каневской, Тряпициной, 1976)

Признаки	Комплексы			
	арктический		бореальный	
	пресноводный	морской	пресноводный	морской
σ	1,79	1,42	1,24	1,18
CV	5,97	5,34	5,38	4,10

Сравнительно небольшая разница в коэффициентах вариации рыб бореального и арктического пресноводных комплексов

сов объясняется не близким размахом изменчивости (если измерять ее стандартным отклонением), а тем, что абсолютные средние величины метамерных признаков у более холодноводных арктических форм обычно выше, чем у форм, распространенных в более низких широтах. А так как средняя величина признака входит в знаменатель при вычислении коэффициента вариации, то естественно, что большая величина средней приводит к занижению коэффициента вариации у более холодноводных форм. Интересны закономерные различия в амплитудах изменчивости меристических признаков у представителей морских и пресноводных комплексов. Как видно из табл. 4, размах изменчивости меристических признаков у пресноводных представителей больше, чем у морских. Это, несомненно, связано с большей стабильностью абиотических условий жизни в море, чем в пресных водах, как исключение удалось выявить только для понтических комплексов. У развившегося в более стабильных условиях пресноводного понтического комплекса обнаруживается значительно меньший размах изменчивости, чем у понтического морского, становление которого происходило при постоянно меняющихся солености, температуре и водности тех водоемов, которые были в кайнозой на месте Понта-Каспия.

Сравнение размаха изменчивости у представителей бореального равнинного и бореального предгорного комплексов также показывает, что формировавшийся в более изменчивых условиях бореальный предгорный комплекс обладает большим размахом изменчивости, чем бореальный равнинный (табл. 5).

Таблица 5

Изменчивость признаков у видов бореальных равнинного и предгорного комплексов (по Никольскому, Каневской, Тряпицкой, 1976)

Признаки	Комплексы			
	бореальный равнинный		бореальный предгорный	
	σ	CV	σ	CV
Меристические	1,06	4,99	1,31	5,49
Пластические	1,54	6,70	1,61	7,42
Среднее (по всем признакам)	1,39	6,14	1,45	6,81

Чем стабильнее условия среды, тем обычно уже размах изменчивости у рыб, тем уже занимаемые ими экологические ниши.

Если представить изменчивость в виде общей схемы, то от высоких широт к низким как в северном, так и южном

полушариях наблюдается уменьшение размаха изменчивости видов; в умеренных широтах образуется большое число внутривидовых форм, многие из которых в связи с изменением условий могут то появляться, то исчезать (например, камышовые формы у многих карповых), а в низких широтах ниши этих внутривидовых форм, как правило, уже заняты самостоятельными видами.

Разнообразие фауны как бы обратно пропорционально степени изменчивости видов, ее слагающих. Наиболее бедны видами водоемы Арктики, и в то же время населяющие их виды рыб, особенно сиги — *Coregonus*, гольцы — *Salvelinus*, коньки — *Catostomus* оказываются наиболее изменчивыми. Величина коэффициента вариации и среднее квадратическое отклонение признаков у рыб высоких широт, как правило, значительно больше, чем у рыб низких широт, живущих в более стабильных условиях. Это хорошо прослеживается при сравнении как разных фаун, так и групп видов, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам в пределах одной фауны (Никольский, 1953).

Размах изменчивости у одного и того же вида в разных местообитаниях сильно зависит от стабильности условий в том или ином местообитании. Естественно, что намеченная выше схема во многих случаях может нарушаться. Так, например, у атлантической сельди — *Clupea harengus* typ. изменчивость органов, связанных с питанием, оказывается большей (см. данные, приведенные в табл. 6), чем у ее более

Таблица 6

Изменчивость количества пилорических придатков у локальных стад норвежской сельди и балтийской салаки (по Челурнову, 1961)

Локальное стадо	Среднее количество пилорических придатков $M \pm m$	Среднее квадратическое отклонение σ	Коэффициент вариации CV
Норвежская сельдь	22,8 ± 0,20	2,52	11,2
Салака			
Восточной Балтики	19,0 ± 0,33	2,74	15,2
Рижского залива			
весенняя	17,28 ± 0,28	2,95	16,6
осенняя	19,23 ± 0,28	3,37	17,6

южного балтийского подвида — *Clupea harengus membras* L., живущего в более лабильных условиях обеспеченности пищей.

Из табл. 6 видно, что изменчивость числа пилорических придатков у норвежской сельди меньше, чем у салаки, несмотря на большее число у нее этих придатков, что, видимо,

связано с питанием более крупными объектами (Световидов, 1953). У осенней и весенней салаки Рижского залива наблюдается иная картина. Осенняя салака питается более крупными объектами, чем весенняя, но хуже обеспечена пищей, что обуславливает больший размах изменчивости числа пилорических придатков. Как показано А. В. Челурновым (1961), дефинитивное число пилорических придатков формируется уже в возрасте сеголетка.

Разная изменчивость признаков у разных популяций одного и того же вида, населяющих водоемы разного типа, прослежена Н. К. Каневской (1975) на примере леща — *Abramis brama* (L.), несомненно, приспособившегося к жизни в озерах. В пределах одной и той же географической зоны в озерах лещ, как правило, находит более благоприятные и стабильные условия жизни, чем в реках и водохранилищах. Сравнение размаха изменчивости леща в этих трех типах местообитаний показало, что наименьшая изменчивость морфологических признаков наблюдается у озерного леща, а наибольшая — у леща из водохранилищ. Речной лещ по морфологической изменчивости занимает промежуточное место.

Одна из основных закономерностей изменчивости рыб, подмеченная Дарвиным, заключается в том, что «некоторые довольно сильно выраженные изменения часто повторяются вследствие того, что сходная организация претерпевает и сходные изменения среды» (Дарвин, 1952, с. 146).

Развитием этого положения в значительной степени является закон гомологических рядов, сформулированный Н. И. Вавиловым (1967). Совершенно естественно, что как у близких, так и у далеких в систематическом отношении форм наблюдается сходная направленность изменчивости.

Как видно из табл. 7, даже у далеких групп рыб в сходных условиях могут возникать сходные изменения, являющиеся сходным ответом популяции на сходные изменения среды.

Точнее говоря, под параллельной изменчивостью понимаются изменения, возникающие в разных группах рыб как сходные приспособления к сходным условиям среды. При значительной изменчивости среды, как уже говорилось, таких относительно обособленных внутривидовых группировок обычно не возникает. В более стабильных условиях внутривидовые группировки возникают, но являются обратимыми. Наконец, если условия стабильны, то подобные группировки приобретают уже необратимый характер. Они могут быть сходными у форм одного вида, у видов одного рода, у родов одного семейства. Внутривидовые группировки обычно (но далеко не всегда) выражены у видов высоких и умеренных широт.

Параллельные изменения разных групп рыб
(по Никольскому, 1969)

Рыбы	Много- и мало- звонковые	Много- и малотычин- ковые	Высоко- и низкотелые	Длинно- и коротко- хвостые	Длинно- и коротко- усые	Больше- и малогла- зые	Крупные позднозре- вающие и мелкие ско- респелые	Озимые и яровые	Жилые и мигрирую- щие проходные
Миноги	—	—	—	+	—	+	+	+	+
Осетровые	—	—	—	+	—	+	+	+	+
Сельди	+	+	+	—	+	+	+	+	—
Лососи	+	+	+	+	—	+	+	+	+
Корюшки	+	+	—	—	—	+	+	—	+
Карповые	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Тресковые	—	—	+	+	+	+	+	—	+
Окуновые	+	+	+	+	—	+	+	—	+
Губаны	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Колюшки	+	—	—	+	—	—	—	—	+
Камбалы	+	—	—	—	—	+	+	—	—
Бельдюговые	+	—	—	—	—	—	+	—	—

Примечание. Знак «+» — наличие, а знак «—» — отсутствие соответствующих форм.

Как известно, в высоких и умеренных широтах поли-типических видов больше, чем в низких широтах. В тропиках и экваториальной зоне, наоборот, преобладают монотипические виды и нередко монотипические роды.

Параллельные адаптивные изменения обычно более четко выражены по тем признакам, которые имеют более важное значение в жизни вида. Параллельная изменчивость охватывает у рыб самые различные признаки и свойства (Никольский, 1969). Параллельные изменения могут возникать в связи с движением в воде разной плотности и быть связанными с разницей в числе миомеров. Как известно, многопозвонковые формы обычно приурочены к более плотной и вязкой среде и населяют более холодные и более соленые воды. Много- и малопозвонковые формы и виды известны в самых различных группах рыб. Наличие нескольких группировок, различающихся по числу позвонков, может наблюдаться даже у рыб одного поколения, развивающихся в разных условиях.

О закономерном уменьшении числа чешуи в боковой линии и позвонков у рыб при продвижении от высоких широт к низким писал еще Л. С. Берг (1922). Эта закономерность имеет место как у популяций одного и того же вида, насе-

ляющих разные широты, так и у близких видов. Так, например, К. А. Савваитова с соавторами (1973) отмечает, что у стальноголового лосося — *Salmo gairdneri* Rich из Мексики и Калифорнии меньше число чешуй и чешуя крупнее, чем у популяций того же вида, распространенных севернее. Таких примеров можно привести очень много. Подобного рода зональные закономерности изменчивости получены и в условиях эксперимента.

Еще Тонинг (Täping, 1952) установил в опытах на форели, что изменение плотности и вязкости среды в период метамеризации тела приводит к изменению числа метамеров в хвостовой части. Обзор исследований в этой области сделан Гарсайдом (Garside, 1966) и Татарко (1968). Подобное разделение одного поколения по числу позвонков может иметь место и в естественных условиях, в частности оно отмечено Ю. Е. Лапиным (1974) у беломорской сельди, у которой от летней формы (ивановской) могут развиваться как малопозвонковые, так и многопозвонковые особи в зависимости от того, в какие условия попадает икра. Эти наблюдения были подтверждены экспериментально.

Установлено на примере сига — *Coregonus lavaretus* (L.), что число метамеров, позвонков, чешуй в боковой линии связано с темпом развития. Особи одного и того же поколения, развивающиеся при более высоких температурах, обладают меньшим числом позвонков и чешуй, чем развивающиеся в условиях более низкой температуры, и характеризуются более быстрым темпом роста и ранним достижением половой зрелости. Эти быстрорастущие особи раньше выбывают из состава стада, чем медленно растущие и поздно созревающие (Ермохин, 1974). В то же время на примере рисовой рыбки — *Oryzias latipes* (Temm and Schl.) установлено, что прямой связи между размером икры и числом позвонков, если, естественно, инкубация проводится в сходных условиях, не наблюдается (Lindsey, Ali, 1971).

Так как особи, нерестующие раньше, откладывают более крупную икру, чем особи, нерестующие позже, и ее развитие идет при более низких температурах, то, естественно, у потомства получается большее число позвонков, если же инкубировать икру тех и других особей в сходных условиях, то связи между размерами икринок и числом метамеров установить не удастся. Разница в числе позвонков особей разных поколений наблюдается у большинства видов рыб, населяющих умеренные и высокие широты и обладающих относительно большим числом позвонков и значительной их вариабельностью. Так, у японского анчоуса — *Engraulis japonicus* Schl. особи поколения 1944 г. имели в среднем 45,12 позвонка, 1945 г. — 45,07 и 1946 г. — 45,02 позвонка

(Aikava et al., 1950). У чунозерского сига — *Coregonus lavaretus* (L.) число позвонков у особей поколения 1966 г. составляло 64,0, а 1964 г. — 62,54. Просчет позвонков проведен у особей в возрасте 4+ (Ермохин, 1974). Интересно, что в местах обитания японского (япономорского) анчоуса наблюдалась из года в год тенденция к потеплению климата, а в местах обитания чунозерского, наоборот, к похолоданию. У беломорской речной камбалы — *Platichthys flesus* L. поколения 1957 г. было в среднем 35,46 позвонка, у поколения 1958 г. — 35,25 и поколения 1959 г. — 34,64 позвонка (Шатуновский, 1964). В литературе накоплено довольно много примеров подобного рода.

Чем выше температура или ниже соленость, при которой происходит развитие поколения, тем в большей степени, естественно, в определенных, специфических для каждого вида пределах уменьшается число позвонков. В то же время, чем стабильнее температура и соленость воды при инкубации икры в период метамеризации тела, тем меньше вариабельность числа позвонков и других метамерных признаков, связанных с движением.

Естественно, что по ряду признаков размах и характер морфологической изменчивости могут меняться в процессе онтогенеза в зависимости от тех условий, в которых находится популяция. Это хорошо показано Г. Д. Поляковым (1975) на примерах молоди рыб, разводимых в рыбхозах дельты Волги.

Механизмы, регулирующие изменчивость, мы уже частично рассмотрели. Несомненно, что это сложные механизмы, обеспечивающие приспособительный «ответ» популяции в процессе взаимодействия организма со средой. Бесспорно, что гибридизация играет роль в регуляции изменчивости. Н. И. Николюкин (1972, с. 296) отмечает, что «говоря об эволюционном значении межвидовой гибридизации рыб, мы имеем в виду не столько возможность образования новых гибридогенных видов, сколько то, что сами исходные виды, скрещиваясь между собой, давая плодовитых гибридов и скрещиваясь с последними, становятся вследствие этого более изменчивыми, что может оказывать некоторое влияние на их эволюцию (интрогрессия)».

Как правило, гибриды оказываются более изменчивыми, чем родительские формы. Это показано на гибридах сазана (самка) и корейской востробрюшки (самец) (Рябов, 1975).

В естественных условиях более интенсивная межвидовая гибридизация, а значит, и усиление изменчивости, происходит обычно на краю ареала одного или обоих скрещивающихся видов. Усиленная гибридизация наблюдается также в том случае, когда один или оба скрещивающихся вида попадают

в отличие от обычных условия жизни. Так, в описанном нами случае массовой гибридизации туркестанского — *Varbus capito conocephalus* Kessl. и аральского — *V. brachycephalus* Kessl. усачей и в р. Чу массовое появление гибридов связано с вынужденным переходом аральского усача от проходного к жилому образу жизни в результате отделения р. Чу от Аральского моря. Часто гибридные формы возникают в том случае, когда один из видов представлен небольшим числом особей. Путем гибридизации, включая и матроклинию, таким образом достигается увеличение размаха изменчивости, т. е. большая устойчивость популяции при значительных колебаниях условий жизни. Несомненно, что в определенных условиях гибридизация имеет и эволюционное значение, но приспособленное значение она имеет во всех случаях.

А. В. Лукиным (1975) установлено, что в разных поколениях леща Куйбышевского водохранилища процент особей с двурядными глоточными зубами, т. е. с признаком густеры, оказывается различным. Он считает, что изменение числа рядов глоточных зубов связано с температурными условиями нереста. У поколений, развитие которых на первых этапах и позднее проходило при более высоких температурах, процент рыб с двурядными глоточными зубами выше, чем у поколений, развивавшихся при более низкой температуре. При этом разница в количестве рыб с двурядными зубами может быть в разные годы весьма значительной, что связано с одновременным приходом на нерестилища отдельных поколений леща. Так, в нижнем участке Камского водохранилища, у деревни Малиновка, во время второго подхода лещей лещи одного и того же поколения составляли в 1960 и 1962 гг. — 42,9%, в 1963 г. — 8,3, а в 1964 г. — 29,6%. Отмечено, что в группах леща с ранним подходом на нерестилища процент рыб с двурядными глоточными зубами обычно ниже, чем в группах с более поздним подходом. По проценту рыб с двурядными глоточными зубами отличаются стада леща и в разных участках Куйбышевского водохранилища. Так, в Свяжском отроге лещей с двурядными зубами было в 1964 г. 32,8, в среднем за ряд лет — 17,2%, а выше зоны подпора водохранилищем (в Волге) — соответственно 5,3 и 4,3%. Однако нам представляется более вероятным, что в данном случае мы имеем дело не с прямым влиянием условий нереста на число рядов глоточных зубов, а скорее с разной интенсивностью гибридизации леща и густеры. Как известно, наличие гибридных особей между лещом и густерой в природе — явление довольно распространенное.

Особо следует остановиться на изменчивости кариотипа рыб. Морфологические, физиологические и биохимические признаки в своей изменчивости подчиняются определенным

Число хромосом 2n в фаунах рыб разных географических зон, %

Географическая зона	Число				
	16	—30	—44	—58	—72
Арктическая	—	7	25	14	
Бореальная	—	4,3	67,6	19	
Умеренная	2,9	11,4	78,6	2,9	
Тропическая	6,0	26,0	67,4	0,6	

закономерностям, регулируемым сходными механизмами. Это в полной мере относится и к кариотипу, несомненно, представляющему собой такое же видовое приспособление, как и любой другой видовой признак, выполняющему определенные функции, обеспечивающие жизнь особи и популяции в целом в определенных условиях среды. Биохимические свойства кариотипа, количество и качество ДНК также подчиняются определенным законам изменчивости.

Под кариотипом мы понимаем ядерные структуры клетки, их морфологию, физиологию и биохимию. Эти структуры, объединяемые термином, «кариотип», у рыб, как и у любых других организмов, взаимосвязаны с другими органами и находятся в системе общего обмена организма. Особенности кариотипа, как и любого другого органа, регулируются организмом прямо или опосредованно в ответ на изменения условий среды. Функции кариотипа изучены еще далеко не достаточно. Вообще говоря, с кариотипом связано отражение свойств родителей в потомстве, т. е. обеспечение виду воспроизводства себе подобных особей в условиях среды, свойственной данному виду. При изменении же среды в пределах видовой адаптации кариотип обеспечивает соответствующую приспособительную перестройку строения и функции органов и всего организма как единого целого.

Как уже отмечалось, находясь в системе общего обмена организма, кариотип связан, несомненно, не только с «отражением свойств родителей в потомстве», но и с регуляцией ряда других физиологических функций. Так, большая интенсивность и эффективность обмена у рыб с большим числом хромосом связана не только с КПД утилизации кормов, но и с интенсивностью потребления кислорода. Например, диплоидные особи трехиглой колюшки потребляют больше кислорода, чем триплоидные рыбы таких же размеров (Swagur, 1959).

Как было ранее установлено, число хромосом и количест-

(по Никольскому и Васильеву, 1973, с добавлением)

хромосом				$M \pm m$	σ	CV
-86	-100	-114	-128			
18	22	7	7	$75,03 \pm 2,35$	23,52	31,34
10	6,6	1,9	0,6	$58,65 \pm 1,58$	15,82	26,97
2,9	—	1,4	—	$51,00 \pm 1,20$	10,20	20,00
—	—	—	—	$45,77 \pm 0,85$	8,56	18,66

во ДНК закономерно связано с размахом изменчивости морфологических признаков и свойств рыб (Никольский и Каневская, 1972; Никольский и Васильев, 1973; Никольский, 1973). Поскольку же изменчивость организмов оказывается неодинаковой в разных географических зонах, в водоемах разных высот, а также на разных глубинах океана, подобные различия следовало ожидать и в кариотипе рыб. Нами были проанализированы различия в числе хромосом у рыб в фаунах разных широт в целом, разных фаунистических комплексов и разных систематических групп, а также у рыб, различающихся по своей экологии (Никольский, Васильев, 1973). Одновременно нами была предпринята попытка установить, каким закономерностям подчиняются изменения количества ДНК у рыб. Как показано ниже, этот анализ во многом подтвердил результаты, полученные путем подсчета числа хромосом.

Из данных табл. 8 видно, что одновременно с уменьшением амплитуды изменчивости морфологических признаков от высоких широт к низким наблюдается уменьшение числа хромосом. Та же картина изменения числа хромосом имеет место и в разных по своему происхождению фаунистических комплексах палеоарктической фауны. Такой анализ проведен только для пресноводных рыб.

Особый интерес в этом отношении представляет сопоставление размаха изменчивости морфологических признаков у рыб бореального предгорного и бореального равнинного комплексов и их хромосомных чисел. Выше было сказано, что формировавшийся в более изменчивых условиях бореальный предгорный комплекс характеризуется как большей изменчивостью морфологических признаков, так и большим средним числом хромосом по сравнению с бореальным равнинным. На этом примере опять очень ярко выявляется связь числа хромосом с амплитудой изменчивости признаков и свойств рыб. Среднее число хромосом ($2n$) у пресноводных

рыб разных фаунистических комплексов палеоарктической фауны (по Никольскому и Васильеву, 1973) приведено ниже.

Фаунистические комплексы	
Арктический	76
Бореальный	
предгорный	74
равнинный	67
Древний верхнетретичный	57
Понтический	50
Китайский равнинный	48

Увеличение числа хромосом в более суровых условиях является, видимо, общим законом для всего живого. Так, например, у растений в Арктике полиплоиды составляют 72%, а на Кавказе — 49,5% (Соколовская и Стрелкова, 1962).

Уменьшение числа хромосом от высоких широт к низким хорошо прослеживается и в пределах отдельных таксономических групп рыб (табл. 9).

Таблица 9

Среднее число хромосом $2n$ у видов разных систематических групп рыб (по Никольскому и Васильеву, 1973, с добавлением)

Группа рыб	Зоны				
	арктическая	бореальная	умеренная	субтропическая	тропическая
Осетровые	120,0	100,0	70,0	—	—
Лососевые	81,3	74,9	—	—	—
Шукообразные	78,0	50,0	31,0	—	—
Карповидные	80,0	70,0	60,0	50,0	48,2
Карпозубые	—	—	48,0	47,0	42,0
Пресноводные окунеобразные	—	48,0	47,2	47,0	44,0

Сходным же образом изменяется у большинства групп рыб и количество ДНК. Так, у карповидных бореальной и умеренной зон диплоидное количество ДНК в среднем на клетку 3,3*, а у видов тропической зоны — 2,15, у субтропических представителей сем. Cyprinodontidae — в среднем 2,8, а у тропических — 1,9. У обитающих главным образом в тропиках представителей сем. Poeciliidae диплоидное количество ДНК в среднем 1,88, у камбалообразных умеренной зоны — 1,76, а у представителей этой же группы в тропической зоне — 1,54.

* Первичные данные о количестве ДНК заимствованы нами из работ Hinegardner, Rosen, 1972, Pedersen, 1971, и др. Цифры, показывающие количество ДНК в клетке, даны в пикограммах на клетку.

Сходная картина наблюдается и в пределах одного и того же вида. Так, у проходного атлантического лосося — *Salmo salar* L. побережья Америки среднее число хромосом у особей северной части ареала (р. Мирамичи) 55,78, а у особей южной части (р. Махиас) — 54,43 (Roberts, 1970).

У двух популяций *Pseudobagrus auranticus* (Temm. et Schl.), из которых одна распространена южнее, а другая севернее, в водах Японии, также имеются существенные различия в числе хромосом. У популяции, распространенной южнее Киушу (Kyushu), в диплоидном наборе 48 хромосом (из них в гаплоидном наборе 10 метацентрических, 6 субметацентрических и 8 тело- и субтелоцентрических) и у популяций, распространенных севернее, — 56 хромосом (12 метацентрических, 6 субметацентрических и 10 тело- и субтелоцентрических). Имеются различия и биохимического характера. Так, у северной популяции миграция к аноду изозима лактатдегидрогеназы-В происходит много скорее, чем у южной. Эстераза каждой популяции отличается по числу компонентов активности и лабильности (Uyeno, Koichi, 1974).

Меняется с широтой, видимо, и вариабельность кариотипа как в пределах вида, так и у видов одного и того же рода. У видов, распространенных севернее, как правило, изменчивость числа хромосом выражена в большей степени, чем у видов, распространенных южнее. В частности, как отмечает Е. В. Серебрякова (1975), у русского осетра вариабельность числа хромосом много меньше, чем у сибирского. И в пределах одного вида в одних широтах может иметь место разница в числе хромосом и биохимических показателей у популяций, различающихся по своей экологии. Так, у озерного лосося штата Мэн из West Grand Lake в среднем 57 хромосом, а у проходных популяций — от 54,43 до 55,4 (Roberts, 1970), у проходной нерки — *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего на Камчатке 52—58, а у жилой формы, так называемой residual, 28—86 хромосом (Черненко, 1968).

Карликовые формы рыб различаются и по белкам сыворотки крови, например у камышовой формы аральского леща у самок и самцов глобулинов относительно меньше, чем у морской формы этого вида. Кроме того, концентрация белков в сыворотке крови камышового леща вообще ниже в 1,2—1,6 раза, чем в сыворотке крови морского (Муромцева, 1974). Меньшая концентрация белков сыворотки крови отмечена также и у камышового окуня из оз. Вуртсъярв (Кирсипуу, 1967). Изменение состава сывороточных белков часто носит конвергентный характер, оказываясь у живущих в сходных условиях разных родов более близким, чем у видов одного рода. Однако в ряде случаев разница в составе протеинов глазной линзы бывает сходной у разных видов,

живущих в разных экологических условиях одного водоема. Так, электрофоретический анализ протеинов глазной линзы восьми видов цихлид из оз. Баромбо-мбо показал очень большое сходство белковой картины линзы у всех видов вне зависимости от их принадлежности к разным родам и сильное отличие ее у цихлид из других районов (Trewavas, Green, Corbet, 1972). Видимо, это связано с какими-то экологическими особенностями озера. Правда, у двух близкородственных видов цихлид р. *Tilapia* белковая картина линзы оказалась весьма сходной, хотя они обитают в весьма различных экологических условиях. Последнее указывает на возможность общего происхождения цихлид из оз. Баромбо-мбо. В то же время виды р. *Tilapia*, вынашивающие икру в ротовой полости, отличаются по составу мышечных белков от видов, откладывающих икру на субстрат (Chen, 1970).

Различаются рыбы и по активности комплемента, которая у более древних рыб выше, чем у филогенетически более молодых. Так, у исследованных видов хрящевых ганоидов активность комплемента в среднем составляла 0,06, у сельдевидных 0,07, у лососевидных 0,28, у карповых 0,37, у щуковых 0,43, у тресковых — 0,59. Различна, видимо, гемолитическая активность и у рыб в пределах одной группы, различающихся по своей экологии. Гемолитическая активность у рыб открытых вод — синца (0,52) и чехони (0,57) ниже, чем у сазана (0,3) и обыкновенного карася (0,17) (Лукьяненко, 1971). Правда, при этом приходится учитывать очень большую изменчивость этого показателя.

Мы рассмотрели зональные различия в числе хромосом и количестве ДНК у рыб главным образом в северном полушарии и экваториальной зоне. Однако, несомненно, имеются различия в числе хромосом у биполярно распространенных групп (табл. 10).

Таблица 10

Число хромосом $2n$ у биполярно распространенных групп

Группа рыбообразных и рыб	Северное полушарие			Южное полушарие		
	минимальное	максимальное	среднее	минимальное	максимальное	среднее
Petromyzoniformes	94	168	148	76	76	76
Osmeridae	50	58	54	—	—	—
Esociformes	22	78	47	—	—	—
Galaxiiformes	—	—	—	22	38	28

Из табл. 10 видно, что родственные или одни и те же группы рыбообразных и рыб в южном полушарии имеют значительно меньшее число хромосом, чем в северном полушарии. Отличается у рыб и характер хромосомного набора. Так, у всех трех родов трибы — Plagopterini (сем. Cypripidae) имеется 50 хромосом ($2n$), но соотношение отдельных групп хромосом у них различно. У *Lepidomeda* 6—7 пар метацентрических хромосом, в то время как у *Meda* и *Plagopterus* — 9 пар; у *Lepidomeda* 15—16 пар субметацентрических хромосом, у *Meda* 12 и у *Plagopterus* — 13 пар. Разница в характере хромосом у видов р. *Lepidomeda* значительно меньше, чем у видов р. *Lepidomeda* и других двух родов (Uyeno, Miller, 1973).

Хинегарднер и Розен (Hinegardner, Rosen, 1972) и другие авторы отмечали, что у «специализированных», т. е. узкоадаптированных, стенобионтных видов количество ДНК и число хромосом меньше, чем у эврибионтных видов. Как нами было показано ранее (Никольский, Васильев, 1973), морские, т. е. живущие, как правило, в более стабильной среде виды, имеют меньшее число хромосом, чем пресноводные виды тех же групп. Та же зависимость наблюдается у большинства групп рыб и в отношении количества ДНК. У морских рыб в одних и те же систематических группах ДНК обычно меньше, чем у пресноводных. Если взять группу костистых рыб в целом, то среднее количество ДНК у пресноводных рыб окажется равным 2,61 (данные для 134 видов), а у морских — 1,99 (данные для 138 видов) (табл. 11).

Несколько заниженные количества ДНК у пресноводных окунеобразных объясняются тем, что у нас были данные почти исключительно для тропических видов сем. Cichlidae,

Таблица 11

Число хромосом $2n$ и количество ДНК у морских и пресноводных представителей сельдеобразных и окунеобразных

Группа рыб	Число хромосом			Количество ДНК		
	среднее	минимальное	максимальное	среднее	минимальное	максимальное
Сельдеобразные	75,0	56,0	102,0	3,46	1,54	6,6
	47,0	36,0	64,0	2,75	1,54	3,8
Окунеобразные	49,0	42,0	62,0	2,04	2,18	2,8
	45,0	38,0	52,0	2,05	1,44	4,2

главным образом для лабиринтовых, у которых количество ДНК вообще очень мало. Что касается морских рыб, то сведения имелись по видам из разных широт. Если сравнить среднее количество ДНК у морских и пресноводных представителей только подотряда окуневидных, то у первых оно составит 2,02, а у вторых — 2,19.

Единственная группа, пресноводные представители которой имеют заметно меньшее количество ДНК, чем морские, — это сомовидные. У пресноводных представителей этой группы среднее количество ДНК 2,8, а у морских (сем. *Ariidae*) — 4,9. К сожалению, данных о числе хромосом по этим рыбам у нас не было.

Эбелинг, Аткин и Сетцер (Ebeling, Atkin, Setzer, 1971) выявили, что у глубоководных видов — *Argentinidae*, *Bathylagidae* количество ДНК больше, чем у представителей тех же или близких групп, но живущих в поверхностных водах (*Clupeidae*, *Osmeridae*, *Salangidae*). В то же время число хромосом у глубоководных видов несколько меньше, чем у родственных форм из поверхностных вод (Никольский, Васильев, 1973). Большее количество ДНК у глубоководных видов связано с большими размерами хромосом, как и у двоякодышащих. Эбелинг, Аткин и Сетцер связывают большее количество ДНК у батипелагических светящихся анчоусов с необходимостью совершать закономерные регулярные вертикальные миграции из теплых высококормных поверхностных вод в бедные кормом и холодные глубинные слои. Действительно, у глубоководных рыб, не совершающих вертикальных миграций, количество ДНК значительно меньше, чем у мигрирующих. Так, количество ДНК на клетку ($2n$) у совершающих вертикальные миграции *Bathylagidae* — 4,9, у *Scopeliformes* — 3,25, а у немигрирующих глубоководных *Lophiiformes* — 1,72. Даже если сделать поправку на положение в эволюционном ряду, то и в этом случае разница будет весьма существенной.

К сожалению, данных о качественных различиях ДНК у рыб разных географических широт и отличающихся своей экологией еще очень мало. Все же намечается, что у морских рыб в пределах одних и тех же таксономических групп содержание гуанина+цитозина выше, чем у пресноводных (Медников и др., 1973) (табл. 12).

Таблица 12

Содержание ГЦ нуклеотидов (в мол. %) у морских и пресноводных рыб

Группа рыб	Морские	Пресноводные
<i>Clupeiformes</i>	46,5	45,8
<i>Perciformes</i>	41,3	39,4

Закономерности изменения кариотипа у рыб в процессе филогенеза выявлены еще очень плохо. Однако некоторые из этих закономерностей все же удастся отметить.

Что касается числа хромосом, то наблюдается достаточно четкая тенденция уменьшения их числа от более древних к более молодым группам костистых рыб. У осетровых среднее число хромосом ($2n$) 86, сельдеобразных 70, шукообразных 47, карпообразных 56 (включая *Catostomidae*), карпозубых 42, окунеобразных—46. Исключение представляют двоякодышащие. Известное только у *Lepidosiren paradoxa* Fitz. диплоидное число хромосом составляет всего 38. Соответственно в группе костистых рыб среднее количество ДНК у сельдеобразных 3,2, карпообразных — 2,8, *Mormyriiformes*—2,25, сарганообразных—2,32, кефалеобразных — 2,25, трескообразных — 1,88 (для них цифра занижена, так как имеются данные только для видов умеренных вод), окунеобразных — 1,81, камбалообразных — 1,64, морских игл — 1,3, кузовков—1,36 [цифры вычислены по данным Hinegardner, Rosen, 1972]. Наибольшее количество ДНК наблюдается у двоякодышащих, у которых оно составляет от 160,3 у *Neoceratodus* до 284,1 у *Protopterus*. *Lepidosiren* занимает промежуточное положение (Pedersen, 1971). Таким образом, в процессе исторического развития у костистых рыб наблюдается в общем уменьшение количества ДНК. Наименьшей величины оно достигает, как это указывают Хинегарднер и Розен (Hinegardner, Rosen, 1972), у узкоадаптированных групп.

А. Н. Белозерский (1963) отмечает, что в процессе исторического развития животных наблюдается закономерное увеличение сблоченности пиримидиновых нуклеотидов ДНК, что, несомненно, указывает на ее качественные изменения. По материалам, опубликованным Б. М. Медниковым, Л. С. Поповым и А. С. Антоновым (1973), в группе костистых рыб намечается уменьшение ГЦ пар нуклеотидов от более древних групп к филогенетически более молодым. Так, у сельдеобразных оно в среднем 46,4 мол. %, у карпообразных — 40,5 и окунеобразных — 40,7 мол. % (табл. 13). Конечно, этот процесс идет далеко не прямолинейно. Так, по сблоченности пиримидиновых оснований от общего направления имеются отклонения у амфибии, а по числу хромосом и количеству ДНК среди рыб — у двоякодышащих и светящихся анчоусов.

До недавнего времени многие генетики, абсолютизовавшие «центральную генетическую догму» и считавшие кариотип стабильным видовым свойством, не подверженным воздействиям среды, вынуждены были признать наличие обратных связей в системе среда—цитоплазма—РНК—ДНК и согласились с выявленными нами и некоторыми другими авторами закономерностями, рассмотренными выше. Так,

Изменение ГЦ пар нуклеотидов у костистых рыб
(по Медникову, Попову, Антонову, 1973)

Группа рыб	ГЦ, %	5МЦ, %	$\frac{5МЦ}{Ц+5МЦ} \cdot 100$ %
Acipenseriformes	41,2	1,8	6,5
Beloniformes	38,82	1,84	9,52
Gadiformes	47,9	2,14	8,92
Scopeliformes	35,2	0,97	5,43
Anguilliformes	40,7	1,53	7,46
Pleuronectiformes	44,2	1,54	6,98
Clupeiformes	46,4	1,78	7,82
Cypriniformes	40,5	1,78	8,36
Perciformes	40,4	1,61	7,66

например, В. С. Кирпичников (1974, с. 419) пишет: «В недавно появившейся сводке хромосомных чисел у рыб сделана попытка установления связи между числом хромосом, с одной стороны, географической широтой ареала и некоторыми экологическими особенностями рыб — с другой» (Никольский, 1973; Никольский, Васильев, 1973). Нам представляется, что главной закономерностью в эволюции кариотипов рыб было снижение количества хромосом и количества ДНК при усиливавшейся специализации и, следовательно, увеличивавшейся стенобионтности. Отмечая эту закономерность, авторы статьи безусловно правы.

Вместе с тем существование различий в числе хромосом между пресноводными и морскими рыбами, а также между глубоводными и неглубоводными формами вызывает большие сомнения. Так, повышенное число хромосом у пресноводных рыб, постулируемое авторами на основании данных по отрядам (сельдеобразных и окунеобразных), вряд ли вообще имеет место. Различия по средним числам являются в значительной степени результатом недостаточной изученности некоторых групп. Среди окунеобразных лучше всего изучено (26 видов) пресноводное малоспециализированное семейство ушастых окуней, в сторону же «малых» чисел сдвигают данные по 23 морским видам высокоспециализированных бычков и прыгунов (Gobiidae и Periophthalmidae). Утверждению об увеличенном числе хромосом у пресноводных рыб противоречит и тот факт, что самым «малохромосомным» отрядом рыб является отряд чисто пресноводных, но очень специализированных зубастых карпов. Подобные же соображения могут быть высказаны и по поводу различий между глубоководными и мелководными рыбами. Несколько меньше сомнений вызывают «широтные»

различия, но и здесь нельзя забывать о главном факторе — степени специализации, несомненно, большей у обитателей тропиков и субтропиков. Но мы не отрицаем, а наоборот, показываем более «узкую специализацию» низкоширотных видов, что и обуславливает большее богатство фауны рыб в низких широтах, чем в высоких широтах.

В то же время следует отметить, что В. С. Кирпичников (1974), безусловно, ошибается, считая ушастых окуней — *Centrarchidae* малоспециализированными. Среди представителей этого семейства есть как узкоадаптированные, так и эврибионтные виды. Также неправильно считать всех представителей семейства бычков — *Gobiidae* высокоспециализированными формами. Среди них есть и стено- и эврибионтные виды. Неверно также, что все зубастые карповые — *Surginodontiformes* пресноводные. Среди них есть и виды, адаптированные к жизни в воде высокой солености.

Понимание законов, которым подчиняется изменчивость рыб, крайне важно как для разработки теории развития организмов и ряда других общебиологических проблем, так и для решения вопросов рыбного хозяйства, особенно повышения продуктивности популяций промысловых рыб и экосистем водоемов в целом. К сожалению, объективному анализу вопросов изменчивости весьма мешали узкие аутогенетические и эктогенетические концепции. Между тем спокойный и объективный анализ фактов и их коллективное осмысливание крайне необходимы при решении любой проблемы, в частности проблемы изменчивости организмов. Нам думается, что анализ изменчивости как видового свойства без разделения ее на генотипическую и фенотипическую, ибо вся она регулируется едиными механизмами, а также признание размаха и структуры изменчивости в качестве видового приспособления, подчиняющегося закону «отражения», может помочь более быстрой и глубокой разработке этого вопроса. Мы будем рады, если Лове Макконелл окажется права (Lowe — McConnell, 1975, с. 239), считая, что нам удалось найти новый подход к разработке этих проблем.

ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА У РЫБ

Как было показано выше, вид рыб, как и любых других групп животного и растительного мира, это — относительно стабильная во времени и пространстве дискретная открытая система, качественно отличающаяся по определенным признакам и свойствам от других живых систем, обладающая специфической внутривидовой структурой и организованностью. Вряд ли можно согласиться с Г. Л. Шкорбатовым

(1973) и некоторыми другими исследователями, утверждающими, что вид в отличие от внутривидовых группировок — это «генетически замкнутая система». Во всяком случае, такое определение требует серьезных оговорок. Если бы оно было справедливым, то, в частности, не имела бы место межвидовая гибридизация с возникновением плодового потомства и становлением гибридных видов.

Выше мы попытались проанализировать механизмы, регулирующие изменчивость, в частности механизмы, управляющие взаимодействием кариотипа и среды.

Конечно, виды — более устойчивая генетическая система, чем внутривидовые группировки, но те и другие в своих параметрах в определенных отношениях и устойчивы, и изменчивы (и открыты, и относительно замкнуты). Существенное отличие вида от внутривидовых категорий заключается в том, что внутривидовые группировки обратимы, большинство их может исчезать и вновь появляться, возникая от других группировок того же вида. Видообразование же, как и вообще историческое развитие, — это необратимый процесс. Как уже говорилось, один и тот же вид не может возникнуть дважды и от разных видов.

Видообразование у рыб — это процесс, протекающий в единстве с изменениями той обстановки, в которой живет вид. Еще Ч. Дарвин говорил, что «пока жизненные условия не изменяются, мы имеем полное основание предполагать, что изменения, уже унаследованные многими поколениями, могут и дальше передаваться по наследству в почти неограниченном числе поколений» (Дарвин, 1939, с. 649). И далее Дарвин отмечал: «... мы имеем основание предполагать, что некоторые виды сохранили одну и ту же видовую форму в течение долгих периодов времени, периодов громадных, если их измерять годами» (с. 645).

С. Г. Крыжановский (1953) по-моему совершенно правильно пишет: «Видообразование — процесс не эктогенетический (определяемый только внешними силами), а процесс, протекающий в единстве противоположностей — в единстве внешнего и внутреннего, настоящего и прошлого. Это значит, что оно определяется не только средой, которая воздействует на организм, но также качествами самого организма и его историей. Поэтому качественно различные, имеющие разную историю виды, не могут под влиянием одинаковых моментов среды измениться во всех отношениях одинаково и образовать один полифилетический вид. Полифилия — это абсолютный эктогенез, т. е. метафизика и антиисторизм».

Естественно, сказанное С. Г. Крыжановским ни в коей мере не отрицает возможности конвергенции и параллелизма изменчивости, но, изменяясь в сходном направлении, виды и внутривидовые группировки, нередко принадлежащие к

далеко отстоящим друг от друга систематическим группам, все же сохраняют свою качественную специфику. Внешнее сходство между представителями отдаленных в систематическом отношении фаун может быть весьма значительным, как, например, между сомом — *Sisor rhabdophorus* Ham. и большим лопатоносом — *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* (Bogdanow) (рис. 5), занимающими сходные экологические ниши. Подробно вопрос о конвергенциях у рыб рассматривается В. В. Васнецовым (1953). Образование нового вида — это приспособительный процесс, процесс создания, или, точнее, освоения новой экологической ниши.

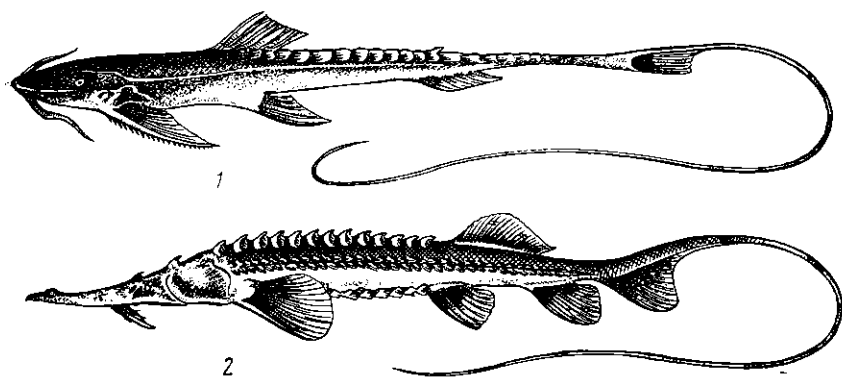


Рис. 5. Конвергенция признаков у живущих на быстром течении в мутной воде сома — *Sisor rhabdophorus* (сем. Sisoridae) — 1 и большого лопатоноса — *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* (сем. Acipenseridae) — 2 (по Васнецову, 1953).

Д. Н. Кашкаров (1939) отмечает, что «в основе морфобиологических изменений лежат функциональные изменения организма под влиянием воздействий внешних факторов в их непривычных для организма интенсивностях. Эти изменения вызывают известные сдвиги «норм реакции» организма, а коррелятивно с этим и отклонения морфобиологического характера» (с. 629).

Переход в новую экологическую нишу связан с перестройкой как биотических, так и абиотических отношений. Меняется характер пищи, размножения, местообитания, т. е. вся система связей старого вида или части его популяций со средой, или среда нового вида в значительной мере отличается от среды того вида, от которого он произошел. Противоречивые отношения наиболее обострены между видами, принадлежащими к разным родам и более высоким таксономическим категориям. Как известно, острые противоречия возникают, например, в озерах и водохранилищах между

лещом и ершом на почве питания, главным образом, хирономидами, а в Азовском море — между тюлькой и хамсой на почве питания зоопланктоном. Между близкими же видами, например каспийскими сельдями р. *Caspialosa* или плотвой *Rutilus rutilus* (L.) и вырезубом — *R. frisii* (Nordm.), подобные противоречия ослаблены. Это относится не только к питанию, но и к размножению, а также другим процессам, связанным со средой.

Таким образом, видообразование, как и эволюция в целом, позволяет живому осваивать более разнообразные элементы внешнего мира, тем самым обеспечивая увеличение плотности жизни на Земле.

В связи с тем что видообразование — это перестройка системы как абиотических, так и биотических связей, оно обычно носит групповой характер. Одновременно происходит перестройка значительной части фауны и возникновение группы новых видов, что связано и с соответствующими изменениями абиотической обстановки. В процессе видообразования происходят коадаптация вида и его биотического окружения (хищников, паразитов, корма) и приспособление к новой абиотической среде. Естественно, что эврибионтные виды выдерживают большие изменения, происходящие во внешнем мире, чем стенобионтные.

Как мы уже говорили, виды относительно стабильны во времени. Рыбы, населяющие наши пресные воды умеренных широт, в большинстве своем возникли в голоцене и с тех пор сохраняют относительную стабильность, обеспечиваемую их изменчивостью в пределах видовых адаптаций, т. е. их «эластичностью».

Говоря об эволюции, необходимо подчеркнуть, что время само по себе не является фактором видообразования. Утверждать, что для образования подвида нужно столько-то лет, вида — большее количество лет, рода — еще большее, нам представляется совершенно неправильным. Конечно, процесс видообразования протекает во времени, но оно само по себе не является фактором эволюции. По отношению ко времени существования вида видообразование происходит обычно за очень короткий период, обусловленный скоростью изменения окружающей обстановки. Мы уже приводили примеры возникновения новых видов в сравнительно недавно образованных водоемах. Мы не исключаем возможности возникновения новых видов рыб, приспособленных к жизни в водоемах озерного типа в результате создания на реках водохранилищ, особенно в тропической зоне. Разнообразие условий жизни в озерах, возможность возникновения более узкоадаптированных форм и обычно большая, чем в реках, стабильность условий жизни, несомненно, могут этому способствовать.

Обычно, но далеко не всегда, речные виды одних и тех же групп оказываются более эврибионтными, чем озерные. Особенно это относится к характеру питания. В реках состав кормовой базы по сезонам меняется значительно сильнее, чем в озерах. Этим, в частности, вероятно объясняется разница в богатстве фауны Cichlidae в озерах и реках Африки. Так, если в Конго 32 вида этого семейства, в Замбези — 23, а в Нигере — 10, то в оз. Танганьика — 134, Виктория — 130 и Малави — 195 видов (Lowe Mc Coppel, 1969).

Однако, по-видимому, эти различия в фаунах озер и рек наиболее ярко выражены в тропической зоне. В умеренной зоне такой большой разницы в видовом составе фаун озер и рек нет, за исключением оз. Байкал, а если некоторая разница и имеется, то она наблюдается на уровне внутривидовых форм. Так, например, в Ладожском озере имеется шесть форм сигов вида *Coregonus lavaretus* (L.), а в прилежащих реках — две (Шапошникова, 1973). В оз. Севан имеется шесть форм форелей вида *Salmo ischchan* Kessl., а в р. Куре — не более трех форм вида *Salmo trutta caspius* Kessl. (Державин, 1941).

Большинство исследователей связывают процесс массового образования новых форм с крупными перестройками лика Земли. Наиболее подробно этот вопрос разобран Г. У. Линдбергом (1948). Освещался он и нами в ряде работ (1953 и др.). Большинство биологов, в том числе и многие генетики, также считают, что массовое формообразование новых флор и фаун происходит за сравнительно короткий период, что этот процесс имеет «... свои критические периоды, когда изменения во внешней среде вызывают коренные преобразования свойств видов» (Дубинин, 1968, с. 51). Лишь сравнительно немногие ученые придерживаются той точки зрения, что процесс становления одних видов не связан с перестройкой других, находящихся с этим видом в приспособительных отношениях, а зависит лишь от напряженности внутривидовых отношений и частоты мутирования. При этом изменениям внешнего мира отводится только роль фактора, выбраковывающего вредные мутации и сохраняющего мутации, случайно оказавшиеся полезными.

Ч. Дарвин также не связывал процесс видообразования с изменениями лика Земли. Он неправильно утверждал, что «... совершенно бесполезно обращать к изменениям течений, климата или других физических условий, ища в них великих изменений в формах жизни — изменений, совершающихся повсюду на Земле, в самых разнообразных климатах» (Дарвин, 1952, с. 341—342).

Связывать темп эволюции рыб с возрастом полового созревания (Оно, 1973) также невозможно. Белуга возникла как вид примерно в то же время, что и стерлядь, однако, как

хорошо известно, по возрасту полового созревания они сильно различаются; горчак — *Rhodeus sericues* (Pall.) и сазан — *Cyprinus carpio* L. возникли в одно и то же время, однако по возрасту полового созревания они тоже различаются. Подобных примеров можно привести множество по различным группам рыб. Утверждение упомянутого выше автора (Оно, 1973) и некоторых других исследователей о связи скорости эволюции с размером популяции также вряд ли правильно. Примеров такой зависимости у рыб подобрать не удастся. А то, что видообразование связано с резкими изменениями окружающих условий, — это несомненный факт, однако вряд ли подчиняющийся тем механизмам, о которых пишет Оно.

Не представляется возможным также связывать темп эволюции с плодовитостью, являющейся таким же видовым приспособлением, как и другие видовые свойства (Никольский, 1953, 1954 и др.), а не фактором, обостряющим «внутривидовую борьбу из-за перенаселенности». Конечно, плодовитость не безразлична для эволюционного процесса, но не в том плане, какой ей иногда приписывают. Уоддингтон (1970) правильно говорит: «Более того, мы уже могли убедиться, что если сводить эволюцию к эффективности размножения и к схеме Мальтуса, то наиболее существенные проблемы остаются в стороне».

Если большинство биологов (как зоологов, так и ботаников) согласны с тем, что массовые процессы перестройки флор и фаун происходят в периоды перестройки лика Земли, то в отношении механизмов этого процесса существуют весьма различные точки зрения. Ряд исследователей считают, что в периоды дислокаций в связи с вулканической деятельностью меняется интенсивность солнечной радиации. Это в свою очередь отражается на интенсивности процесса изменчивости, что создает благоприятные условия для возникновения новых видов и более крупных таксономических групп.

«Терри и Такер связывают некоторые скачки в биологической эволюции с появлением каждые 50 млн. лет сверхновых звезд, достаточно больших, чтобы создать на поверхности Земли дозу облучения 200—500 Р (это примерно половина летальной дозы для человека)» (Кальвин, 1971, с. 113).

Какими же нам представляются механизмы, определяющие массовое видообразование и возникновение новых фаунистических комплексов в периоды дислокации и наступления моря, и постепенное обеднение фаун в фазы выравнивания рельефа, наступания и отступания моря. Образование гор связано с возникновением большого разнообразия экологических ниш, занимаемых «старыми», обычно эврибионтными видами, которые в состоянии приспособиться к новым условиям, или «новыми» видами, произошедшими от отдель-

ных популяций старых, продолжающих существовать, или от видов, не сумевших приспособиться к новым условиям и вымерших. Как хорошо показал Г. У. Линдберг (1948), массовое появление новых групп рыб и вымирание старых связано с колебаниями уровня Мирового океана. По его мнению, периоды талласократии, т. е. расширения площади океана, характеризуются обогащением ихтиофауны, отступление — ее обеднением (рис. 6). Что касается ихтиофауны

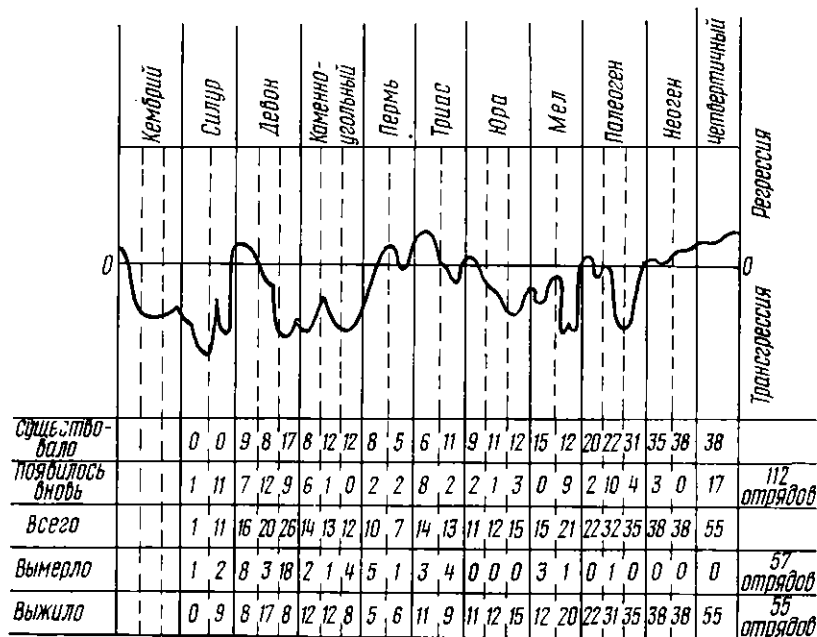


Рис. 6. Связь появления новых и вымирания старых отрядов рыб с трансгрессиями и регрессиями океана (Линдберг, 1948).

континентальных вод, то, как уже говорилось, установлено значительное ее изменение в связи с горообразованием. В период дислокаций фауна оказывается более богатой, чем в период пенепленизации, когда происходит уменьшение разнообразия фаун, но значительно расширяются ареалы распространения отдельных родов, что подтверждает мнение об их большей эврибионтности, особенно если речь идет о донных (*Bothriolpis*) и придонных формах. Периоды относительного «спокойствия» — слабого развития орогенеза и незначительных колебаний уровня океана — характеризуются и стабилизацией ихтиофаун. С. Оно считает что «крупные эволюционные скачки, приводившие к возникновению более высокоорганизованных классов, всегда совершались наиболее примитивными членами предшествующих классов» (Оно,

1973, с. 175). Такого же мнения придерживаются многие другие исследователи. Однако понятие «примитивный» часто рассматривается как «неспециализированный», или эврибионтный, а «высокоорганизованный», или «совершенный» — как «специализированный», или стенобионтный. Естественно, что сильные сдвиги в окружающих условиях обычно в большей степени облегчают выживаемость эврибионтным, чем стенобионтным, формам. Если принять подобную трактовку примитивной, то преимущественное выживание эврибионтных форм и приспособление их к новым условиям вполне естественно. В этом проявляется одна из основных общебиологических закономерностей, о которой мы упоминали выше: всякое приспособление есть в то же время и ограничение.

Историческое развитие рыб, если брать группу рыб в целом, идет, как нам представляется, в направлении увеличения разнообразия фаун, повышения коэффициента полезного действия систем органов и утилизации ресурсов биосферы (веществ и энергии) видами в целом. Так, несомненно, в процессе исторического развития у костных рыб происходит совершенствование механизмов, обеспечивающих повышение эффективности их обменных процессов. Это хорошо прослежено А. А. Казанцевой (1974) на примере филогенеза дыхательного механизма костных рыб. Конечно, эти процессы идут неравномерно, но если брать историческое развитие группы рыб в целом, то это, несомненно, так.

Последний период массового образования видов у рыб, как это показывает анализ фактического материала по пресноводным и морским фаунам, приходится на вторую половину третичного и начало четвертичного периодов и связан со временем альпийской складчатости и значительными колебаниями уровня океана. Только в Понтическом бассейне, видимо, процесс массового образования видов имел место и в более позднее время (Данильченко, 1972). Подобные резкие изменения в орографии и связанные с ними перестройки фаун отмечены также в конце силура — начале девона (каледонская складчатость), когда формируется фауна реофильных рыб, постепенно вымерших по мере пенепленизации рельефа.

Другая группа бесчелюстных сначала переходит к жизни в водоемах равнин, а затем уходит в море (табл. 14).

Искать причины вымирания древних Agnatha в их вытеснении какими-либо другими рыбами и рыбообразными, видимо, нет оснований, так как пресноводная ихтиофауна того времени была весьма бедной, а главное, жила в иных экологических условиях, чем реофильные бесчелюстные. Поэтому весьма вероятно, что пенепленизация горных хребтов к концу девона и явилась основной причиной вымирания реофильной и оксифильной фаун. Ряд древних рыб, например *Dinichthys*, *Titanichthys* и др., в конце девона, как указыва-

Распределение остатков рыбообразных и рыб в палеозойских отложениях Северной Америки (Romer, Groove, 1935)

Период	Соотношение остатков, %	
	пресноводных	морских
Силур	100	0
Нижний девон	77	23
Средний девон	13	87
Верхний девон	29	71

лось, ушли в море и перешли, видимо, к питанию только что появившимися другими рыбами. К сожалению, прямых сведений о внутривидовой изменчивости древних *Agnatha* не имеется. Если же анализировать разнообразие видов, то в первую очередь бросается в глаза то, что наиболее разнообразными были виды, питавшиеся детритом и, возможно, обрастаниями и мелким бентосом, на втором месте стояли планктофаги. Хищники или отсутствовали, или их было очень мало.

Thelodonti были главным образом илоядными, частично планктоноядными солоноватоводными дельтовыми и морскими формами и имели, видимо, низкий к.п.д. при движении. Среди *Serhalaspida* хищники отсутствовали. *Birkenia* — планктофаги, но возможно среди них были и мелкие хищники псаммостеиды. *Psammosteidae*, вероятно, возникли в опресненных лагунах, откуда расселились как в реки, так и в моря. Они были главным образом или фито-, или детритофагами, имелись среди них и бентофаги. В отличие от *Drepanaspidae* они жили в текучей воде, обычно на довольно быстром течении. Крупные, в основном пресноводные остеолепиды, по мнению Д. В. Обручева и Э. Ю. Марк-Курик (1965), были мирными формами. Несомненные хищники *Dinichthys* жили в море и псаммостеидами питаться не могли. Таким образом, древние рыбообразные составляли в основном уже второе звено трофических цепей. Хищниками же, поедавшими их, были преимущественно ракоскорпионы. С появлением в силуре рыб, (возможно, среди них были и хищники), в основном поедавших плавающих над дном мелких агнат, но, несомненно, питавшихся и донными формами, по-видимому, значительно усилилось воздействие хищников на древних бесчелюстных в конце силура — начале девона. КПД движения, а возможно, и других функций, как можно судить по развитию органов движения, был, наверное, низ-

ким. По форме и структуре поверхности тела они отличались от большинства современных рыб наличием развитого панциря, шипов и у ряда видов — электрических органов, выполнявших, вероятно, как и у ныне живущих миног, главным образом локаторную функцию.

Рыбы появляются, видимо, в конце силура и начале девона. Установить условия, в которых они возникли, как это сделано для рыбообразных, не представляется возможным. Основная масса остатков наиболее древних рыб, так же как и рыбообразных, приурочена к пресноводным и дельтовым отложениям. Начиная с конца девона, происходит массовое переселение древних рыб в море, и в каменноугольном периоде пресноводными остаются преимущественно виды, приспособленные к жизни в сильно заросших равнинных водоемах — двоякодышщие — *Osteolepiformes*, давшие начало наземным позвоночным, а из акул — только *Pleurocanthodii*.

Карбоновая ихтиофауна характеризуется, как правило, широким ареалом отдельных форм, что, в частности, указывает на значительную эврибионтность видов. Хищники, по видимому, появляются в большем количестве позднее. Кроме того, благодаря в основном более крупным размерам они, вероятно, лучше сохраняются в ископаемых остатках. Среди палеонисков (по материалам А. А. Казанцевой) из триасовых отложений *betcapo* хищники составили в нижнем карбоне более 50%, верхнем карбоне — 60%, триасе — около 25%. В более поздних отложениях процент хищных рыб (по данным Е. К. Сычевской) не увеличивается (табл. 15).

Таблица 15

Число видов рыб, найденных в отложениях различных эпох в пределах СССР (по материалам Е. К. Сычевской и Е. А. Цепкина)

Эпоха	Морские		Пресноводные			
	всего	всего	хищники		прочие	
	<i>n</i>		<i>n</i>	<i>n</i>	%	%
Триас	—	7	—	—	—	—
Юра	—	8	—	—	—	—
Мел	—	9	—	—	—	—
Палеоцен—эоцен	36	7	4	57,1	3	42,9
Олигоцен	74	21	10	47,6	11	52,4
Неоген	77	33	8	24,2	25	75,8
Плейстоцен	—	33	—	—	—	—
Голоцен	—	70	—	—	—	—

С расширением местообитаний и характером потребляемого корма, естественно, меняется и форма тела рыб. Наряду с рыбами, имеющими уплощенное и веретенообразное

тело, появляются рыбы с высоким телом, что, видимо, свидетельствует об увеличении бентоса в питании этой группы.

В нижнем карбоне соотношение высокотелых и веретенообразных рыб было примерно 1 : 1. В верхнем карбоне значительно преобладают высокотелые рыбы, что связано не только с характером питания, но и с местообитанием их преимущественно в стоячих или медленно текущих водах. В триасе с началом очередного орогенеза опять возрастает удельный вес рыб с прогонистой, веретенообразной формой тела.

Связь периодов трансгрессий и регрессий моря, пенеplanationизации и разнообразия фаун четко отмечается и для последующих периодов (Линдберг, 1948; Никольский, 1953).

По материалам, имеющимся в распоряжении палеонтологов, общее число известных видов, естественно, возрастает от более древних отложений к более поздним, но объяснять это только увеличением богатства ихтиофауны было бы рискованным. Несомненно, здесь существенную роль играет лучшая сохранность более молодых остатков, чем более древних. Для суждения о богатстве ихтиофауны мы попытались сравнить количество видов, найденных в том или ином водоеме данного периода, т. е. как бы провести оценку состава ихтиофауны с помощью малоселективных орудий лова в разные геологические эпохи (Никольский, Радаков, 1968; Никольский, 1974, и др.). В результате подобного анализа материала, предоставленного в наше распоряжение Е. К. Сычевской и Е. А. Цепкиным, можно заключить, что тенденция увеличения числа видов в одном захоронении выражена более или менее четко как у пресноводных, так и у морских ископаемых рыб в пределах СССР.

ВИДОВОЙ СОСТАВ СОВРЕМЕННОЙ ИХТИОФАУНЫ

Назвать точное число видов рыб, населяющих в нашу эпоху водоемы земного шара, не представляется возможным. Приводимые разными авторами цифры колеблются от 15 до 40 тыс. видов. Кроме того, приходится учитывать, что ежегодно описывается приблизительно 75—100 новых видов рыб (Cohen, 1970) и, видимо, около 25—50 видов имеют синонимы. Нам представляется, что наиболее близка к действительности цифра, называемая многими исследователями (Marshall, 1965; Cohen, 1970), — около 20 тыс. видов. Можно предположить, что в процессе исторического развития группы рыб в общем наблюдается постепенное увеличение числа видов, хотя, естественно, в отдельных систематических группах этот процесс идет в разных направлениях. Если число видов хрящевых рыб, даже при неполноте сведений об ископаемых фаунах, уменьшается, то число видов костистых, особенно окунеобразных, несомненно, возрастает.

По подсчетам Коэна (Cohen, 1970), которые нам кажутся наиболее верными, бесчелюстных (миксин и миног) насчитывается около 50 видов, хрящевых — 515—555 и костных от 19 135 до 20 980. Основная масса — это костистые рыбы. Ныне живущих двоякодышащих, кистеперых, хрящевых и костных ганоидов, многоперых насчитывается всего около 40 видов. При этом для всех древних групп рыб, кроме хрящевых ганоидов и многоперов, наблюдается уменьшение видового разнообразия. Так, из триаса известно большое число видов двоякодышащих, а в современной фауне они представлены всего пятью видами. О кистеперых не приходится и говорить. Как хорошо известно, до недавнего времени эта группа вообще считалась вымершей. И только находка латимерии в конце 30-х годов заставила отнести эту группу к числу современных.

Пресноводные же представители этой группы вообще полностью вымерли. В ископаемом состоянии известно минимум 300 видов костных ганоидов, принадлежащих к 120 родам, а в современной фауне они представлены двумя родами с четырьмя видами.

Среди костистых рыб наиболее многочисленны отряды сельдеобразных, карпообразных и окунеобразных. Если по числу видов окунеобразные превосходят сельдеобразных, то по биомассе, как можно весьма ориентировочно судить по мировому вылову, сельдеобразные (включая лососевидных) преобладают над окунеобразными. В то же время биомасса окунеобразных значительно более стабильна, чем биомасса сельдеобразных. Среди сельдеобразных имеются виды, дающие наибольшие флюктуации. Однако устойчивость биомассы не является свойством филогенетически более молодых групп. Так, биомасса видов хрящевых рыб и хрящевых ганоидов испытывает значительно меньшие колебания, чем биомасса сельдеобразных и трескообразных. Естественно, что здесь речь не идет о случаях перелома.

Из общего числа видов рыб 58,2% представлены морскими, 41,2% — пресноводными и 0,6% — проходными. Наибольшее количество видов морских рыб населяет шельф до глубины 200 м в пределах тропиков и субтропиков; на теплые прибрежные воды приходится 39,9%, на умеренные и холодные воды шельфа — 5,6% обитающего числа видов рыб. Глубоководные бентосные виды всех широт составляют 6,4% общего числа видов рыб. Значительно беднее фауна пелагиали. Эпипелагические виды составляют 1,3%, а батипелагические — 5,0% (Cohen, 1970). Конечно, приведенные цифры можно рассматривать лишь как первую ориентировку.

Разнообразие фауны морских рыб обратно пропорционально величине ареала отдельных видов. Наиболее широкое

распространение имеют виды эпипелагиали. Такие виды, как, например, меч-рыба — *Xiphias gladius* L., обыкновенный тунец — *Thunnus thynnus* имеют распространение в пределах тропической и субтропической зон. Также очень широкое распространение в пределах пелагиали бореальных вод имеет сельдь — *Clupea harengus harengus* L., в субарктических водах — мойва — *Mallotus villosus* (Müll.) и в арктических — сайка — *Voreogadus saida* (Lep.).

Если большая величина ареала как у морских, так и у пресноводных рыб в высоких широтах связана с широтой их экологических ниш, то у эпипелагических рыб тропической зоны и батипелагических рыб широкий ареал их распространения связан не с широтой их экологических ниш, как думает Коэн (Cohen, 1970), а с большой стабильностью условий в батииале океана и эпипелагиали тропиков. Это позволяет стенобионтным видам, занимающим узкие экологические ниши, иметь широкие области распространения. Правда, широко распространенные виды высоких широт в большей или меньшей мере приурочены к прибрежной зоне главным образом в период размножения. С этим, видимо, частично связана обычно большая сложность структуры их видов, чем у широко распространенных пелагических видов тропиков и субтропиков. Интересно, что арктический вид — сайка, слабо связанный с прибрежной зоной, тоже не показывает четкой внутривидовой дифференциации. Очень широкое распространение имеют также многие батипелагические виды.

У видов шельфа наблюдается следующая закономерность: наиболее широким распространением обладают арктические виды, ряд которых, например *Lipsetta glacialis* Pall., *Muohoserrhalus quadricornis* (L.) и др., имеют кругопольярное распространение. Виды прибрежных вод бореальной зоны имеют, как правило, уже меньший по площади ареал. Правда, у некоторых из них, например таких, как палтусы белокорый — *Hippoglossus hippoglossus* (L.) и черный — *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.), имеется амфибореальное распространение при довольно слабой дифференциации внутривидовых форм.

В шельфовой зоне тропиков ареалы отдельных видов крайне ограничены. Часто их распространение ограничивается прибрежными водами одного архипелага островов или даже одного острова.

В целом богатство видами морской ихтиофауны возрастает от высоких широт к низким. Так, например, в морях, омывающих берега Европы и Северной Азии, число видов рыб изменяется следующим образом: в море Лаптевых известно 46 видов, в Карском — 40, в Белом — 58, в Баренцевом — 120, в Северном 206 видов.

Представление о том, что бедность фауны рыб высоких широт есть прямое следствие плейстоценового оледенения, видимо, неосновательно. Если видообразование идет столь быстро, как это описано для некоторых озер Африки и Филиппинских островов, то и в высоких широтах за послеледниковое время успела бы развиться весьма богатая фауна, однако этого не произошло.

В пределах одной географической зоны число видов может быть весьма различным. Так, в пределах шельфа тропических вод западной части Атлантического океана водится около 900 видов рыб, а на шельфе тропической восточной части Атлантики — около 380, т. е. более чем вдвое меньше. Индоветпацифику населяют около 3000 видов рыб, а шельф тропической части у западного побережья Америки около 650—(Briggs, 1967). П. Ю. Шмидт (1948) отмечал, что у большинства групп рыб по мере движения от Малайского архипелага как на восток, так и на запад количество видов быстро убывает.

Количество видов пресноводных рыб составляет примерно 9000 (8275, по Cohen, 1970), из них около 75% относятся к карпообразным костнопузырным — *Cypriniformes*. Коэн (Cohen, 1970), следуя Маерсу (Myers, 1949), разделяет пресноводных рыб на первичнопресноводных и вторичнопресноводных. К первичнопресноводным, составляющим около 80% от всех пресноводных рыб, он относит карпообразных и близкие к ним группы костноязычных — *Osteoglossoidei*, *Mormyiformes* и др., к вторичнопресноводным, составляющим около 20% фауны пресноводных рыб, — *Cichlidae* и других окунеобразных, а также карпозубых — *Cyprinodontoidae* и *Poeciliidae*. Если морское происхождение окунеобразных не вызывает особых сомнений, то вопрос о морском происхождении *Cyprinodontiformes* далеко не ясен. И если правильна точка зрения, согласно которой они сближаются с шукообразными (*Esociformes*), в частности с евошками — *Umbriidae*, то тогда, скорее, их можно рассматривать как генеративно пресноводную группу (Сычевская, 1968).

Пресноводная ихтиофауна высоких широт, как и морская прибрежная ихтиофауна, значительно беднее ихтиофауны тропиков и субтропиков. Так, например, в Южной Африке, к югу от тропика Козерога, встречается 92 вида, а в тропической Африке — около 1000 видов, в Аргентине известно 339 видов, в Бразилии не менее 1400 видов рыб (Lowe Mc Connell, 1969).

По данным Л. С. Берга (1949), во всех континентальных водах СССР обитает 375 видов рыб, в то время как только во внутренних водах Таиланда насчитывается 546 видов (Smith, 1945). Ниже приведена численность рыб в бассейнах различных крупных рек и озер.

**Число видов рыб в бассейнах разных рек
(без акклиматизантов)**

Амазонка	1300	Замбези	155
Амур	104	Конго	560
Волга	77	Миссисипи	250
Днепр	79	Нигер	134
Дунай	88	Обь	47
		Янцзыцзян	314

**Число видов рыб в крупных озерах
(без акклиматизантов)**

Аральское море	20	Виктория	180
Байкал	39	Малави (Ньяса)	250
Великие озера Север- ной Америки	172	Танганьика	214

Из этих данных видно, насколько фауна тропиков и экватора богаче фауны рыб высоких и умеренных широт. Необходимо также отметить разницу в количестве эндемиков. Так, в оз. Виктория 68% эндемиков; в Аральском море, которое по площади близко к оз. Виктория, эндемичных видов нет; в Байкале — четыре эндемичных вида. Оз. Виктория и Аральское море близки по своему возрасту, мелководны (глубина оз. Виктория 90 м, Арала — около 67 м), сильно сокращались по площади, так что ихтиофауна в значительной мере могла сохраняться в притоках, а возможно, и вымирала. В Байкале, сопоставимом, скорее, с Танганьикой, среди рыб намного меньше эндемиков, чем в Танганьике (83%). Геологические возрасты Байкала и Танганьики, видимо, близки.

В морях, как и в пресных водоемах, степень эндемичности фауны определяется не только стабильностью условий, но и возможностями обмена фаунами. Для рыб прибрежной зоны, как известно, преградами служат не только материки, но и участки больших глубин. Так, количество общих видов рыб в тропических шельфовых зонах западной и восточной частей Тихого океана составляет всего 6%. Различия в прибрежной тропической фауне восточного и западного побережий Америки еще больше: число общих видов у них составляет всего 1%. У более древних, чем костистые рыбы, групп (иглокожие, губки) процент общих видов более высок (Briggs, 1967). Это свидетельствует о том, что у рыб в этом районе Мирового океана массовое образование видов происходило в постплиоценовое время, т. е. после образования Панамского перешейка.

В пресных водах основными преградами, затрудняющими обмен фаунами, как известно, являются водоразделы между бассейнами, водопады, пороги. Для расселения видов, приспособленных к жизни на быстром течении, наоборот, преградой служат участки с тихим течением.

Некоторые эндемичные формы могут быть привязаны только к порогам на реках. Так, например, четыре эндемичных рода сомов сем. *Trichomycteridae* приурочены к порогам Святого Гавриила на р. Риу-Негру — притоке Амазонки (Roberts, 1972). Относительный процент эндемичных видов в горной части бассейнов рек выше, чем в равнинной. Это характерно как для рек Азии, особенно Гималаев, так и для рек Африки, где особенно велик эндемизм среди усачей р. *Varbus*, обитателей горных потоков, а также среди сомов и харацинид бассейна Амазонки в Южной Америке (Roberts, 1972).

СТРУКТУРА ФАУН И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

Под термином «фауна» подразумевается видовое население того или иного региона как суши, так и водоемов. Большинство современных фаун гетерогенны по своему происхождению. Они слагаются из разных фаунистических комплексов¹.

Специфика видов, входящих в тот или иной фаунистический комплекс, определяется характером их приспособлений к условиям той географической зоны, в которой шло формирование комплекса. По характеру приспособительных свойств видов, слагающих фаунистический комплекс, можно восстановить те условия, в которых шло его формирование (Никольский, 1947, 1951, 1953; Крыжановский, Старобогатов, 1974). В процессе видообразования и формирования фаунистического комплекса вырабатываются как абиотические отношения видов данного комплекса к специфичной их среде, так и биотические связи — отношения корм — потребитель, хищник — жертва, паразит — хозяин и др.

Впервые генетическую разнокачественность отдельных элементов фаун в русской биогеографической литературе отметил Н. А. Северцов (1877).

При этом он подчеркивал экологическую специфику разных фаунистических комплексов, включая и специфику биотических отношений. Анализ генетической и экологической специфики фаунистических комплексов — большая заслуга отечественных биографов и экологов. И. И. Пузанов (1948) по этому поводу говорил: «Мы же, оценивая заслуги северцовской школы зоогеографии, должны базироваться не на установлении ее корифеями тех или иных условных и непре-

¹ Фаунистический комплекс — это группа видов, связанная общностью географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне, к абиотическим и биотическим условиям которой виды, слагающие комплекс, приспособились в процессе своего становления.

равно ими же изменявшихся зоогеографических провинций, округов и участков, а на установленных ими реальных фактах распространения во времени и пространстве отдельных видов и фаунистических комплексов и на объяснении этого распространения».

По каким же признакам мы можем в разных фаунах выделить виды, относящиеся к различным фаунистическим комплексам? Несомненно, одним из важнейших критериев является общность ареала для видов, слагающих данный фаунистический комплекс. Не менее важным критерием служит и динамика этого ареала. Последнее особенно важно учитывать при акклиматизационных, а в ряде случаев и ре-акклиматизационных мероприятиях.

Динамика ареала рыб, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам, имеет разный характер на протяжении всей истории их существования, при периодических похолоданиях и потеплениях (Берг, 1962а; Никольский, 1943), а также в разные сезоны года (Thompson, Lehner, 1976). Так, например, образование трех очагов распространения пресноводных рыб, принадлежащих к древнему верхнетретичному фаунистическому комплексу (европейско-среднеазиатского, дальневосточного и североамериканского), несомненно, связано, с одной стороны, с похолоданием, имевшим место в голоцене, с другой стороны, с осушением Центральной Азии (Берг, 1953; Никольский, 1953). Исчезновение ряда видов древнего верхнетретичного и понтического комплексов из бассейна Белого моря (жерех, синец, сом) или резкое сокращение области их распространения здесь (лещ, красноперка, стерлядь), несомненно, связано с климатическими изменениями, имевшими место при смене сухого и более теплого климата суббореального времени на более влажный и холодный субатлантический (Никольский, 1943; Соловкина, 1969; Берг, 1961). В то же время похолодание связано с расширением области распространения видов более холодноводных комплексов, скажем, арктического. Примером может служить особенно широкий ареал лосося и сига в ледниковое время, а также образование разорванных ареалов некоторых рыб (кумжа в бассейне Средиземного моря или сига в альпийских озерах).

Периодические потепления и похолодания климата, связанные в океане главным образом с динамикой активности течений, приводят к периодическому расширению или сокращению — своеобразной «пульсации» — ареала и численности популяций видов, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам (Берг, 1953). Похолодания обуславливают передвижение в более низкие широты арктических видов [полярная тресочка — *Boreogadus saida* (Lep.)], а потепления — расселение более тепловодных видов на север (случаи захо-

дов скумбрии в Белое море и саргана в воды Канниня Носа). К сожалению, морфологические изменения у рыб, связанные с подобной периодической «пульсацией» ареала, почти неизвестны, но что они имеют место (в частности изменения меристических признаков) можно судить по уже упоминавшимся экспериментальным данным.

Наконец, сезонная динамика ареала видов, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам, естественно, наблюдается главным образом у морских рыб. Так, многолетние наблюдения за рыбами, остающимися в водоемах литорали Калифорнийского залива, показали (Thomson, Lehner, 1976), что численность видов умеренно теплых вод в жаркое время года значительно сокращается, а разнообразие и численность тропических видов остаются более или менее стабильными.

Зимняя фауна Желтого моря сильно отличается от летней. Если летом здесь доминируют малая желтая рыба — *Pseudosciaena polyactis* плоскоголов — *Platycephalus* и другие тепловодные рыбы, то зимой сюда заходит треска — *Gadus morhua macrocephalus* Til. значительно возрастает численность мияты — *Therogra chalcogramma* (Pall.) и других более холодноводных рыб.

Существенно также сходное изменение ареалов видов во времени но, к сожалению, этот критерий для большинства групп животных пока оказывается малодоступным. Пожалуй, наиболее надежные выводы о принадлежности видов к тому или иному фаунистическому комплексу можно сделать на основании анализа экологии этих видов, их взаимоотношений с абиотическими и биотическими факторами среды. Естественно, что виды, относящиеся к комплексу более высокоширотного происхождения, оказываются более холодноводными, обычно приспособленными жить при более высоких концентрациях кислорода, чем виды комплексов более низких широт. Однако поскольку в пределах данной географической зоны в разных местообитаниях условия оказываются различными, то и характер абиотических отношений у видов, слагающих комплекс, может несколько различаться. Так, например, если большинство видов рыб, относящихся к пресноводному арктическому комплексу, — оксифилы, т. е. приспособлены к высокому содержанию кислорода, в воде, то к арктическому пресноводному комплексу относится также и черная рыба — *Dallia pectoralis* Bean, живущая в сфагновых водоемах тундры, где нередко количество кислорода сильно снижается.

Существенным критерием для отнесения вида к тому или иному комплексу служит его отношение к солености. Так, виды понтического морского комплекса выдерживают значительные колебания солености, поскольку в процессе формирования этого комплекса соленость Понта-Каспия менялась

в очень широких пределах, к чему и приспособились эти виды. Виды же, относящиеся к средиземноморскому фаунистическому комплексу, значительно более стеногалинны, чем понтические.

Значительная специфика у разных фаунистических комплексов имеется и в характере биотических отношений. Сроки размножения, плодовитость, характер нерестового субстрата и ряд других особенностей специфичны для разных фаунистических комплексов, но это не значит, что все виды данного комплекса размножаются в одно и то же время, на одном и том же субстрате. Но соотношение числа видов с разными способами размножения характерно для отдельных фаунистических комплексов. Так, например, большинство видов арктического пресноводного комплекса откладывает икру осенью или в начале зимы, а представители бореальных пресноводных комплексов обычно нерестуют весной; видов с осенне-зимним нерестом в этих комплексах нет. Соответственно имеется разница в продолжительности инкубационного периода, запасе питательных веществ в икре и в развитии эмбриональных органов дыхания. Существенные различия у видов, относящихся к разным фаунистическим комплексам, наблюдаются и в характере откладывания икры. В арктическом пресноводном комплексе большинство видов — литофилы, в понтическом пресноводном — фитофилы, в китайском равнинном — пелагофилы. Серьезные различия имеются в характере пищевых отношений, складывающихся в разных фаунистических комплексах. Как правило, напряженность отношений хищник — жертва в комплексах низких широт выше, чем в комплексах высоких. Соответственно и защитные приспособления у видов комплексов высоких широт развиты слабее, чем у видов комплексов низких широт.

Неодинаков в разных фаунистических комплексах и характер потребляемых кормов. Так, среди рыб фаунистических комплексов низких широт гораздо больше потребителей растительности, чем среди рыб бореальных комплексов, а в арктических комплексах растительноядные виды отсутствуют.

Неодинакова у видов разных комплексов и эффективность утилизации кормов. Кормовой коэффициент у видов более высокоширотного происхождения, как правило, выше, т. е. эффективность утилизации кормов ниже, чем у видов более низких широт. Так, из табл. 16 видно, что среди хищников дельты Волги и Рыбинского водохранилища виды, принадлежащие к фаунистическим комплексам более северного происхождения, имеют более высокий кормовой коэффициент, чем рыбы более низкоширотного происхождения.

Сходная картина выявлена японскими исследователями (Hatanaka, Kosaka, Sato, 1956) у камбал западной части

Кормовой коэффициент взрослых хищных рыб арктического (налим), бореально-равнинного (щука, окунь) и более южных комплексов (судак, сом, жерех) [по Фортунатовой, Поповой (1973) и Ивановой (1968)]

Водоемы	Налим	Щука	Окунь	Судак	Сом	Жерех
Дельта Волги	—	8,0	—	5,0	6,2	6,3
Рыбинское водохранилище	12,1	9,7	7,4	5,1	—	—

Тихого океана. Так, у бореального вида *Limanda yokohamae* (Günth.) кормовой коэффициент составил 9,7, а у более южной по происхождению камбалы — *Qageius bicoloratus* (Bas.) он равен 6,7.

Отмечается также расхождение в характере питания разных видов в пределах одного комплекса, обеспечивающее меньшую напряженность пищевых отношений, чем между видами разных комплексов. Эта закономерность отмечена у разных групп водных животных, в том числе у рыб (Никольский, 1947, 1947а) и морских бентических беспозвоночных (Турпаева, 1949).

В пределах фаунистического комплекса устанавливаются определенные отношения паразит — хозяин. Виды паразитов обычно связаны определенными отношениями с видами-хозяевами, принадлежащими к тому же фаунистическому комплексу. При этом виды паразитов, как правило, характеризуются тем же ареалом распространения, что и виды-хозяева, а также сходством ряда особенностей экологии: эктопаразиты — в первую очередь отношением к абиотическим факторам их среды. Наиболее подробно этот вопрос разработан А. В. Гусевым (1955) на примере взаимоотношений моногенетических сосальщиков и пресноводных рыб бассейна Амура.

Каждый фаунистический комплекс охватывает виды, принадлежащие к разным группам животного мира. Он связан и с соответствующим флористическим комплексом. Естественно, что в этой работе мы рассматриваем только ту часть фаунистических комплексов, которая охватывает рыб. Однако даже при анализе одной систематической группы, входящей в комплекс, обычно удается выявить его биологическую специфику. К сожалению, мы не располагаем всеми необходимыми данными для суждения о принадлежности многих видов рыб нашей фауны к тому или иному фаунистическому комплексу.

Итак, виды рыб, входящие в один фаунистический комплекс, характеризуются: сходством ареала распространения;

приспособлением к жизни в абиотических условиях водоемов той зоны, в которой комплекс сформировался; соответствующими сроками и характером размножения, обеспечивающими нормальное воспроизводство в условиях определенных местообитаний той зоны, в пределах которой шло формирование комплекса; выходом из противоречий из-за пищи с другими видами, слагающими комплекс; приспособлением к соответствующему прессу хищников и воздействию паразитов, свойственному данному фаунистическому комплексу; типом динамики стада, обеспечивающим сохранение вида в абиотических и биотических условиях географической зоны формирования комплекса.

ПРЕСНОВОДНЫЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ

Фауна пресноводных рыб нашей страны (без акклиматизантов) включает представителей десяти фаунистических комплексов, а фауна морских рыб — минимум семи фаунистических комплексов (причем для морей юга советского Дальнего Востока специального анализа фаунистических комплексов, входящих в ихтиофауну, не проводилось).

Попытаемся кратко охарактеризовать специфику фаунистических комплексов, представляющих фауну СССР. Начнем наше рассмотрение с пресноводных комплексов.

Арктический пресноводный комплекс. В этот комплекс входят гольцы — *Salvelinus*, белорыбицы — *Stenodus*, сиги — *Coregonus* (в широком понимании), большеротые корюшки — *Osmerus*, черная рыба — *Dallia pectoralis* Bean, налим — *Lota lota* (L.) и др. Большинство из этих видов обладает циркумарктическим распространением. Ранее мы относили лососей родов *Salmo* и *Oncorhynchus* (Никольский, 1947, 1953) к арктическому пресноводному комплексу. Однако последующий анализ показал, что их правильнее относить к бореальному предгорному комплексу. Все же окончательно этот вопрос пока не решен и требует дальнейшего исследования. Рыбы этого комплекса приспособлены (кроме черной рыбы) к жизни в холодной воде обычно с большим содержанием кислорода. У большинства видов тело вальковатое, приспособленное к преодолению течения. Высокотелых и уплощенных дорсовентрально рыб среди представителей этого комплекса нет. Почти все виды имеют мелкую чешую или лишены ее. Основная масса видов имеет «пелагическую» окраску (белорыбицы, сиги), часть — «донную» (налим, черная рыба), иногда — типа «руслевой» (валек). Большинство видов обладает сложной внутривидовой структурой и широким размахом изменчивости. Кариотип обычно имеет большое число хромосом. Почти все виды откладывают донную, слабосклеивающую или неклеивающую икру. Нерест у большинства

видов протекает осенью или зимой. Инкубационный период длительный. Икра обычно имеет значительный запас желтка. Большинство видов этого комплекса — эврифаги, питающиеся разнообразной пищей, что связано с неустойчивостью кормовой базы. Однако у гольцов и сигов могут образовываться в отдельных водоемах формы, узко адаптированные к определенному типу пищи, например питающиеся моллюсками формы арктического гольца — *Salvelinus alpinus* (L.) в некоторых озерах Камчатки (Савваитова, 1973, 1976) или питающиеся зоопланктоном формы сигов [*Coregonus lavaretus* (L.)] в озерах Карелии (Решетников, 1963). Однако у большинства видов спектр питания очень широкий. По характеру питания большинство видов этого комплекса во взрослом состоянии бентофаги, в пищу которых часто включается крупный зоопланктон [например, муксун — *Coregonus muksun* (Pall.)], зоопланктофаги (ряпушки, омуль) или хищники (белорыбица, налим). Растительных среди представителей этого комплекса нет.

Конечно, разделение рыб по характеру питания, особенно рыб, принадлежащих к высокоширотным комплексам, весьма условно. Эврифаги часто могут питаться и рыбой, и бентосом, и планктоном (например, сиг — *Coregonus lavaretus* (L.)). Там, где это было возможно, мы отнесли виды в ту или иную группу по преобладающим кормам. В связи с этим приводимые данные по типам питания надо рассматривать как сугубо ориентировочные. Отношения хищник — жертва в пределах арктического комплекса не напряжены. Виды, у которых было бы хорошо развито «вооружение» — шипы, колючки и др., — в арктическом пресноводном комплексе отсутствуют. Зараженность паразитами сравнительно слабая (наиболее интенсивная зараженность отмечается на южной границе ареала). При этом заражение, как правило, происходит за счет паразитов, принадлежащих к более южным комплексам. Число видов рыб, относящихся к арктическому пресноводному комплексу, сравнительно невелико; в нашей фауне не более 25, но биомасса у некоторых видов (бентофагов и зоопланктофагов) может быть сравнительно высокой.

Пресные воды нашей страны, по нашим представлениям, населяют два бореальных комплекса: предгорный и равнинный. Первый включает виды, населяющие водоемы предгорий, второй — водоемы равнин. Некоторые авторы, например В. Н. Яковлев (1961, 1964), считают, что виды, входящие в эти два комплекса, представляют собой единый бореальный комплекс и выделение двух бореальных комплексов не оправдано. Конечно, сейчас дать окончательный ответ на вопрос о самостоятельности двух бореальных комплексов не представляется возможным. Несомненно, что оба бореаль-

ных комплекса сформировались в пределах одной ландшафтной зоны, но приспособлены к жизни в водоемах разных высотных поясов. В связи с этим виды бореального предгорного комплекса по своим свойствам ближе к видам арктического комплекса, а виды бореального равнинного комплекса экологически ближе к представителям более южных комплексов.

Бореальный предгорный комплекс. Этот комплекс включает тайменей — *Nucho*, ленков — *Brachymystax*, хариусов — *Thymallus*, голянов — *Phoxinus*, гольца *Nemachilus barbatus* (L.) и др.

В бореальный предгорный комплекс входит 23—25 видов, приспособленных к жизни в реках предгорного типа и значительно реже к жизни в озерах.

Все они оксифилы, живущие при высоком содержании кислорода в воде. Как и в арктическом комплексе, среди них есть проходные виды.

Это рыбы с веретенообразным телом, покрытым мелкой чешуей; только у подкаменщиков тело несколько уплощено дорсовентрально и лишено чешуи. Окраска главным образом русловая, донная или придонная. Только у проходных видов в морской период жизни окраска пелагическая, но у их молоди и взрослых особей в речной период жизни она приближается к придонной, русловой (темная спинка, темные пятна и разводы по бокам). Внутривидовая структура у видов этого комплекса обычно значительно проще, чем у видов, принадлежащих к арктическому комплексу. При этом дифференцировка имеет место главным образом не по характеру питания, а по срокам и местам размножения. Все виды откладывают донную икру на каменистый грунт или закапывают в него. Нерест протекает весной или осенью. У осенненерестующих и у некоторых весенненерестующих видов икра имеет большой запас желтка. По характеру питания виды бореального предгорного комплекса являются главным образом бентофагами, питающимися эпифауной. Существенную роль в их пище играют беспозвоночные (в основном насекомые), падающие на поверхность воды. Хищники этого комплекса, иногда достигающие больших размеров, частично питаются за счет поднимающихся в реки проходных рыб. Так, в притоках Оби таймень в значительной степени питается проходными сиговыми, а в притоках Амура — дальневосточными лососями. Рыб, питающихся во взрослом состоянии зооплактом, среди видов этого комплекса нет, за исключением некоторых представителей проходных лососей. Нет среди них и растительноядных рыб. Отношения хищник — жертва в пределах этого комплекса, видимо, несколько более напряжены, чем в арктическом комплексе. Появляются «вооруженные» формы — подкаменщики. Сформиро-

вался этот комплекс в предгорных, главным образом текущих, водоемах бореальной зоны.

Бореальный равнинный комплекс. В состав бореального равнинного комплекса в нашей фауне входит около 20 видов рыб, приспособленных к жизни в стоячих и текущих водах равнин бореальной зоны. К ним относятся сибирский и амурский осетры, щука, ряд видов карповых: плотва, елец, язь, озерный голянь, линь, обыкновенный пескарь, серебряный и золотой караси, а из окуневых — окунь и ерш. Для видов этого комплекса характерен ареал, обычно охватывающий всю бореальную зону Сибири, а иногда Европы и Северной Америки, как, например, у обыкновенных щуки и окуня. Среди видов этого комплекса есть рыбы, приспособившиеся к жизни в водоемах с малым количеством кислорода в воде (караси, линь). Вообще большинство видов бореального равнинного комплекса значительно менее оксифильны, чем виды арктического пресноводного и бореального предгорного комплексов. Проходных видов в этом комплексе нет, но есть полупроходные. Разнообразны представители бореального равнинного комплекса и по форме тела. Среди них имеется ряд высокотельных видов, приспособленных к жизни в стоячих водоемах (караси, линь). Наибольшее число видов имеет донную (пескарь, ерш, осетры) или зарослевую (щука, окунь, озерный голянь) окраску. Пелагическая окраска также свойственна ряду видов этого комплекса (например, плотва, язь).

Более разнообразны представители бореального равнинного комплекса и по характеру размножения. Среди них есть и литофилы (осетры), и псаммофилы (пескарь, шиповка), и большое количество фитофилов, откладывающих икру главным образом на прошлогоднюю растительность. Большинство видов этого комплекса характеризуется одноразовым нерестом, но появляются среди них и порционнонерестующие виды. Нерест происходит весной или в начале лета. Осенненерестующих видов нет. Интересно, что среди видов этого комплекса нет рыб, охраняющих свою икру. По характеру питания большинство видов — бентофаги, питающиеся главным образом инфауной. Настоящих планктофагов нет. Среди хищников преобладают засадчики, подкарауливающие свою добычу в зарослях, как это делают щука и окунь. Хотя видов хищников в бореальном равнинном комплексе не больше, чем в двух рассмотренных ранее, однако степень воздействия хищников на других представителей в этом комплексе больше, чем в арктическом и бореальном предгорном комплексах. Это связано с большим развитием «вооруженности» у хищников данного комплекса и, как правило, относительно большей их плодовитостью, чем у видов ранее рассмотренных комплексов. Надо отметить, что

у некоторых представителей бореального равнинного комплекса (плотва, караси) в пище уже появляется растительность, но доля ее в пище бывает значительной лишь в отдельных водоемах.

Байкальский автохтонный комплекс. В этот комплекс входит группа видов (всего 25), включающая только представителей подотряда *Cottoidei* (кроме рыб в этот комплекс входит ряд групп беспозвоночных животных). Представители этого комплекса населяют почти исключительно воды Байкала, главным образом его открытые воды; в мелководных заливах — сорах они встречаются редко; за пределами Байкала они встречаются лишь в отдельных озерах, например, — в системе ципо-ципиканских озер. Единичные особи некоторых видов иногда спускаются вниз по рекам Ангаре и Енисею. Несомненно, что этот очень характерный комплекс формировался в самом Байкале, к абиотическим и биотическим условиям которого виды, его слагающие, и приспособлены (Талиев, 1955). Наиболее вероятной, на наш взгляд, является гипотеза происхождения представителей этого комплекса от подкаменщиков, населяющих бассейн западной части Тихого океана, таких, как *Mesocottus haitej* (Dyb.) и представителей р. *Cottus*. Все относящиеся к этому комплексу рыбы приспособлены к низким температурам и высокому насыщению воды кислородом. В большинстве случаев они ведут постоянно донный образ жизни (*Abyssocottinae*) или периодически поднимаются в толщу воды (*Cottosomorphoidea*), но для размножения опускаются на дно. Голомянки — *Somorphoridae* всю жизнь проводят в толще воды. Окраска у большинства видов донная, лишь у немногих пелагическая. Размножение у всех видов комплекса происходит при низких температурах весной, осенью или зимой. Большинство видов охраняют потомство, нам представляется, что в первую очередь от водных беспозвоночных, а также от других видов подкаменщиков, принадлежащих к тому же комплексу.

Основная пища донных подкаменщиков — бокоплавы, причем в большей степени они выедают особей менее вооруженных видов. Пелагические представители байкальского автохтонного комплекса питаются зоопланктоном. По сравнению с представителями бореального равнинного комплекса представители байкальского комплекса являются более холодноводными и более «вооруженными», у них также выражена активная охрана потомства, которая у представителей бореальных комплексов, как правило, отсутствует.

Древний верхнетретичный, или пресноводный амфибореальный комплекс. Относящиеся к этому комплексу рыбы характеризуются разорванным ареалом. Они встречаются в бассейне Понта-Каспия и Арала, в водоемах Западной Евро-

пы, а также населяют воды Дальнего Востока и Северной Америки, главным образом бассейн р. Миссисипи.

В доледниковое время эти рыбы имели непрерывное распространение в умеренной зоне Евразии (Лебедев, 1959), а позднее под влиянием похолодания и осушения Центральной Азии их ареал в палеоарктике распался на две части — тяготеющую к бассейну Средиземного моря и тяготеющую к бассейну Тихого океана. В реках Сибири они вымерли. К этому комплексу относятся представители родов *Huso*, *Cyprinus*, *Rhodeus*, *Misgurnus*, *Silurus*, *Parasilurus*, подсемейства *Scaphirhynchinae* некоторые *Leuciscinae*, *Umbra*, *Stizostedion* и др. Это главным образом обитатели равнинных рек обычно с неособенно быстрым течением, а также озер. Представители этого комплекса населяют водоемы, сходные с теми, которые являются местообитаниями видов бореального равнинного комплекса, но в целом распространены несколько южнее последних. Среди видов древнего верхнетретичного комплекса есть как оксифильные (осетровые, судак и др.), так и виды, приспособленные к жизни в воде с небольшим содержанием кислорода (сазан, умбра, вьюн и др.). По форме тела виды этого комплекса столь же разнообразны, как и виды бореального равнинного. Среди них есть рыбы с веретенообразным телом, высокотелые, змеевидные (вьюн). Также разнообразна и окраска представителей этого комплекса (может быть пелагической, донной и зарослевой). Нерест у всех видов протекает весной или летом. Появляется ряд видов с порционным икрометанием. Основная масса видов — фитофилы, откладывающие икру главным образом на вегетирующую растительность. Есть литофилы (осетровые), но их сравнительно немного. Появляются виды, охраняющие свою икру; к таким видам относятся сомы и судак.

У видов древнего верхнетретичного комплекса по характеру питания много сходства с представителями предыдущего комплекса, но наряду с хищниками-засадчиками (сомы) появляются виды, ловящие свою добычу в «угон» (представители р. *Huso*, судак). Чистых зоопланктофагов среди видов этого комплекса во взрослом состоянии нет. Основную массу видов составляют бентофаги. Фитофаги, так же как и в бореальном равнинном комплексе, только факультативные (сазан, обыкновенный горчак). Среди бентофагов имеются виды, питающиеся как инфауной, так и эпифауной. Напряженность отношений хищник — жертва здесь выше, чем в бореальном равнинном комплексе. Соответственно у большего числа видов развито «вооружение». Несомненно, что от древнего верхнетретичного комплекса берут свое начало некоторые виды, принадлежащие к китайскому равнинному комплексу (амуры, колючие горчаки, некоторые песка-

ри и др.), и от него возник понтический пресноводный комплекс.

Понтический пресноводный комплекс. Виды этого комплекса распространены в пределах нашей страны, в бассейнах Черного, Каспийского и Аральского морей. Немногие из них проникают в бассейны Балтийского моря и Ледовитого океана. К этому комплексу относятся ряд видов р. *Rutilus* (кроме плотвы), в первую очередь вырезуб, а также такие виды, как красноперка, подусты, уклейки, лещи, чехонь, усачи, ряд пескарей группы *Gobio uganoscorus* (Agass.), виды р. *Gymnoserphalus*, кроме обыкновенного ерша *Gymnoserphalus cernua* (L.), чопы — *Aspro*, южная трехиглая колюшка — *Pungitius platygaster* (Kessl.) и др. Мы не можем согласиться с П. Банареску и Н. Боскаи (Banărescu, Boscai, 1973) в том, что чехонь — *Pelecus cultratus* (L.) европейской фауны входит в китайский комплекс. Сходство чехони по ряду морфоэкологических признаков с верхоглядом — *Erythrogolter erythropterus* (Bas.), как нам представляется, результат конвергенции.

Большинство видов этого комплекса — обитатели медленно текучих и стоячих сравнительно прозрачных вод. Среди них нет видов, приспособленных к жизни в воде с малым содержанием кислорода. Среди видов понтического пресноводного комплекса преобладают рыбы с пелагической окраской, довольно много видов с донной окраской, видов с зарослевой окраской мало (южная колюшка). Тело по форме слегка уплощенное с боков — веретенообразное (шемая, уклейки, вырезуб и др.) или высокое (лещи, красноперка). Довольно много в этом комплексе видов, приспособленных к донному образу жизни на течении (пескари, ерши, чопы). Несомненно, приспособленной к жизни среди растительности является только южная колюшка. Ряд видов понтического комплекса ведет проходной (некоторые усачи, вырезуб) и полупроходной (белоглазка) образ жизни. В нагульный период они могут жить в солоноватой воде с соленостью до 12—15‰. Все относящиеся к этому комплексу виды размножаются весной и в начале лета. Среди них довольно много порционнно-нерестующих. Правда, как известно, порционность нереста у одного и того же вида может меняться в разных участках ареала. В северной части ареала вид может нерестоваться одновременно, в южной части — порционнно, как это наблюдается, например, у леща (Кошелев, 1971).

По характеру размножения основную массу видов составляют фитофилы и литофилы. Довольно много псаммофилов, обитающих в русле больших рек, в первую очередь пескарей. Из представителей этого комплекса активно охраняет икру только южная колюшка, принадлежность которой к понтическому пресноводному комплексу подлежит дальнейшему вы-

яснению. Возможно, что она относится к понтическому морскому комплексу.

Основную массу видов по характеру питания составляют бентофаги, потребляющие как эпи-, так и инфууну. В отличие от древнего верхнетретичного комплекса среди видов понтического пресноводного комплекса значительно больше рыб, питающихся растительностью и зоопланктоном. Последнее обстоятельство связано с формированием этого комплекса главным образом в водоемах с замедленным течением и с относительно более прозрачной водой. Среди хищников представлены только виды, охотящиеся «в угон». Вооруженные виды представлены слабее, чем среди представителей древнего верхнетретичного комплекса.

Китайский равнинный комплекс. В наших водах естественный ареал видов рыб, генеративно относящихся к китайским фаунистическим комплексам, охватывает только бассейн Амура и в небольшой степени реки Приморья. Основная масса видов принадлежит к китайскому равнинному комплексу, и лишь единичные, например *Ladislavia*, относятся к китайскому предгорному комплексу, который экологически охарактеризовать невозможно из-за скудности сведений. Китайский равнинный фаунистический комплекс сформировался в условиях равнинных рек муссонного климата Восточной Азии, по-видимому, в середине третичного времени. К этому комплексу в нашей фауне относятся представители родов *Culter*, *Hemiculter*, *Erythroculter*, *Xenocypris*, *Plagiognathops*, *Parabramis*, *Megalobrama*, *Elopichthys*, пескари родов *Saurogobio*, *Pseudogobio*, *Rostrogobio*, *Paraleucogobio*, *Gnathopogon*, *Sarcophilichthys*, *Chilogobio*, *Gobiobotia*, а также виды родов *Pseudorasbora*, *Squalobarbus*, *Hemibarbus*, *Opsariichthys*, *Ctenopharyngodon*, *Hypophthalmichthys*, *Acanthorhodeus*, *Siniperca*.

Представители этого комплекса приспособлены к жизни в равнинных реках со значительными колебаниями уровня и обычно хорошо развитой придаточной системой, представленной в первую очередь крупными пойменными озерами. Это рыбы с прогонистым сельдевидным или пескаревидным телом. Высокотелых рыб среди представителей этого комплекса мало: к ним относятся два вида амурских лещей — *Parabramis pekinensis* (Bas.), *Megalobrama terminalis* (Rich.), колючие горчаки — *Acanthorhodeus*. По типу окраски преобладают виды с донной (пескари, кони) и пелагической окраской (*Cultrinae* и др.). Рыб с зарослевой окраской среди видов этого комплекса в нашей фауне нет. Рыб, приспособленных только к жизни в стоячей воде, нет. Наиболее характерной особенностью данного комплекса является то, что часть его видов откладывает икру, которая развивается в толще воды, сплывая вниз по течению. В этом комплексе отно-

сительно немного фитофилов, но больше, чем в других южных комплексах рыб, охраняющих и прячущих свою икру (некоторые пескари, горчаки). Все относящиеся к китайскому равнинному комплексу рыбы нерестуют весной и летом. По характеру питания основная масса видов — бентофаги, преимущественно мелкие по размерам, питающиеся инфауной в русле рек. Крупных бентофагов меньше, и они питаются главным образом эпифауной [черный амур — *Mylopharyngodon piceus* (Rich) и кони — *Hemibarbus labeo* (Pall.), *H. maculatus* Bleek]. В китайском равнинном комплексе больше, чем в других комплексах, растительноядных рыб. К ним относится такой своеобразный представитель, как белый толстолобик — *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), питающийся фитопланктоном. Все относящиеся к этому комплексу хищники ловят жертву «в угон». Хищников-засадчиков нет главным образом из-за малого развития растительности.

Формировался китайский равнинный комплекс, видимо, из двух источников. Его основу составляют виды южноазиатского происхождения, принадлежащие к подсемейству *Varbinae*, *Cultrinae*, в первую очередь рыбы типа *Rothe* и близкие к этому роду (Никольский, 1955а). Причем у представителей *Varbinae* изменения шли в направлении утраты усиков и превращения зазубренной колючки в гладкую. Таким путем произошло характерное для китайского равнинного комплекса подсемейство *Cultrinae*. В китайском равнинном комплексе имеются виды, связанные по своему происхождению с древним верхнетретичным комплексом, например белый и черный амур, вероятно, эндемичные роды пескарей и горчаков, столь богато представленные в составе китайского равнинного комплекса. У этой группы видов, ведущих свое происхождение от древнего верхнетретичного комплекса, изменения шли прежде всего в направлении выработки пелагофилии, увеличения «вооруженности», а у видов с донной икрой — в направлении обеспечения ее сохранности путем откладки в моллюсков или активной защиты (*Pseudogobio*).

В отличие от понтического равнинного комплекса, сформировавшегося в основном за счет древнего верхнетретичного комплекса, в китайском равнинном комплексе виды, произошедшие от древнего верхнетретичного комплекса, занимают подчиненное место по отношению к видам южного происхождения. Среди рыб южного происхождения имеется ряд видов, занимающих экологические ниши, близкие нишам видов понтического комплекса.

Китайский равнинный комплекс

Erythroculter erythropterus (Bas.)
E. mongolicus (Bas.)
Hemiculter leucisculus (Bas.)
Parabramis pekinensis (Bas.)
Xenocypris macrolepis Bleek.

Понтический пресноводный комплекс

Pelecus cultratus (L.)
Alburnus alburnus (L.)
Abramis brama (L.)
Chondrostoma nasus (L.)
Aspius aspius (L.)

Представители китайского равнинного комплекса отличаются от сходных представителей понтического пресноводного комплекса большим развитием пелагофилии и вооруженности.

Нагорноазиатский комплекс. Виды, входящие в этот комплекс, населяют верховья рек, текущих с центральноазиатского нагорья на запад (Амударья, Сырдарья, Гильменд), юг (Инд, Ганг) и восток (Янцзыцзян, Хуанхэ). В пределах СССР виды этого комплекса населяют водоемы Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Они есть в верховьях Оби. В бассейнах Балхаша и Алакуля они спускаются и в равнину. Основу этого комплекса составляют виды южного происхождения, главным образом генетически связанные с *Varbinae* или относящиеся к сем. *Cobitidae*. Они, видимо, проникли на север после соединения Индостана с остальным материком Азии, т. е. с началом заполнения Тибетско-Гималайской геосинклинали. Проникшие в равнинные водоемы Центральной Азии представители *Varbinae* и *Nemachilinae* в результате дальнейшего поднятия системы Гималаев оказались в условиях нагорья с суровым сухим климатом и повышенной радиацией (Никольский, 1938). В результате приспособления к этим специфическим условиям у видов нагорноазиатского комплекса выработался ряд специфических признаков (Васнецов, 1953), например образование у представителей подсем. *Schizothoracinae* «расщеп», связанного с размножением на быстром течении в водоемах горного типа, а также черной брюшины, защищающей половые железы от повышенной радиации высокогорья. У маринков, вторично перешедших к жизни в равнинных, более глубоких водоемах с мутной водой—*Schizothorax pseudaksaiensis* Herz., *S. argentatus* Kessl. и др., брюшина, по-видимому, вторично становится более светлой. Существенной особенностью *Schizothoracinae* является также ядовитость зрелых половых продуктов, служащая защитой производителей и отложенной икры от поедания их наземными позвоночными в мелких горных речках, где эти рыбы нерестуют. Для рыб икра *Schizothoracinae* не является ядовитой (Костин, 1953).

Для многих видов подсем. *Nemachilinae*, входящих в нагорноазиатский комплекс, характерно наличие хорошо развитой свободной, не заключенной в костную капсулу части плавательного пузыря, что связано с обитанием ряда видов этого подсемейства в высокогорных озерах и частичным переходом к жизни в толще воды [(*Nemachilus strauchi* Kessl.) и некоторые другие].

Основная масса видов в нагорноазиатском комплексе, как и в китайском равнинном, — южноазиатского происхождения, но, видимо, в этот же комплекс входят и виды, связанные по своему происхождению с северными комплексами.

Мы имеем в виду виды р. *Oreoleuciscus*, относящиеся к подсем. *Leuciscinae*, населяющие замкнутые водоемы Монголии и верховья некоторых рек Сибири, а также эндемичного балхашского окуня — *Perca schrenki* Kessl. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Виды, относящиеся к нагорноазиатскому комплексу, характеризуются веретенообразным телом. Это или наддонные обитатели горных потоков (маринки, нагорцы, османы), или виды, живущие среди камней у дна (виды подсем. *Nemachilinae*). В некоторых местах (например, в озерах Тибета и Монголии, в оз. Лобнор, а также в озерах Иссык-Куль, Балхаш, Алаколь, Бийликоль, бассейн Гильменда) представители этого комплекса могут населять и водоемы со стоячей водой и даже опускаться с гор на равнины, как это наблюдается в Балхаше и в бассейне Тарима.

Все виды нагорноазиатского комплекса (за исключением балхашского окуня, принадлежность которого к этому комплексу требует дополнительных исследований) обладают донной, часто русловой окраской. Икру откладывают донную, клейкую, развивающуюся между галькой. Видов, охраняющих икру, нет. Перестуют весной или летом. У некоторых видов икрометание, по-видимому, порционное.

Основная масса видов питается главным образом эпифауной, ряд видов потребляет перифитон и детрит. Настоящих хищников среди представителей этого комплекса в нашей фауне нет, хотя в значительной степени хищный образ жизни ведут крупные особи некоторых видов маринок (*Schizothorax pseudaksaiensis* Herz, *S. intermedius* McCl.).

Виды рыб, относящиеся к нагорноазиатскому комплексу, — в большинстве своем эврифаги, приспособленные к потреблению самой разнообразной пищи. Вообще представители этого комплекса являются весьма эврибионтными видами, обладающими широким размахом изменчивости, часто образующими внутривидовые группировки. В этом отношении они напоминают многие виды арктического пресноводного комплекса. Даже тот факт, что виды *Schizothorax intermedius* McCl. или *Nemachilus stoliczkai* (Steind.) имеют такое количество синонимов, объясняется очень широкой их внутривидовой изменчивостью и образованием большого числа внутривидовых форм. Развитие защитных приспособлений у видов этого комплекса объясняется не наличием в его составе большого количества хищных видов, а в первую очередь необходимостью защиты от наземных хищников — рыбадных млекопитающих и птиц.

Переднеазиатский комплекс. Виды этого комплекса населяют в пределах нашей страны водоемы Закавказья и западной части Средней Азии. Этот комплекс включает главным образом карповых и вьюновых рыб. Из нашей фауны в этот

комплекс входят виды родов *Vaircorhinus* — хромюли, *Discoognathichthys*, *Sapoetobrama*, *Acanthalburnus* и др., а также ряд видов рода *Nemachilus*: *N. sargadensis* A. Nik., *N. cristatus* Berg., *N. malapterurus* Val., *N. kessleri* Günth. *N. merga* Kryn., *N. angorae* Steind. и др. Этот комплекс, по-видимому, в основном формировался за счет видов южного происхождения, главным образом индийских. Однако не исключено, такие виды, как *Sapoetobrama kuschakewitschi* Kessl. и *Acanthallurnus microlepis* (Fil.), связаны в своем генезисе с древним верхнетретичным или понтическим комплексами. Ближайшие родичи этих видов, в частности рыбы рода *Acanthobrama*, населяют водоемы юга передней Азии. Данный комплекс представлен в нашей фауне сравнительно небольшим числом видов, поэтому дать его подробную общую характеристику затруднительно. Входящие в его состав виды отечественной фауны, являются главным образом обитателями рек и связанных с реками озер. У основной массы этих видов тело вальковатое, приспособленное к жизни на течении, окраска донная, лишь у немногих (остролучка, чернобровка) — пелагическая. Все виды откладывают донную икру на гальку, песок или на растительность, часто на корневища близ размываемого берега, икру не охраняют. Нерест происходит весной и в начале лета.

По характеру питания большинство видов — бентофаги, питающиеся эпифауной. Многие виды питаются растительностью. Если сопоставить процент видов, питающихся растительностью, в различных фаунистических комплексах, то видно, что количество таких видов тем больше, чем южнее распространен комплекс. Среди видов арктического, бореального и байкальского комплексов настоящих фитофагов вообще нет. Число видов, питающихся растительными объектами, в разных фаунистических комплексах приведено ниже (в %.)

Древний верхнетретичный	Понтический	Китайский равнинный	Нагорноазиатский	Переднеазиатский
9	12	23	20	22

* * *

Кроме перечисленных выше фаунистических комплексов пресноводных рыб в нашу пресноводную ихтиофауну проникают представители и еще ряда комплексов, в частности уже упоминавшегося нами китайского предгорного (*Ladislavia*), а также индийского предгорного (*Glyptispermum*, *Glyptothorax*), индийского равнинного (или, как мы его раньше называли, индо-африканского), в которые входят сомы, косатки, змееголов. К сожалению, в настоящее время не представляется возможным дать экологическую характеристику этих комплексов. Можно отметить лишь отдельные характерные черты, например для индийского равнинного комплекса — высокий процент видов, охраняющих свою икру. Некоторые виды пока невозможно отнести к тому или иному фаунистическому комплексу, например конек — *Catostomus catostomus* (Forster), головешка-ротан — *Percottus glehni* Dyb. и др.

В прежних своих работах (Никольский, 1947, 1953) мы считали необходимым выделять в качестве самостоятельного комплекса туркестан-

ский равнинный. Однако проведенный позднее анализ заставил нас отказаться от этого. Виды, входящие в данный комплекс, относятся или к древнему верхнетретичному (лопатоносы, плоскоголовый жерех), или к переднеазиатскому (остролучка, некоторые гольцы) комплексу. В качестве же самостоятельного туркестанский равнинный комплекс не существует.

МОРСКИЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ

Специфика морских комплексов нашей фауны изучена несколько хуже, чем пресноводных, но все же и им можно дать общую характеристику.

Арктический морской комплекс, как и арктический пресноводный, включает небольшое число видов, обладающих широким ареалом распространения. Ряд рыб этого комплекса имеет кругополярное распространение. К ним относятся полярная треска — *Boreogadus saida* (Lep.), арктическая тресочка — *Arctogadus borisovi* Dr., некоторые арктические ликоды, полярная камбала — *Liopsetta glacialis* (Pall.), ледовитоморская рогатка — *Muchocephalus quadricornis* (L.) и некоторые другие Cottidae, а также некоторые виды р. Liparis.

Для большинства видов этого комплекса, как и для пресноводного арктического, характерна значительная эврибионтность. Многие виды, населяющие прибрежные воды, могут жить при значительных колебаниях солености, а некоторые (полярная камбала, ледовитоморская рогатка) — длительное время жить в пресной воде. Такие рыбы, как ликоды — Liparidae, ряд видов сем. Cottidae живут вдали от берегов и в опресненных районах не встречаются. Все виды арктического комплекса приспособлены к жизни в воде с высоким содержанием кислорода. Большинство видов нерестует в осенне-зимнее время, икра или донная, причем в этих случаях она иногда охраняется (ледовитоморская рогатка), или пелагическая (полярная камбала).

Многие виды арктического морского комплекса в своих трофических отношениях связаны с видами пресноводного арктического комплекса, питаясь в опресненных районах молодью ряда видов и являясь жертвами хищников пресноводного комплекса (Никольский, Радаков, 1968).

Донные стеногалинные формы, не заходящие в прибрежную опресненную зону, по характеру питания — все бентофаги, причем основу их пищи составляют организмы эпифауны (Андряшев, 1954). Инфауна в их пище имеет подчиненное значение.

По своему происхождению виды, относящиеся к арктическому морскому комплексу, связаны с более южно распространенными группами.

Ранее мы выделяли бореально-арктический комплекс, к

которому относили такие виды, как мойва, вахня, навага и др. В настоящее время на основе более детального ознакомления с экологией этих видов и соглашаясь с мнением других авторов, мы относим их к бореальным морским комплексам.

Бореальный атлантический комплекс. Виды, относящиеся к этому комплексу, составляют основу североатлантической ихтиофауны. В него входят такие рыбы, как треска, пикша, сайда, навага, морская щука, океаническая сельдь, камбалы (морская, речная, ершоватка, камбала-ерш), палтусы, зубатки, морские окуни и некоторые виды подкаменщиков. Этот комплекс характеризуется значительно бóльшим разнообразием видов, чем рассмотренный арктический морской комплекс. Относящиеся к нему виды несколько более теплолюбивы и в большинстве случаев более стеногалинны. У представителей этого комплекса окраска пелагическая или донная. Большинство видов нерестуют весной, но нерест обычно происходит при температуре не выше 10° С. Довольно много видов выметывают пелагическую икру. Виды, размножающиеся в прибрежной зоне, как правило, икру охраняют (маслюк, керчак, пинагоры и др.). В составе атлантического бореального комплекса появляются и яйцеживородящие виды — морские окуни, бельдюга. Появляется и довольно много хищников. Большинство их ловят жертву «в угон» (морская щука — *Molva*, треска, сайда и др.). В прибрежной зоне встречаются и хищники-засадчики (керчак). Как отметил А. П. Андрияшев (1954), в пределах северных морей процент пелагических видов увеличивается от Арктики к бореальным водам (Никольский и Радаков, 1968). В связи с этим, не смотря на увеличивающуюся напряженность отношений хищник — жертва, значительного увеличения развития вооружений у рыб не происходит. Правда, если сравнить вооруженность видов, населяющих прибрежные воды, с вооруженностью рыб, ведущих донный и придонный образ жизни, то у рыб бореального комплекса вооруженность более развита в количественном (процент вооруженных видов) и качественном отношении (степень развития шипов и колючек). Среди пелагических видов атлантического бореального комплекса существенную роль начинает играть стайность. По числу видов зоопланктофагов в составе этого комплекса сравнительно немного, но по биомассе они занимают весьма существенное место. Бентофаги представлены потребителями эпифауны. Видов, для которых основным объектом пищи служит инфауна, в составе этого комплекса нет.

Представители бореального атлантического комплекса более сильно, чем представители арктического морского комплекса, заражены паразитами, для защиты от которых у них развиты приспособления, в частности увеличение содер-

жания в крови гамма-глобулинов, выполняющих функцию антител.

Тихоокеанский бореальный комплекс. Тихоокеанский бореальный комплекс является в значительной степени аналогом атлантического бореального комплекса. В него входит ряд общих с атлантическим комплексом видов: треска — *Gadus morhua macrocephalus* Til., сельдь — *Clupea harengus pallasii* Val., палтусы — *Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schmidt и *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Schm. У этих видов имеются различия только подвидового ранга. Среди рыб этого комплекса много видов, принадлежащих к тем же родам, что и виды атлантического комплекса (ряд представителей сем. Cottidae, в первую очередь виды родов *Myoxocephalus*, *Icelus* и др., камбал — *Platichthys*, *Pleuronectes*, *Limanda* и др.). Бореальный тихоокеанский комплекс по числу родов и видов, в том числе принадлежащих к основным семействам, много богаче атлантического. Исключения составляют только тресковые, которые гораздо богаче представлены в Северной Атлантике, чем в Тихом океане. В северной части Тихого океана в составе бореального комплекса представлено также несколько семейств и большое число родов рыб, которые вообще отсутствуют в северной части Атлантики (*Anoplopomatidae*, *Hexagrammidae* и др.), причем среди родов имеются более древние, чем в Атлантике, представители, например стрелозубые палтусы — *Atherestes* и некоторые другие. Большее разнообразие видов в этом комплексе, чем в бореальном атлантическом, указывает на большую узость экологических ниш, занимаемых рыбами в Северной Пацифике, по сравнению с экологическими нишами, занимаемыми рыбами в Северной Атлантике. Напряженность отношений хищник — жертва и соответственно развитие связанных с ней защитных средств у рыб в бореальном тихоокеанском комплексе выражено сильнее, чем в бореальном атлантическом.

Плодовитость одноразмерных особей одних и тех же или близких видов в Тихом океане, как правило, значительно выше, чем в Атлантическом. Особенно велика эта разница, если сравнивать плодовитость рыб прибрежных зон этих океанов. У донных видов бореального тихоокеанского комплекса также значительно сильнее развиты такие защитные приспособления, как шипы и колючки. Так, например, у близких видов подкаменщиков родов *Myoxocephalus* и *Gympasanthus*, обитающих в северной части Тихого океана, относительная длина шипов значительно больше, чем у видов, населяющих Северную Атлантику (Паракецов, 1958). В связи с разницей в режимах Северной Атлантики и северной части Тихого океана несколько различаются по характеру размножения представители соответствующих бореальных

комплексов. Так, если у трески — *Gadus morhua morhua* L. Северной Атлантики икра типично пелагическая, то у тихоокеанской трески — *G. morhua macrocephalus* Til. икра развивается в придонных слоях воды (Моисеев, 1953). Различаются рыбы этих комплексов и по месту откладки икры: если тихоокеанская сельдь — *Clupea harengus pallasi* Val. откладывает икру в прибрежной зоне, то атлантическая сельдь — *C. harengus harengus* L. откладывает икру на глубинах до 200 м.

Кельтийский морской комплекс. В состав кельтийского комплекса входят виды, населяющие моря, которые омывают побережье Европы (от Балтийского до Черного). К этому комплексу относятся шпрот — *Sugattus sprattus*, мерланг — *Odontogadus merlangus* (L.), путассу — *Micromesistius pou-tassou* (Risso.), хек — *Merluccius merluccius* (L.), песчанки — *Anmodytes* и др. Наиболее богат этот комплекс представлен в Северном море и по Атлантическому побережью Франции. В отечественной ихтиофауне виды этого комплекса встречаются в Балтийском (шпрот, песчанка и др.) и Черном морях (черноморский шпрот, черноморская пикша, песчанка). Некоторые виды кельтийского комплекса, например песчанки, проникают и в западную часть Баренцева моря.

Ряд родов рыб этого комплекса (*Sprattus*, *Micromesistius*, *Merluccius*) имеют биполярное распространение, встречаясь как в умеренных водах Атлантики в северном полушарии, так и в южном. Виды рыб кельтийского комплекса более теплолюбивы, чем представители атлантического бореального комплекса. Среди них встречаются как виды эвригалинные, например шпрот, так и виды, живущие в пределах относительно узкой амплитуды соленостей (мерланг). Среди представителей этого комплекса в нашей фауне есть как пелагические хищники (хек — *Merluccius merluccius* (L.), так и планктофаги [*Sprattus sprattus* (L.), *Micromesistius pou-tassou* (Risso.)] и бентофаги [*Odontogadus merlangus* (L.)]. По характеру откладки икры большинство видов кельтийского комплекса — пелагофилы, донную икру откладывают только песчанки, к сожалению, из-за недостаточности данных пока невозможно дать относительно полную экологическую характеристику этого комплекса как единого целого, тем более что в отечественной фауне он представлен лишь единичными видами.

Средиземноморский комплекс. В отечественной фауне средиземноморский морской комплекс представлен довольно большим числом видов в Черном море; единичные представители его проникают в Балтийское, а в годы потепления — даже Баренцево моря. Это наиболее тепловодный комплекс, представители которого в относительно большом количестве

входят в состав ихтиофауны СССР. К этому комплексу из отечественной черноморской ихтиофауны относятся *Sardina pilchardus* Wall., *Engraulis encrasicolus* (L.), *Trachurus*, *Pelamis*, *Labridae*, *Blenniidae*, бычки сем. *Gobiidae* и многие другие виды, имеющие пелагическую личинку. Бычки, у которых пелагическая личинка отсутствует, относятся к понтийскому комплексу.

Как и среди родов кельтийского комплекса, среди представителей средиземноморского комплекса мы находим ряд родов, имеющих биполярное распространение, например *Engraulis*, *Trachurus*, *Scomber*, *Trigla* и некоторые другие. К средиземноморскому комплексу относятся также виды, имеющие «битропическое» распространение, т. е. обитающие в субтропических и тропических водах, но отсутствующие в экваториальных. Необходимо отметить, что среди рыб как кельтийского, так и средиземноморского комплексов биполярное распространение имеют главным образом пелагические виды. Для них справедлива гипотеза Л. С. Берга (1953), утверждающая, что становление биполярности у этих форм произошло в четвертичное время, в период активности ледника в северном полушарии, когда температура вод на экваторе снижалась минимум на четыре градуса. Это и позволило видам северного полушария, для которых высокие температуры на экваторе ранее были преградой, проникнуть в южное полушарие.

Из представителей более холодноводных комплексов биполярное распространение имеют лишь донные рыбы из рода *Raja* сем. *Lycodinae* и некоторые другие, которые могли проникнуть в южное полушарие по холодным водам гипоталассы. Пелагических рыб, имеющих биполярное распространение, среди видов арктического и бореального комплексов нет. Характеристику средиземноморского комплекса мы даем по видам, населяющим воды Черного моря. Согласно последней сводке А. Н. Световидова (1964) к этому комплексу в Черном море относится около 100 видов рыб. Экологически он более разнообразен, чем все комплексы, рассмотренные ранее. Среди видов, его слагающих, появляются рыбы, которые занимают экологические, в частности пищевые ниши, отсутствовавшие в комплексах, распространенных севернее. К ним относятся в первую очередь растительноядные формы, встречающиеся как среди пелагических (сардина), так и среди донных рыб (некоторые *Blenniidae*).

Понтийский морской комплекс. Виды рыб этого комплекса населяют Каспийское, Азовское и северо-западную часть Черного моря. В его состав входят сельди родов *Caspialosa* и *Clupeonella*, населяющие пелагическую зону и питающиеся главным образом зоопланктоном, а отдельные виды — мелкой рыбой. К этому же комплексу относятся со-

лоноватоводные представители сем. Percidae (морской судак — *Stizostedion marina* Cuv. и перкарина — *Percarina demidoffi* Nordm.). Нишу мелких бентофагов занимают весьма многочисленные виды сем. Gobiidae. Формируясь в условиях очень значительных колебаний солености воды, все виды понтического комплекса в отличие от средиземноморских вселенцев являются эвригалинными. Одни и те же особи могут выдерживать значительные колебания солености. Большинство понтических морских видов рыб приспособились к жизни в стоячей или медленно текущей воде. В связи с этим после построения на Днепре, Дону и Волге каскадов водохранилищ в них скоро появился ряд понтических вселенцев, в первую очередь килька — *Clupeonella delicatula* (Nordm.) — наиболее эврибионтный представитель этого рода, а также несколько видов бычков, причем некоторые из них — *Neogobius melanostomus* (Pall.), *Bentophilus stellatus* (Sauv.) — поднялись вверх по Волге до Куйбышевского водохранилища (Гавлена, 1973). Во многих водохранилищах тюлька стала одним из основных потребителей зоопланктона в открытой части и важным объектом питания хищников, в первую очередь судака.

По характеру размножения виды понтического морского комплекса резко разделяются на две группы. В одну группу входят сельди, откладывающие пелагическую икру, которая развивается, или сплывая вниз по течению рек [у проходных видов — *Caspialosa kessleri* (Grimm) и *C. kessleri* isp. *volgensis* (Berg)], или плавая в толще солоноватых вод (у бражниковских сельдей, большинства пузанков и представителей р. *Clupeonella*); в другую — рыбы, откладывающие донную икру, причем большинство видов охраняют свою кладку.

По окраске рыбы понтического комплекса также разделяются на две группы: рыб с пелагической окраской (каспийско-черноморские сельди и тюльки) и рыб с донной окраской (морской судак, бычки, пуголовки).

Понтический морской комплекс возник в обособленном водоеме, расположенном на месте современных Каспия и Понта. Виды, его слагающие, хотя и берут начало от тепловодной фауны Тетиса, приспособились к жизни в условиях изменчивых солености и температуры. Правда, по сравнению с видами кельтийского комплекса рыбы, принадлежащие к понтическому комплексу, более тепловодны.

ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

Несомненно, что становление современных фаунистических комплексов рыб как в континентальных водоемах, так и в морях северного полушария происходило в кайнозой. Есть

основания предполагать, что в морских и пресных водах этот процесс шел более или менее синхронно. Как установлено для рыб Г. У. Линдбергом (1948) и нами (1944), формирование новых фаун как в морских, так и в континентальных водах связано с большими изменениями лика Земли (горообразованием, трансгрессиями и регрессиями моря).

Эоценовая фауна пресных вод палеоарктики очень сильно отличалась от современной. Она была представлена преимущественно вымершими к нашему времени родами и довольно четко подразделялась на две экологические группы: обитателей больших равнинных рек (представители семейств *Acipenseridae* и *Polyodontidae*) и обитателей озерно-болотных водоемов (*Amiidae*, *Poleosocidae*, *Ariidae*), многие из которых имели, видимо, добавочные органы дыхания (Яковлев, 1964).

Начало альпийской складчатости, охватившей практически всю центральную зону Евразии, приходящееся на верхний олигоцен и миоцен, связано с коренными изменениями в составе ихтиофауны. Появляется современная фауна, приспособленная к жизни в более умеренном климате. С конца олигоцена известны *Esox*, *Rutilus*, *Aspius*, *Alburnus*, *Luciscus*, *Chondrostoma*, *Gobio*, *Nemachilus*, *Cobitis*, *Silurus*, *Stizostedion* и др. (Лебедев, 1959; Яковлев, 1964, и др.). Некоторое время современная по своему облику фауна существовала вместе с эоценовой и раннеолигоценовой фауной рыб, носившей, видимо, субтропический характер. Так, в фауну конца олигоцена и начала миоцена входит несколько видов *Amia* и ряд современных родов карповых, возможно, представленных даже современными видами из родов *Rutilus*, *Luciscus* и др. К середине миоцена тепловодная лимнофильная фауна в Евразии вымирает и лишь отдельные ее представители (*Amia*, *Lepisosteus*) сохраняются в водах Северной Америки и Кубы.

Современная палеоарктическая ихтиофауна уже в конце олигоцена оказывается очень широко распространенной. Так, в ихтиофауну Средней Европы и Азии (Зайсанская котловина, Приаралье) во времена верхнего олигоцена и миоцена входили щука — *Esox*, сом — *Silurus*, судаки — *Stizostedion*. В. Н. Яковлев (1964) предполагает, что эта «древняя верхнетретичная фауна» по терминологии Л. С. Берга (1909) возникает в Азии, а затем расселяется в Европу, где дольше сохраняется субтропический климат. В конце эоцена или начале олигоцена, видимо, имело место вселение в пресные воды ряда морских групп рыб, в первую очередь, представителей *Perciformes*. К этой группе относятся *Serranidae*, несомненно, исходная группа для сем. *Percidae*. Описанный В. Д. Лебедевым (1959) судак — *Lucioperca* (ныне *Stizostedion*) *zaisanicus* Lebedev по характеру озубления рта стоит

ближе к представителям Serranidae, чем к другим представителям сем. Percidae.

Кроме того, весьма вероятно, что в это же время произошло вселение в пресную воду представителей сем. Gobiidae и сем. Cottidae. Последние дали начало, в частности, эндемичной байкальской фауне Cottoidei. Из нижнего миоцена Чехословакии известен представитель Cottidae — *Lepidocottus* (Яковлев, 1964).

Пресноводная ихтиофауна палеоарктики конца олигоцена и миоцена была приспособлена к жизни в текучих и стоячих водоемах главным образом умеренного климата. Однако в ее составе встречались, особенно в Европе и южных водоемах Азии (Средняя Азия, Дальний Восток), и южные представители.

В. Н. Яковлев (1964) отмечает, что близкие к современным ископаемые формы миоценовой и плиоценовой фаун рыб отличаются от них меньшим числом позвонков и чешуй в боковой линии, что указывает на их существование в более теплом климате, чем современный.

Таким образом, в миоцене примерно к северу от 44-й параллели сформировалась пресноводная ихтиофауна палеоарктики, в общем более тепловодная и, пожалуй, более разнообразная, чем современная. Для видов этой фауны характерна более узкая специализация и соответственно занятие более узких экологических ниш. При этом отмечаются следующие экологические типы по характеру пищевых ниш: хищники-засадчики (окунь, щука, сом), хищники, ловящие жертву «в угон» (судак, жерех), бентофаги, питающиеся эпифауной (вырезуб), бентофаги, питающиеся инфауной (лещ, линь, шиповка), планктофаги (уклея); растительноядные (подуст, красноперка). Эта единая миоценовая фауна явилась исходной для формирования почти всех фаунистических комплексов палеоарктики. Она составляет основу таких комплексов, как древний верхнетретичный, бореальный равнинный, бореальный предгорный, автохтонный байкальский.

Понтический пресноводный комплекс, несомненно, по своему происхождению связан также с этой фауной, но по своему возрасту он несколько моложе комплексов, перечисленных выше.

Переднеазиатский фаунистический, нагорноазиатский фаунистический и китайский равнинный комплексы, несомненно, более южного происхождения, чем палеоарктический. Виды, слагающие переднеазиатский и нагорноазиатский комплексы, в основном происходят от южноазиатских Varbinae и Cobitidae. Нагорноазиатский комплекс сформировался за счет мигрировавших на север после заполнения Гималайско-

Тибетской геосинклинали представителей индийских *Varbinae* и *Cobitidae*, приспособившихся к жизни в высокогорных условиях при более суровом климате и повышенной инсоляции (Никольский, 1938 г; Васнецов, 1953).

Правильно ли относить к нагорноазиатскому комплексу виды р. *Ogeoleuciscus*, несомненно, генетически связанные с рассмотренной выше древней верхнетретичной фауной и заселившие воды центральноазиатского нагорья с севера, а также балхашского окуня генетически очень близкого к обыкновенному окуню? В настоящее время окончательно ответить на этот вопрос невозможно.

Переднеазиатский комплекс сформировался также в основном за счет *Varbinae* и *Cobitidae*, однако его становление шло не в условиях водоемов нагорья, а в условиях водоемов пустынь. Правильно ли относить к этому комплексу такой вид, как *Sapoetobrama kuschakewitschi* (Kessl), ближайшие родичи которой распространены в бассейне Тигра и Евфрата, но которая также связана генетически с комплексом видов родов *Blicca*, *Abramis*, *Vimba*, сейчас окончательно ответить трудно.

Китайский равнинный комплекс тоже в основном южного происхождения (Никольский, 1955а) и также берет свое начало от южноиндийских *Varbinae* типа *Rothe* и близких родов. Дальнейшее обособление в пределах древней третичной ихтиофауны шло в направлении адаптации к жизни в водоемах различных географических зон и высотных поясов. Так образовались древний верхнетретичный, или, как его называют паразитологи, амфибореальный комплекс, бореальный равнинный и бореальный предгорный комплексы. Менее ясно происхождение арктического пресноводного комплекса. Он, несомненно, тесно связан в своем генезисе с бореальным предгорным комплексом, но в состав арктического пресноводного комплекса входят и некоторые генеративно морские виды, например налим.

Значительно хуже изучена история формирования морских фаунистических комплексов. Несомненно, что морская ихтиофауна, как и пресноводная, в основном сформировалась к миоцену. Из миоценовых отложений известно большое число родов (а вероятно, и ряд видов) морских рыб, в частности *Sardinella*, *Clupeonella*, *Sprattus* и другие сельдевые; *Merluccius*, *Lotella*, *McLanonus* и другие трескообразные; святыишея анчоусы; *Vinciguerrgia* и многие другие (Данильченко, 1953).

Так же как и в пресных водах, эта современная ихтиофауна сосуществовала некоторое время с более древней морской ихтиофауной, в которую входят такие роды, как *Paleogadus*, *Onobrosmius* и др.

СВЯЗЬ СТРУКТУРЫ ВИДА С ЭКОСИСТЕМОЙ, В КОТОРУЮ ОН ВХОДИТ

Под экосистемой мы, как и другие авторы, понимаем группу видов, находящихся между собой в определенных отношениях, связанных с определенной абиотической средой и населяющих определенное местообитание (элемент ландшафта) или водную массу. Термин «экосистема» мы считаем адекватным термину «биогеоценоз» В. Н. Сукачева. Однако нам представляется, что В. Н. Сукачев несколько противопоставляет абиотическую среду биотическим отношениям (Сукачев и Дылис, ред., 1964, с. 15). Нам кажется также, что к такому пониманию термина «экосистема» близко подходит и то, что вкладывают в это понятие Ю. Одум (1975, с. 11, 16) и Макфедьен (1965), которые считают, и мы с этим совершенно согласны, что термины «биогеоценоз» и «экосистема» обозначают одно и то же (там же, с. 17). Однако мы всюду используем термин «экосистема» потому, что термин «биогеоценоз» отнесен В. Н. Сукачевым только к наземным экосистемам, в то же время наземные экосистемы неразрывно связаны с экосистемами вод и находятся с ними в непрерывном взаимодействии. Мы считаем, что если исходить из представления о единстве организма и среды, то в понятие «сообщество организмов» должна включаться и абиотическая среда, с которой связаны организмы, слагающие сообщество.

Иногда экосистему рассматривают как систему сообществ (биоценозов), населяющих крупные местообитания (например, экосистема озера). Однако очень трудно провести границу между сообществом и экосистемой. Здесь многое зависит от того, как широко трактовать понятие «элемент ландшафта». Вопрос об иерархии экологических межвидовых группировок и критериях такой иерархии нуждается в дальнейшем изучении. Сам принцип классификации сообществ может быть двояким: по руководящим видам (например, сообщество мидий или сообщество сельди; иногда критерием для выбора руководящего вида принимается величина его биомассы) и по местообитаниям (например, сообщество песчаной литорали, каменистых грунтов или экваториальных водных масс).

В зависимости от широты понимания термина «сообщество» и должна строиться классификация этих сообществ. Однако как бы узко мы не принимали понятие «сообщество», оно всегда будет иметь свои субструктуры.

Противопоставление сообщества как открытой системы экосистеме как системе замкнутой нам представляется сугубо ошибочным.

Здесь мы принимаем следующие подразделения экологи-

ческих межвидовых группировок: сообщество (биоценоз) — экосистема — биосфера.

Критерий выделения группировок, нам представляется, должен быть комплексным по элементу ландшафта и по руководящим видам. Если в одном и том же ландшафте (например, песчаной литорали) руководящие виды оказываются разными, то это говорит о том, что и сообщества различны.

Все межвидовые группировки, населяющие любую систему ландшафтов, находятся во взаимодействии с другими группировками, т. е. являются открытыми. Все экологические межвидовые группировки представляют собой экологические дискретности, т. е. реально существуют в природе, а не являются искусственными понятиями, введенными для удобства. Однако, как и в таксономии надвидовых категорий, критерии отнесения того или иного сообщества в ту или иную категорию отработаны еще далеко не достаточно.

Мы принимаем экосистему в довольно широком понимании. Каждая экосистема состоит из ряда сообществ. Например, экосистема предгорной части реки состоит из сообществ пойменных озер, сообществ заводей, плесов, перекатов и т. д. Для верховья Печоры, например, руководящим видом для перекатов будет хариус, для плеса — сиг, для заводей — щука, для озер — озерный голянь и т. д. Естественно, что один и тот же вид на разных этапах онтогенеза и разных звеньях сезонного цикла может входить в состав разных сообществ и даже экосистем точно так же, как разные экологические и сезонные формы одного вида. Так, молодь барабули, некоторых губанов и других черноморских рыб на ранних этапах онтогенеза обитает в пелагиали Черного моря, где вступает в систему отношений с другими пелагическими видами, являясь пищей одних и питаясь другими, а по достижении определенных размеров переходит в прибрежную зону и включается в сообщество сублиторали. Хорошо известно, что проходные рыбы одну часть жизни проводят в реке, включаясь в речные сообщества, а другую — в пелагиали или на шельфе моря.

Таким образом, любая экосистема, представляя собой объективную реальность, лишь относительно стабильна во времени и пространстве.

Экосистемы как фауна в целом подчинены определенным закономерностям, связанным с их зональным и поясным распределением. Как правило, экосистемы более высоких широт (имея в виду ту их часть, которая связана с рыбами) более просты, чем экосистемы низких широт, т. е. число видов, входящих в экосистему высоких широт, меньше, а занимаемые этими видами экологические ниши значительно шире. Так, например, растительностью в водоемах умеренных широт питается (и то лишь частично), как правило, не-

более пяти-шести видов.

В то же время в оз. Виктория только растительность потребляет более 100 видов р. *Harlochromis* (Fryer, Iles, 1972; Greenwood, 1974).

Говоря об экосистемах, ихтиологи, естественно, оценивают их по числу и биомассе видов, а продукцию — по выходу хозяйственно ценного биопродукта. В дальнейшем, говоря, например, об одновидовой экосистеме, мы будем подразумевать только виды рыб. Говоря о сложности экосистемы, имеют в виду как вертикальную сложность, т. е. количество звеньев в пищевых цепях экосистемы, так и горизонтальную сложность — число видов, питающихся организмами данного трофического уровня. Чем стабильнее экосистема, тем, как правило, она более сложна. С этим связаны уже многократно упоминавшиеся выше увеличение обилия видов и повышение их стенобионтности в экосистемах водоемов от высоких широт к низким. В озерах Арктики экосистемы, как правило, состоят всего из нескольких видов и нередко одновидовые экосистемы; в то же время в высоких широтах с их крайне динамичными абиотическими условиями значительно более разнообразны внутривидовые группировки, позволяющие более полно осваивать нестабильные кормовые ресурсы.

Иногда в стабильных условиях виды одного рода в одном и то же местообитании потребляют одни и те же корма, но только один вид питается днем, а другой — ночью. За короткий промежуток времени биомасса потребляемого растения успевает восстанавливаться [например, р. *Harlochromis* в оз. Виктория (Greenwood, 1974)].

Естественно, что по своему происхождению экосистемы могут слагаться и, как правило, слагаются из представителей фаунистических комплексов разного происхождения. С этим связаны в значительной мере и те закономерности, которым подчиняется в экосистемах динамика численности и биомассы видов, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам. Это относится как к морским, так и пресноводным рыбам. В лабильных условиях обычно более устойчивыми оказываются виды комплексов более высоких широт, а в стабильных — виды комплексов низких широт. С этой закономерностью в значительной степени связана и система мер, которая должна разрабатываться для повышения биопродуктивности экосистемы, как относительного целого. «Эластичность» экосистемы связана как с теми условиями, в которых она существует, так и с историей видов, ее слагающих.

В данной работе мы не ставили своей задачей специального разбора закономерностей и биологических основ управления экосистемами.

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОБЛЕМЫ ВИДА, ИЗМЕНЧИВОСТИ И ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ РЫБ

Естественно, каждый исследователь при разработке конкретных проблем сознательно или стихийно опирается на те или иные общие законы развития природы, т. е. на ту или иную методологию. Это в полной мере относится к проблеме вида и изменчивости. Большинство отечественных ихтиологов опирается на философию диалектического материализма. Однако в то же время и в нашу науку проникают иные философские течения, которые неверно ориентируют исследователя, мешая ему как в разработке теории, так и в решении практических задач рыбного хозяйства. В данной работе мы не разбираем эти философские направления в мировой ихтиологии.

Первый вопрос, на котором, нам представляется, необходимо остановиться, — это специфичность биологического исследования. Диалектико-материалистической основой решения данного вопроса служит марксистское положение о специфичности форм движения материи. Диалектико-материалистическому подходу к этому вопросу противостоит позитивизм в разных формах — от логического анализа до крайних форм прагматизма.

Появление новой техники и приемов исследования позволило понять ряд важных приспособлений, обеспечивающих существование живого. Это касается и ихтиологии; само по себе познание ультраструктур и тонкостей биохимического строения иногда стало рассматриваться как завершение биологического исследования. Тем самым вольно или невольно снималась специфика такого биологического исследования. Решение биологических проблем сводилось только к изучению физики и химии живого, причем часто даже забывали о том, с каким видом животных имеют дело. Чаргафф (1976) правильно указывал на то, что нельзя закономерности, выявленные на кишечной палочке, распространять на всю природу.

Экологическая специфика объекта исследования, безусловно, должна учитываться. Игнорирование этого требования породило и представление об ошибочности одного из основных положений материалистической диалектики — о специфике форм движения материи, так называемый редукционизм.

Сторонники этой теории считают, что по частям можно исчерпывающим образом познать целое, не учитывая специфики целостных биологических систем. Между тем, хотя познание тончайших структур, физических и химических свойств живого и является необходимым элементом современных исследований, оно дает ответ только на вопрос о том, как протекает то или иное явление.

Для заверщенного биологического (в том числе и ихтиологического) исследования, обуславливающего полноценное решение теоретических и практических вопросов, требуется ответить и на вопрос о том, почему у живого вырабатывалось то или иное приспособление и почему оно осуществляется именно так, а не иначе. Уоддингтон (1970) правильно отмечает, что основная проблема эволюционного учения на данном этапе — это познание того «Почему у животных и растений возникают структуры и способности, которые позволяют им успешно выполнять их индивидуальные жизненные функции в самых необычных условиях, часто весьма неблагоприятных для размножения?»

Таким образом, биологическое, в частности ихтиологическое исследование, может считаться завершенным только при условии, что в результате его выясняется не только, как протекает данный процесс, но и почему, т. е. как и почему у особи, популяции, вида и более высоко стоящих таксономических категорий вырабатывались те или иные особенности. Ограничение же задач только познанием физики и химии живого, попытка лишь по отдельным частям познать целое, не могут обеспечить выполнение полноценного биологического исследования и решения практических задач.

В известной мере с первым вопросом связан и вопрос о соотношении теории и практики, крайне важный для решения рыбохозяйственных проблем. Диалектический материализм, как известно, исходит из положения о единстве теории и практики, рассматривает практику как основу познания и критерий истины. К сожалению, иногда теория противопоставляется практике, теоретические исследования не связываются с перспективными задачами развития общества. Тем самым в какой-то мере теряет актуальность и та методология, на которую в своих теоретических исследованиях пытается опереться ученый. В. И. Ленин, говоря о роли философии, писал: «Для материалиста «успех» человеческой практики доказывает соответствие наших представлений с объективной природой вещей, которые мы воспринимаем. Для солипсиста «успех» есть все то, что МНЕ нужно на ПРАКТИКЕ, которую можно рассматривать отдельно от теории познания. Если включить критерий практики в основу теории познания, то мы неизбежно получаем материализм, — говорит марксист. Практика пусть материалистична, а теория особая статья, — говорит Мах»¹.

Для нас, ихтиологов, указания В. И. Ленина о соотношении теории и практики не менее важны в повседневных конкретных исследованиях, чем для исследователей всех других специальностей. На соотношение теории и практики в теоре-

¹ Ленин В. И. Полн. собр. соч. Изд. 5-е, т. 18, с. 142.

тических исследованиях нам необходимо обратить самое серьезное внимание. К. А. Тимирязев указывал, что любое теоретическое исследование должно освещать путь практики будущего. Сказанное полностью относится и к тем вопросам теории ихтиологии, которые разбираются в настоящей работе. В связи с этим очень существенно понимание того, что такое вид любого животного, в том числе и рыбы. Если еще до недавнего времени, как отмечает И. И. Пузанов (1959), многие биологи считали виды условным понятием, введенным для удобства классификации, то в настоящее время большинство биологов считают вид объективной реальностью.

Основное разногласие между советскими биологами, как нам представляется, заключается во взглядах на наличие между видами морфологического *hyatus*'а. В этом вопросе мы не можем согласиться с И. И. Пузановым, утверждающим, что наличие между видами морфологического *hyatus*'а необязательно. Мы считаем, что отрицание наличия между видами *hyatus*'а снимает специфику вида как особого качественного состояния живой материи, дискретности видов как основной формы жизни. Нельзя не согласиться с Э. Майром (Майр, 1947, с. 185), когда он пишет: «можно без преувеличения сказать, что имеется, вероятно, столько же концепций вида, сколько существует мыслящих систематиков и исследователей процесса видообразования». Но в то же время все это колоссальное разнообразие точек зрения может быть объединено в небольшое число концепций, связанных с определенной философией.

Нам представляется, что в подходе к проблеме вида в настоящее время имеется четыре основных философских начала: диалектический материализм, метафизический, механистический материализм, к которому мы относим основные концепции «синтетической теории эволюции», диалектический идеализм, наиболее ярким современным выражением которого является тейердизм, и метафизический идеализм. В нашу задачу не входит подробный разбор трактовок этими философскими течениями всех или даже наиболее важных сторон проблемы вида и исторического развития рыб. В данной главе мы попытались рассмотреть в первую очередь те главенствующие направления в методологии проблемы вида, которые сейчас разделяются значительными группами биологов и которые нашли свое отражение в понимании проблемы вида некоторыми ихтиологами. Тот или иной подход к пониманию проблемы вида определяется прежде всего той трактовкой закономерностей развития как филогенеза, так и онтогенеза, которой придерживается исследователь.

Механистический эктогенез рассматривает развитие только как результат внешнего толчка — будь то природное явление (материалистический эктогенез) или действие божествен-

ной силы (идеалистический эктогенез) — и отрицает наличие противоречивого взаимодействия внешнего и внутреннего — организма и среды — по принципу обратных связей, отрицает закон единства и борьбы противоположностей. Для ученых, придерживающихся механистической точки зрения, как отмечалось выше, характерно также отрицание специфики биологической формы движения материи и сведение всех биологических законов к статистическим законам квантовой механики.

Аутогенетические теории развития исходят из представления о процессе развития (как филогенеза, так и онтогенеза) как predetermined (запрограммированном) в генах. Он определяется только свойствами самого организма и может лишь ускоряться, замедляться или нарушаться внешними причинами. Уоддингтон (1964) близок к истине, говоря, что «развитие вряд ли можно объяснить действием одних только генов». Преформизм в трактовке филогенеза связан с такими представлениями, как конечность эволюционного процесса, возможность исчерпания отдельными группами эволюционной потенции и др. Аутогенетические теории развития или базируются на телеологических представлениях о нематериальных факторах развития, или в какой-то мере смыкаются с механистическим эктогенезом, трактуя историческое развитие как процесс отбора новообразований, случайно возникших под влиянием экстремальных воздействий или внутренних причин. Часть же свойств исконно присуща живому и совершенно независима от внешних воздействий. Механистический аутогенез сейчас получил наиболее широкое развитие в виде так называемого редуccionизма.

Идеалистический аутогенез предполагает наличие изначального «эволюционного деления», являющегося движущей силой исторического развития (Teilhard de Chardin, 1971), он тесно связан и с такими представлениями, как магистральная линия, или магистральный прогресс эволюции. В одних случаях это эволюция от простейшего к божеству (там же, с. 210), в других — от простейшего к человеку (Завадский, 1968). Диалектический идеализм рассматривает процесс исторического развития как необратимый процесс, идущий монофилетически. Тейерд (Teilhard de Chardin, 1971) подчеркивает, что говорить о развитии от одной пары (моногонизм) в современной науке вряд ли можно. Современный диалектический идеализм, естественно, в ряде положений вынужден отступать от диалектики, в частности в таком вопросе, как конечность исторического развития. Разрыв между внешним и внутренним становится неизбежным, когда принимается, что развитие живого управляется божеством, стоящим вне творимого.

Многие биологи, включая автора данной работы, пола-

гают, что диалектико-материалистическая трактовка развития живого (как онтогенеза, так и филогенеза) основывается на признании диалектически-противоречивого взаимодействия организма и среды. Такое понимание связано с представлением о специфичности среды по отношению к организму. Организм, популяция, вид не отделимы от их специфической среды. Это значит, что всякое изменение живого есть результат взаимодействия внешнего и внутреннего. Развитие живого,— самосовершающийся закономерный приспособительный процесс. Вне взаимодействия со средой развитие невозможно. Как организм перестает существовать в качестве живого вне приспособительных связей со своей специфичной средой, так и среда (в качестве именно *среды*) перестает существовать безотносительно к организмам, а превращается в безразличное внешнее, часть объективно существующего внешнего мира (Никольский, 1972).

Историческое развитие идет пароксизмами. Периоды интенсивного видообразования сменяются периодами относительной стабильности фаун. Развитие органического мира связано с изменениями лика Земли и происходит в связи с этими изменениями.

Методологические основы диалектико-материалистического понимания развития, как нам представляется, глубоко правильно разобраны С. Г. Крыжановским в его работе «Теоретические основы эмбриологии» (1950).

В методологии разработки вопроса о понятии «вид» сталкиваются в первую очередь представления о виде как объективной реальности, звене эволюционной цепи и как условном понятии, введенном для удобства классификации.

Диалектико-материалистическое понимание вида как объективной реальности, как относительной стабильности четко сформулировано Марксом, который писал: вид— это основная форма существования живой материи. «Вид реален как во времени, так и в пространстве»¹.

Реальность вида признают и некоторые идеалистические разновидности философии, но метафизический идеализм трактует вид как абсолютную стабильность, как неизменность. Диалектический идеализм также признает реальность вида, но понимает его как относительную стабильность. В этом (но только в этом) отношении понимание вида диалектическим идеализмом как относительно стабильного звена эволюционной цепи, сближает его с диалектико-материалистическим пониманием вида.

Как уже говорилось, в нашей стране вряд ли найдутся зоологи, отрицающие реальность вида. Но если считать, что ход эволюционного процесса осуществляется путем отбора

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 83.

Идеалистические, метафизические и диалектико-материалистические представления о виде, изменчивости и историческом развитии организмов

Проблема	Метафизический идеализм	Диалектический идеализм	Метафизический материализм		Диалектический материализм
			аутогенетический	механистический	
Источник исторического развития	Погусторонние силы, жизненная сила. Стремление к изменчивости. Исторического развития нет, раз созданное остается неизменным	Взаимодействие божества с живыми телами. Божество направляет развитие. Имеет место стремление к эволюции у живого	Развитие направляется внутренними причинами. Прогресс имеет одну линию от простейших к человеку	Развитие определяется внешними причинами. Организм служит пассивным объектом воздействия среды	Источник развития — единство и борьба противоположностей — диалектическое противоречивое единство организмов и среды
Характер хода исторического развития	Происходящие по воле божества катастрофы, губящие все живое, и повторные акты творения	Развитие идет лараксизмами. Узловые моменты эволюции направляются божеством. В остальное время оно подчинено земным законам	Развитие идет постепенно, некоторые ускорения и замедления зависят от внутренних причин	Развитие идет постепенно, некоторые ускорения и замедления определяются только внешними причинами	Развитие идет лараксизмами; оно и прерывисто, и непрерывно, происходит в связи с изменениями лика Земли
Направленность развития	Развития как такового нет, есть смена форм жизни и повторные акты творения	Развитие направлено от преджизни к божеству (точке омега)	Магистральная линия развития идет от простейших форм к человеку	Развитие случайно. Оно подчиняется статистическим законам квантовой механики	Развитие идет в направлении повышения КПД живых систем, все более и более полного освоения ресурсов биосферы. Оно и закономерно, и случайно

<p>Понятие вида</p>	<p>Вид абсолютно неизменен, он стабилен и во времени, и в пространстве</p>	<p>Вид реален и во времени, и в пространстве</p>	<p>Вид — условное понятие, введенное для удобства</p>	<p>Границы вида нереальны. Разновидность — это зачинающийся вид. Вид — это обособившаяся разновидность</p>	<p>Вид реален и во времени, и в пространстве. Он стабилен как вид и в то же время непрерывно изменяется, тем самым обеспечивая свою стабильность</p>
<p>Видообразование</p>	<p>Видообразование — однократный акт в результате деятельности божества или многократно повторяющийся после катастрофической гибели предыдущего органического мира</p> <p>Историческое развитие появляется или однократно, или многократно после катастрофической гибели. Время не есть фактор видообразования</p> <p>Виды появляются такими, какими созданы, все у них целесообразно</p>	<p>Видообразование — процесс, подчиняющийся в основном материалистическим законам, но управляемый божеством. Крупные перестройки органического мира целиком зависят от божества</p> <p>Историческое развитие идет пароксизмами на фоне изменений лика Земли</p> <p>Виды относительно стабильны во времени</p>	<p>Видообразование — постепенный процесс. Границы между видами условны. Они могут лишь иногда становиться четкими в результате вымирания промежуточных форм</p> <p>Историческое развитие идет более или менее равномерно. Время само по себе есть фактор видообразования</p> <p>У видов имеются как приспособительные, так и неприспособительные признаки. Часть свойств, получающих в дальнейшем приспособительное значение, закладывается как преадаптация</p>	<p>Границы между видами реальны</p> <p>Историческое развитие идет пароксизмами, периоды видообразования сменяются периодами относительной стабильности фаун.</p> <p>Время само по себе не есть фактор видообразования</p> <p>Все признаки и свойства видов имеют приспособительное значение, т. е. связаны со средой. Всякое приспособление есть одновременно и ограничение.</p> <p>Преадаптация невозможна</p>	<p>Видообразование есть и прерывистый, и постепенный процесс, идущий скачкообразно.</p> <p>Границы между видами реальны</p> <p>Историческое развитие идет пароксизмами, периоды видообразования сменяются периодами относительной стабильности фаун.</p> <p>Время само по себе не есть фактор видообразования</p> <p>Все признаки и свойства видов имеют приспособительное значение, т. е. связаны со средой. Всякое приспособление есть одновременно и ограничение.</p> <p>Преадаптация невозможна</p>

Проблема	Метафизический идеализм	Диалектический идеализм	Метафизический материализм		Диалектический материализм	
			аутогенетический	механистический		
<p>Понятие внутривидовых категорий</p>	<p>—</p> <p>Виды появляются такими как есть; внутривидовая изменчивость не связана с эволюцией</p>	<p>—</p> <p>Внутривидовой борьбы нет или она не имеет значения в эволюции</p>	<p>Внутривидовые группировки — это začínающиеся новые виды</p> <p>Внутривидовые группировки возникают в результате внутривидовой борьбы и отбора более приспособленных особей. Дальнейшая их дивергенция приводит к распаду старого вида. Непрерывно идущая внутривидовая борьба и отбор более приспособленных особей приводят к тому, что вид как реальность, как специфическое качество не может существовать</p> <p>Меняющиеся внешние воздействия могут влиять на популяции видов только через отбор более приспособленных и вымирание менее приспособленных</p>		<p>Внутривидовые группировки — видовые приспособления, обеспечивающие существование вида как относительно стабильной системы. Они возникают как приспособления к среде</p>	<p>На изменение внешних условий популяции видов адаптивно отвечают (в определенных пределах, разных у разных видов), изменяясь соответственно относительно и тем самым обеспечи-</p>

<p>вы свое существование в изменяющихся условиях</p>		<p>Отбор отсеивает неприспособленных и сохраняет приспособленных</p>
<p>Изменчивость в популяциях — закономерное явление, она и неопределена, и определена. Она относительно соответственна воздействию</p>	<p>Изменчивость в популяциях неопределенна, она не соответствует действительному фактору</p>	
<p>Противоречивые внутривидовые отношения (они могут быть и антагонистическими) обеспечивают существование вида как относительной стабильности. При изменении других связей со средой они имеют значение и в историческом развитии</p>	<p>Внутривидовая борьба — постоянно ведущий фактор исторического развития. Она направлена на уничтожение вида путем дивергенции и на непрерывное его изменение</p>	
<p>Отбор отсеивает не приспособленных к измененным условиям особей и сохраняет приспособившихся (вторая форма отбора по Дарвину; см Энгельс «Диалектика природы» с. 248; см. ниже)</p>	<p>Отбор через внутривидовую борьбу отсеивает менее приспособленных особей, обеспечивая выживание более приспособленных</p>	

Проблема	Метафизический идеализм	Диалектический идеализм	Метафизический материализм		Диалектический материализм
			дуотогенетический	механистический	
Понятие внутривидовых категорий	—	—	Плодовитость — это свойство видов, приводящее к перенаселению, увеличению смертности и в конечном итоге уничтожению старого вида путем дивергенции		Плодовитость — это свойство видов, компенсирующее смертность. Она меняется соответственно изменениям обеспеченности пищей, и эти изменения направлены на сохранение вида как относительно стабильности
Таксономические категории выше вида	Объединения, введенные для удобства классификации	—	—		Таксономические категории выше вида — объективная реальность, как и вид, обладающие своими морфологическими, физиологическими и экологическими особенностями, своими специфическими отношениями со средой

мелких уклонений признаков отдельных особей и постепенного закрепления тех из них, которые случайно оказываются полезными, то это неминуемо приводит к представлениям о постепенности исторического развития без скачков и периодов относительной стабильности. В результате границы вида становятся расплывчатыми как во времени, так и в пространстве. При такой трактовке вид как дискретность, как объективная реальность, как основная форма существования во времени и пространстве живой материи перестает существовать. В табл. 17 мы приводим в систематизированном виде крайние представления о виде, изменчивости и историческом развитии организмов, схематически показывая различия между ними.

Мы не даем подробного анализа методологических основ этих концепций, отмечаем только, что большинство представлений, связанных с отрицанием дискретности таксономических категорий, опирается на те или иные формы позитивизма.

В своем понимании реальности вида Дарвин был двойствен. С одной стороны, он считал термин «вид» произвольно придуманным ради удобства, с другой стороны, как указывалось выше, признавал относительную стабильность его во времени.

В противоположность позитивистской концепции об условности понятия вида большинство отечественных зоологов, начиная с Н. А. Северцова и А. П. Семенова-Тян-Шанского, принимают вид как дискретность и как реально существующую во времени и пространстве относительную стабильность. Эти представления исходят, в первую очередь, из высказываний К. Маркса об относительном постоянстве «однажды сложившегося вида»¹ и целого ряда высказываний Ф. Энгельса о реальности вида.

Из высказываний Ф. Энгельса для понимания хода исторического развития и роли отбора в этом процессе наиболее важны его замечание о том, что Дарвин «в своем естественном отборе или выживании наиболее приспособленных» смешивает две совершенно разные вещи: отбор под давлением перенаселения и отбор благодаря большой способности приспособления к изменившимся обстоятельствам.

Первой форме отбора Ф. Энгельс, как видно из его работ, не придавал особого значения, вторую же считал одним из важнейших механизмов исторического развития.

В отечественной зоологии впервые наиболее подробно представление о виде как о дискретности и как о сложной открытой системе было развито А. П. Семеновым-Тян-Шан-

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 31, с. 209.

ским, называвшим это состояние относительной стабильности вида изостазой.

Второе важное положение в трактовке вида, опирающееся на закон о единстве и борьбе противоположностей, было также давно развито в отечественной зоологии и наиболее подробно разработано Д. Н. Кашкаровым (1939), С. Г. Крыжановским (1950, 1953) и В. В. Васнецовым (1953), хорошо показавшими, что всякие приспособления конкретны, что всякое приспособление есть одновременно и ограничение. В своей основе современные представления о приспособлении опираются на закон о единстве и борьбе противоположностей. Если в 20-е годы широко бытовало представление о том, что видовые признаки не приспособительны, то в настоящее время вряд ли кто-либо из отечественных зоологов придерживается этой точки зрения.

Наиболее острые разногласия по методологическим вопросам ихтиологии (в том числе среди советских ученых) имеют место по вопросу о характере и причинах изменчивости организмов. До недавнего времени широкое распространение имело представление о том, что изменчивость носит случайный характер и, как говорил Бертран Рассел (1957), подчиняется статистическим законам квантовой механики. Причинами, вызывающими изменчивость, могут быть или экстремальные воздействия внешних факторов, или только внутренние свойства самого организма. Сама по себе изменчивость, играющая роль в эволюционном процессе, не носит закономерного характера. Полезные свойства возникают случайно вне взаимодействия (по принципу обратных связей) с меняющейся средой. Однако не только биологи, но и математики показали, что при таком способе эволюции за время существования жизни на земле она не смогла бы достичь того развития, которого достигла (Никольский, 1972).

По другой точке зрения, которой придерживается значительная часть ихтиологов, а также автор этой книги, изменчивость (ее размах и структура) — закономерное приспособительное явление, видовое свойство. Характер изменчивости меняется во взаимодействии со средой и подчиняется диалектико-материалистическому закону отражения (В. И. Ленин. Полн. собрание соч., т. 18). Приспособительность изменчивости была хорошо показана еще Ф. Энгельсом на примере реакции протоплазмы¹.

Необходимо остановиться и на так называемых преадаптациях. В том виде, в каком это понятие было сформулировано и бытует по сегодняшний день, оно, как нам представляется, носит в значительной степени идеалистический характер. Однако за последнее время П. К. Анохиным (1973)

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 633.

введено важное понятие — «опережающее отражение». Если мы правильно понимаем, то опережающее отражение — это такое свойство живого, когда основная функция органа или какая-то особенность организма проявляются не в самый момент их становления, а обеспечивают существование особей, а тем самым и вида в будущем. Например, накопление жировых отложений в летнее время обеспечивает существование рыбы зимой и, казалось бы, в какой-то мере является «преадаптацией». Но мы не можем забывать, что и в нагульный период жиры играют определенную приспособительную роль, обеспечивая тот или иной характер хода обмена веществ рыбы.

Таким образом, мы считаем, что современные диалектико-материалистические представления о виде, его изменчивости и ходе исторического развития должны опираться в первую очередь на следующие положения материалистической диалектики. Историческое развитие — это единство и борьба противоположностей, это прерывистая непрерывность, оно идет пароксизмами во взаимосвязи с изменениями лика Земли. Это групповой процесс, опирающийся на общие положения о единстве внешнего и внутреннего (организма и среды) и на положения о противоречивости всех явлений и процессов.

Вид — это относительная стабильность, форма существования живой материи, причем эта стабильность обеспечивается за счет приспособительной внутривидовой изменчивости. Вид реален во времени и пространстве.

Изменчивость живого — закономерное явление, подчиняющееся ленинскому закону отражения. Изменчивость всех видовых признаков и свойств, как отмечает Ф. Энгельс, носит приспособительный характер. Все формы изменчивости подчиняются единым теоретическим законам, и нет оснований для деления изменчивости на фенотипическую и генотипическую.

ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РЫБ ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ НАУЧНЫХ ОСНОВ РАЦИОНАЛЬНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

Знание характера внутривидовой структуры, устойчивости и изменчивости внутривидовых группировок и закономерностей, определяющих вариабельность рыб популяции и вида в целом, нам представляется совершенно необходимым при построении рационального высокопродуктивного рыбного хозяйства. Знание этих закономерностей необходимо для решения, по крайней мере, четырех проблем:

рациональной эксплуатации стад промысловых рыб, построения правильного рыбохозяйственного законодательства,

промысловых нагрузок на отдельные экологические формы и т. д.;

конструирования наиболее эффективно использующих естественные корма экосистем;

обеспечения воспроизводства отдельных внутривидовых группировок;

селекционной работы на рыбоводных заводах с дикими стадами рыб.

В первом случае крайне важно знать устойчивость и изменчивость отдельных внутривидовых группировок. В частности, необходимо установить, насколько легко одна группировка может переходить в другую, например «озимые» формы в «яровые», каким закономерностям подчиняются эти переходы и можно ли рассчитывать, например, на восстановление стада лососей за счет яровой формы, если будет уничтожена озимая форма. Важно также знать, может ли восстановиться полупроходная форма за счет жилой при перелове первой и при каких обстоятельствах это может произойти. При установлении промысловой меры мы в ряде случаев можем невольно способствовать накоплению тугорослых, мелких особей, а тем самым уменьшать КПД утилизации кормов и качество рыбы-сырца (Никольский, 1972).

Знание закономерностей изменчивости качества половых продуктов у самок разного возраста, обладающих разным темпом роста, позволяет более сознательно подойти путем регулирования рыболовства к отработке такой структуры популяции, которая давала бы наибольшее количество продукции высокого качества и в нужном ассортименте. Не менее существенно и знание закономерностей, которым подчиняется селективность вылова по полу. А это требует знания динамики качества половых продуктов (как икры, так и молок) у рыб разного возраста, различающихся по темпу роста, жирности и другим показателям.

При определении запретных районов и графика рыболовства (последнее особенно важно для проходных рыб) совершенно необходимо знание внутривидовой структуры ходового стада. Мы согласны с Ю. П. Алтуховым (1974) в том, что при организации рациональной эксплуатации стад промысловых рыб необходимо учитывать количественную и качественную структуру облавливаемого вида. Однако мы мотивируем это не сохранением генофонда (этот вопрос продолжает оставаться в целом еще очень плохо разработанным), а тем, что при сформировавшемся соотношении отдельных группировок, в пределах вида и его локальных популяций, они могут обеспечить максимально полное освоение как нерестовых, так и кормовых ресурсов, а тем самым дать наибольшую полезную продукцию при их эксплуатации.

Особо следует отметить необходимость контроля внутривидовой структуры в условиях зарегулированного стока рек. При неправильном пропуске к нерестилищам только одной группировки рыб (например, лососей или осетровых), идущей в начале или середине хода, мы можем часть нерестилищ оставить пустыми и тем самым снизить продуктивность нерестовой реки. Наконец, от сезонного графика лова в очень большой степени зависит, на какую группировку ложится основной пресс вылова, и правильность соотношения отдельных группировок в уловах рыб. Примеров необходимости учитывать внутривидовую структуру стада при организации рационального рыболовства можно привести еще очень много.

Крайне существенно знание внутривидовой структуры и особенно устойчивости и изменчивости внутривидовых группировок при конструировании наиболее эффективно «работающих» экосистем, дающих рыбохозяйственную продукцию. Опыт как рыбного, так и пушного хозяйств показывает, что нередко, пересаживая высокопродуктивную форму в другое местообитание, мы получаем уже в ближайших поколениях животных совершенно другого качества, относящихся к другой форме. Наиболее характерны в этом отношении примеры из области акклиматизации пушных зверей, когда пересаженные в другое местообитание ценные формы (белка, соболь и др.) очень быстро вырождались и превращались в малоценные. Или, наоборот, тугорослые формы попадали в новые условия и превращались в более ценный объект хозяйства (например, сига, плотва и некоторые другие рыбы). Кефаль, пересаженная из Черного моря в Каспий, стала значительно быстрее расти, но оказалась менее жирной.

Вопрос о степени устойчивости и изменчивости внутривидовых группировок, безусловно, требует дальнейших экспериментальных исследований и, несомненно, не может быть решен однозначно, т. е. путем установления наследования тех или иных признаков рыб (Державин, 1941; Гербильский, 1965). Особенно существенно решение этого вопроса в отношении проходных рыб.

Например, строительство на северных реках гидростанций может отрезать основные нерестилища осенней семги, которая входит в эти реки с незрелыми половыми продуктами, зимует в них и нерестует на следующий год. Сохранит ли эта наиболее ценная у нас в стране семга свои качества, если мы обеспечим ее нерест путем искусственного воспроизводства или устройства нерестовых каналов в нижнем бьефе плотин? Обеспечит ли это сохранение товарных качеств осенней семги, или она переродится в яровую форму, сегодня с уверенностью сказать нельзя. Во всяком случае, при разработке, правил рыболовства независимо от того, насколько устойчивы внутривидовые группировки, наличие их необходимо учитывать. Разнокачественность популяции придает ей большую устойчивость (Лапин, 1971) и обеспечивает более полное освоение кор-

мовых ресурсов водоема. В большинстве случаев спектры питания разных группировок и даже разных возрастных групп одной и той же группировки сильно расходятся и значительного влияния на рост и воспроизводство друг друга они не оказывают.

При научной разработке правил рыболовства, выборе размеров ячеи в орудиях лова необходимо учитывать пропорциональность облова разных группировок и возрастных групп или элементарных популяций (Лебедев, 1967). Так, например, слишком интенсивный вылов крупной камбалы в Балтийском море приводит к недоиспользованию крупных моллюсков, а тем самым — к снижению продуктивности водоема в целом, неполному использованию его естественной кормовой базы.

Вопрос о рациональном облове различных группировок связан как с географическим размещением вылова, так и с его сезонной динамикой. Например, развитие тралового лова в местах скопления младших возрастных групп арктической трески и недолов старших возрастных групп, естественно, приводит к снижению продуктивности облавливаемой популяции. То, что в настоящее время, как нам представляется, чрезмерная нагрузка промысла ложится на «лодоторск» — преднерестовые скопления впервые нерестующей трески, приводит к снижению общей продуктивности ее стада. В то же время часто отмечается недолов первых половозрелых возрастных групп прибрежной — фиордовой трески. Знание внутривидовой структуры вида совершенно необходимо при установлении правил рыболовства, причем ряд относящихся сюда вопросов подлежит дополнительной научной разработке. Кроме того, необходим индивидуальный подход к организации облова отдельных группировок, к установлению более лабильных правил рыболовства и норм вылова в отношении размеров ячеи, сроков запрета лова, запретных мест лова и ежегодной нормы изъятия. Без знания внутривидовой и внутривидовой структуры вида сделать это достаточно квалифицированно, особенно для видов со сложной структурой, не представляется возможным.

Актуальнейшими проблемами рыбного хозяйства, связанными с проблемой вида и его структурой, являются эксплуатация и построение наиболее продуктивных экосистем. В нашей стране уже накоплен определенный опыт в этом направлении (использование растительноядных рыб, реконструкция ихтиофауны ряда озер Сибири), что дало значительный эффект. Однако полученные материалы в то же время показывают, что при переселении в новые места обитания могут очень сильно изменяться популяционные свойства рыб.

Например, шип (*Acipenser nudiiventris* Lov.) и севанская форель (гегаркунь) после переселения в новые водоемы превратились из мирных рыб в хищников. Значительные морфологические изменения произошли у ряда сигов, пересаженных в озера Урала.

При эксплуатации полезных биопродуктов водных экосистем нужно выделить минимум три основных этапа управления рыбопродуктивностью водоемов.

Первым этапом является организация рационального рыболовства, при котором обеспечивается получение максимальной биопродукции наиболее высокого качества при наиболее эффективном использовании естественной кормовой базы. Эта проблема в большей степени связана с анализом межвидовых отношений, чем с внутривидовой структурой вида (взаимоотношения лещ — ерш и др.). Рыболовно-мелиоративные мероприятия в этом наиболее простом случае не проводятся; управление системой осуществляется только через использование научно обоснованных правил рыболовства.

Следующим этапом является проведение более или менее сложных мелиоративных мероприятий, позволяющих ликвидировать «узкие места» в динамике популяций наиболее ценных видов местной ихтиофауны. В этом случае уже важное значение имеет знание внутривидовых особенностей рыб. Наиболее часто применяемым во внутренних водоемах методом мелиорации является улучшение условий нереста. Степень сложности соответствующих мелиоративных мер может быть самой различной: от прокопки нерестовых канавок до создания искусственных нерестилищ различного типа (нерестовые каналы, нерестовые корзины и т. д.).

Степень эффективности применяемых мелиоративных мер в ряде случаев может быть весьма высокой. Так, например, нерестовый канал на р. Фрезер (Канада) позволил намного увеличить численность стада лососей этой реки. В то же время мероприятия подобного типа, проведенные недостаточно квалифицированно, могут не только не дать повышения численности стада, но и вызвать повышенную гибель икры или молоди, т. е. привести к снижению численности эксплуатируемой популяции.

Второй комплекс простейших мелиоративных мер связан с повышением кормности водоема путем перевода его кормовых ресурсов в кормовую базу (Борущкий, 1960) для местных рыб. В этом случае также очень важно знание внутривидовой структуры для повышения обеспеченности пищей наиболее ценных форм вида. Методы решения этой задачи могут быть различными.

Во всех рассмотренных нами случаях мелиорации общий состав ихтиофауны не меняется, а изменяются только соотношение видов и форм и общая рыбопродуктивность водоема.

Следующая по сложности система управления рыбопродуктивностью экосистем — это введение в их состав новых видов или внутривидовых форм. В этом случае проводится соответствующая акклиматизационная работа на основе ана-

лиза кормовой базы и ее использования местной ихтиофауной.

Как хорошо известно, использование методов акклиматизации может оказаться успешным в двух случаях: когда вводимый новый вид или внутривидовая форма использует ранее не используемые кормовые ресурсы водоема (например, акклиматизация пеляди в тех озерах, в которых раньше не было рыб — зоопланктофагов); когда вселяемый ценный вид «вытесняет» менее ценный промысловый объект. Этот случай более сложен, так как требует проведения двух групп мероприятий: вселения нового вида или внутривидовой формы и ограничения численности менее ценного местного вида, занимающего сходную «частную нишу». При акклиматизации «на вытеснение» особенно важно учитывать лабильность тех свойств, которыми обладают внутривидовые формы, ибо, как уже говорилось, часто высокопродуктивная форма, будучи пересажена в новые условия, «перерождается» в менее ценную — местную. Известны, например, случаи перерождения в менее ценную форму у карпа.

Во всех случаях акклиматизации первой ориентировкой служат положение вселяемого вида в том фаунистическом комплексе, из которого он происходит, и структура комплекса, составляющего основу местной ихтиофауны. Напомним, что виды более низкоширотных комплексов занимают, как правило, более узкие экологические ниши, хотя это не значит, что они не могут расширить, например, свой спектр питания за счет более доступных для них кормов в новом местообитании или использовать близкие по характеру нерестовые угодья.

Нам представляется необходимым учитывать это при любых формах вселения новых объектов.

Следующая форма управления рыбопродуктивностью водоемов — это уничтожение всей или значительной части местной ихтиофауны и конструирование в водоеме новой экосистемы, более эффективно использующей кормовые ресурсы и дающей более ценную биопroduкцию. Это, пожалуй, наиболее сложная форма повышения продуктивности водоема.

В настоящее время подобные работы проводятся либо для изменения ихтиофауны уже существующего водоема, либо для разработки научных основ обеспечения максимальной продуктивности при проектировании нового водоема, например водохранилища. Последняя задача, естественно, сложнее, ибо ее решение связано с формированием не только той части экосистемы, которая состоит из ихтиофауны, но и ее кормовой базы. Как и во всех предыдущих случаях, необходимо учитывать зональность и поясность водоема и его гидробиологическую специфику.

При конструировании новых экосистем в более высоких

широтах обычно максимальная продукция достигается при меньшем разнообразии видов, слагающих экосистему. В то же время каждый вид может быть представлен различными внутривидовыми формами. Об этом говорилось выше на примерах гольцов-хищников и гольцов-моллюскоедов (Саввантова, 1970), и форм сига, питающихся зоопланктоном и зообентосом (Решетников, 1964). В низких широтах обычно наиболее продуктивные экосистемы континентальных вод состоят из большого числа видов, которые по характеру занимаемых экологических ниш часто близки к видам, занимающим в высоких широтах ниши внутривидовых форм одного вида; не говоря о том, что в низких широтах появляются новые виды кормов, которыми непосредственно может питаться полезный биопродукт (см. выше).

Несомненно, существенным элементом в повышении продуктивности водоемов должна стать селекционно-племенная работа на рыбоводных заводах. Ее формы будут весьма разнообразными, но во всех случаях, когда мы имеем дело с дикими стадами рыб, нам приходится считаться с тем, что мы «породу подбирали под природу». В связи с этим воспроизводя, например, на рыбоводном заводе молодь проходных рыб, мы должны учитывать не только ценность воспроизводимого биопродукта и получать «рекордсменов» (Donaldson, 1960), но и условия нагула воспроизводимого стада в море, в первую очередь величину возможной кормовой базы.

Знание характера внутривидовых форм очень важно в тех случаях, когда, формируя экосистему нового водоема или вводя в экосистему существующего водоема новую форму, для которой нет подходящих условий воспроизводства или эти условия не вполне благоприятны, под эту форму мы должны проектировать и строить биотехнику и график рыбоводного предприятия. В качестве примера можно привести вселение жилых осетровых в наши водохранилища или поддержание тех форм, которые в результате хозяйственной деятельности человека полностью или частично утратили возможность естественного воспроизводства, например шекнинская стерлядь, которая в Рыбинском водохранилище имеет очень благоприятные условия для нагула, но места размножения которой сначала частично, а в последнее время почти полностью выведены из строя.

Важное значение имеет знание внутривидовых форм и при вселении сиговых и других групп ценных промысловых рыб в новые водоемы, которые могут быть использованы только для нагула и зимовки, но в которых отсутствуют условия естественного воспроизводства этих рыб.

Знание характера внутривидовых группировок необходимо не только для проведения операций на рыбоводных предприятиях, но и для определения правильного срока выпуска

рыбоводной продукции в естественные водоемы. Эта продукция должна быть, с одной стороны, обеспечена в естественном водоеме необходимыми кормами и, с другой — выпускаться тогда, и в такие места, где она защищена от интенсивного выедания хищниками.

* *
*

В настоящей главе мы смогли лишь в самой общей форме рассмотреть часть основных вопросов биологических основ рационального рыбного хозяйства. Однако знание внутривидовой структуры вида и закономерностей изменчивости рыб требуется при решении практически любого вопроса биотехники рыбного хозяйства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании анализа фактического материала и соответствующей литературы у нас сложились определенные представления по вопросам, рассмотренным в данной работе. Мы ни в коей мере не претендуем на приоритет, но нам казалось полезным свести в единую систему представления о виде и изменчивости у рыб, базирующиеся, по нашему мнению, на единственно прогрессивной методологии, необходимой для разработки ряда сторон биологических основ рационального рыбного хозяйства. Попытаемся кратко резюмировать наши представления.

Вид любого животного, растения и микроорганизма — это объективная реальность, основная форма существования живой материи, относительно стабильная во времени и пространстве. Относительная стабильность вида обеспечивается его приспособительной внутривидовой изменчивостью. Каждый вид характеризуется определенными признаками и свойствами, обеспечивающими его существование в определенных условиях, т. е. являющимися приспособлениями к определенной среде, отличной от среды других видов. Тем самым каждый вид занимает свою специфическую общую экологическую нишу, отличную от экологических ниш других видов. Вид характеризуется определенным ареалом, в пределах которого на разных этапах и стадиях онтогенеза и в течение годового жизненного цикла занимает определенные местобитания. От всех других видов данный вид отличается конкретными признаками и свойствами, обеспечивающими его специфические отношения со средой. Все признаки вида взаимосвязаны и носят приспособительный характер. Однако всякий видовой признак одновременно является и приспособлением, обеспечивающим существование вида в данных конкретных условиях, и ограничением, лишаящим его возмож-

ности жить в других условиях. Размах изменчивости, адаптивная «эластичность», вида — тоже его видовое приспособительное свойство, обеспечивающее его существование в более или менее лабильных условиях. Чем эврибионтнее вид, тем к более широкой амплитуде условий он приспособлен, тем, как правило, более широкую область распространения он занимает. Но в то же время КПД утилизации вещества и энергии у узкоадаптированных — стенобионтных видов, как правило, выше, чем у эврибионтных, т. е. они более эффективно осваивают ресурсы своей среды. Каждый вид обладает определенной внутривидовой структурой. У стенобионтных видов внутривидовая структура проще, чем у большинства эврибионтных. Обычно виды высоких широт обладают более широким ареалом и занимают более разнообразные биотопы, чем виды низких широт, населяющие континентальные водоемы и шельфовую зону океана. Относительно большая стабильность условий эпипелагиали и батнали позволяет рыбам, населяющим эти зоны, и в низких широтах осваивать большой ареал. Если условия жизни в пределах ареала вида меняются постепенно, то вид обычно не образует отдельных группировок — имеет место так называемая клинальная изменчивость. Если же условия в отдельных местообитаниях различны, вид образует внутривидовые дискретные группировки.

В пределах вида выделяются четыре типа внутривидовых группировок:

подвиды, или географические расы, позволяющие виду осваивать более широкую область распространения;

экологические формы, обеспечивающие виду в пределах его ареала возможность занимать различные местообитания (иногда такие формы называются биотопическими) и осваивать различные, в первую очередь пищевые, ресурсы;

сезонные формы, позволяющие виду осваивать одно и то же местообитание, например нерестилища, в разные сезоны года;

временные формы, возникающие как приспособление к жизни в том же участке ареала при изменившихся условиях (изменение климата, водности, скорости течения, кормовой базы и т. п.).

Как правило, сложная внутривидовая структура имеется у видов, населяющих континентальные и прибрежные морские воды высоких и умеренных широт. Степень устойчивости этих группировок весьма различна. В тропиках и экваториальной зоне преобладают монотипические виды, не образующие внутривидовых группировок. Противопоставление политипической и монотипической концепций вида мы считаем неправильным. Это — разные формы структуры вида.

Изменчивость — это и адаптивная разнокачественность

особей в пределах вида в целом и популяций, его слагающих, включая возрастные, сезонные и половые различия, это и изменения, являющиеся приспособлениями к меняющимся условиям жизни, так сказать, «эластичность» вида и слагающих его популяций. Виды эврибионтные обладают большей эластичностью, чем виды стенобионтные. Эврибионтные виды обладают, как правило, более широкой областью распространения и занимают более широкую экологическую нишу, чем виды стенобионтные.

Под приспособленностью понимается относительное соответствие строения, функций и поведения вида, популяций и отдельных особей тем условиям, в которых вид сформировался и существует. Всякое приспособление конкретно, т. е. оно есть приспособление и ограничение. Приспособление — это свойство, обеспечивающее существование вида иногда и за счет отдельных особей, слагающих вид. Мы считаем ошибочным деление изменчивости на неопределенную и определенную. Всякая изменчивость подчиняется общему закону отражения, т. е. определяется как свойствами тела, так и характером воздействия. Всякая реакция организма, включая изменчивость, кроме патологической, адаптивна. Но при воздействии нового для вида фактора она может оказаться и нецелесообразной. Закономерности, которым подчиняются внутривидовые изменения и процесс видообразования, видимо, сходны, но в первом случае изменения носят, как правило, обратимый характер, а в случае видообразования они необратимы.

Способность к изменчивости меняется, видимо, в связи с изменениями обеспеченности пищей. Она регулируется через изменения проницаемости липидных мембран клеток. Взаимодействие органов, регулирующих наследственность и изменчивость, и изменения среды осуществляется по принципу обратных связей и в значительной степени зависит от проницаемости липидных мембран.

Формирование разнокачественности популяций и вида в целом происходит в течение всего онтогенеза. Разнокачественность начинает формироваться у поколений еще в теле материнского организма. Механизмы, ее регулирующие, различны и специфичны для разных этапов онтогенеза. Разнокачественность выметываемой икры или свободных эмбрионов определяется еще в теле матери и в значительной мере зависит от условий жизни материнского организма. Формирование разнокачественности поколения зависит также от характера нереста — его растянутости и порционности вымета икры. Дальнейшие изменения в онтогенезе после перехода на питание внешним кормом в значительной степени определяются изменениями обеспеченности пищей; при ухудшении условий питания увеличение размаха variability особей

в популяции позволяет ей осваивать более разнообразные корма, занимать более широкий спектр местообитаний. Под влиянием изменяющихся условий может меняться и соотношение полов в популяции.

На изменение структуры и строения особей в популяции определенное влияние оказывает и взаимовлияние особей смежных поколений, сказывающееся главным образом на изменении обеспеченности пищей.

Закономерности изменчивости рыб подчинены определенной зональности и вертикальной поясности. У рыб высоких и умеренных широт, как правило, больше размах изменчивости; у рыб внутренних водоемов и прибрежной зоны морей обычно сложнее внутривидовая структура. Виды, принадлежащие к комплексам более высоких широт, в среднем показывают большую изменчивость, чем принадлежащие к комплексам, распространенным в более низких широтах. Виды высокогорных комплексов более изменчивы, чем виды равнинных комплексов тех же широт.

Приспособление к сходным условиям часто даже у далеких по систематическому положению групп рыб вызывает сходные изменения, т. е. имеет место так называемая параллельная изменчивость, проявляющаяся в самых различных признаках и свойствах.

При гибридизации разных видов у их потомства резко возрастает размах изменчивости.

Существенные различия наблюдаются и в изменчивости кариотипа рыб. От высоких широт к низким обычно наблюдается уменьшение числа хромосом и количества ДНК. В свою очередь характер кариотипа связан с изменчивостью особей и обменными процессами в организме. У родственных групп рыб, населяющих пресные воды, число хромосом и количество ДНК обычно больше, чем у морских. Характер кариотипа, видимо, несколько меняется у одного и того же вида в разных широтах. Несколько отличен и химический состав нуклеотидов у морских и пресноводных форм. По-видимому, в случае биполярного распространения групп, у тех из них, которые населяют северное полушарие, число хромосом больше, чем у распространенных в южном полушарии. В процессе исторического развития у рыб наблюдается в общем уменьшение числа хромосом и количества ДНК. Исключение в этом отношении составляют двоякодышащие.

В процессе исторического развития рыб от девона до голоцена происходит увеличение богатства ихтиофауны (числа видов) и биомассы полезной биопродукции водоемов, т. е. идет все более и более эффективное освоение ресурсов биосферы. Однако этот процесс протекает неравномерно, теснейшим образом связан с изменениями лика Земли и носит,

как указывалось, групповой характер. Основной задачей ихтиологических исследований и является выяснение закономерностей, управляющих продукционными процессами биосферы.

Знание структуры и изменчивости вида необходимо для решения большинства биологических рыбохозяйственных проблем и в той или иной степени используется при решении всех вопросов рыбного хозяйства, основными из которых являются рациональная эксплуатация стад промысловых рыб, построение правильного рыбохозяйственного законодательства, определение промысловой нагрузки на отдельные экологические формы, построение наиболее эффективно использующих естественные корма экосистем, обеспечение воспроизводства отдельных внутривидовых группировок, проведение селекционной работы на рыбоводных заводах с «дикими» стадами рыб.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Думается, что у каждого прочитавшего эту книгу Г. В. Никольского, в которой по- существу изложено его научное и философское кредо, возникнет желание сопоставить и критически рассмотреть собственные теоретические позиции и методические установки конкретных биологических исследований. В этом—несомненное достоинство книги и ее важнейший результат.

В огромном и многоплановом материале книги мне помогло разобраться личное знакомство с самим процессом научного творчества ее автора и я посчитал своим долгом попытаться определить и кратко сформулировать основные, по моему мнению, итоги научного труда Г. В. Никольского и в развитии общетеоретических эволюционных представлений, и в разработке методологической основы популяционной экологии рыб. Разумеется, что творчество ученого неотделимо от его личности, и для меня несомненно, что главным содержанием жизни и научной работы Г. В. Никольского была неустанная борьба за утверждение методологии диалектического материализма в биологии, чему и посвящена настоящая книга.

Перед ее автором стояла задача чрезвычайной сложности—уложить в столь малый печатный объем практически все основные положения и эволюционной теории, и популяционной экологии рыб, обеспечив их при этом огромным фактическим материалом. Данное обстоятельство нередко вынуждало автора прибегать чуть ли не к телеграфному стилю и беглым ссылкам на другие свои труды даже там, где следовало бы ожидать самого развернутого и обстоятельного изложения его мыслей. Однако автор книги сознательно шел

на такие издержки, поскольку охваченную им грандиозную тему нельзя поднимать по частям. Все ее разделы настолько взаимосвязаны, что взятые по отдельности они потеряли бы элементарную логическую обоснованность и причинную зависимость. Согласно названию книги Г. В. Никольский подходит к решению проблемы путем анализа связи между динамикой популяционной структуры вида и закономерностями процесса изменчивости у рыб. Это прежде всего обусловило необходимость дать четкое определение двух важнейших биологических категорий — понятия вида и явления изменчивости.

В определении вида автор в противоположность концепции об условности биологических границ этой основной естественной дискретности отстаивает его реальность, проявляющую в относительной морфобиологической стабильности. Являясь открытой саморегулирующей системой, вид приспособительно (в пределах своего биологического качества или видовой нормы реакции) заменяется, чем обеспечивает свою стабильность. Эти приспособительные изменения реализуются в образовании внутривидовых группировок — временных, сезонных, экологических и географических рас.

Важнейшее отличие процесса формообразования от видообразования усматривается в необратимости последнего. Внутривидовые группировки обратимы, взаимопереходящи, хотя генеративно относительно и разобщены, причем эта степень генеративной изолированности возрастает от сезонных рас до географических рас — подвидов. Здесь Г. В. Никольский глубоко диалектически решает вопрос о разграниченности внутривидовых группировок. Их генеративное разобщение при стабильно направленных изменениях градиентов среды может достигнуть необратимой формы изоляции, и в этом случае справедливо говорить о процессе необратимой изменчивости организмов, т. е. о видообразовании.

Однако в колеблющихся условиях жизни та же самая изоляция нарушается и сформировавшиеся отклонения от исходной формы оказываются обратимыми. В этом важнейшем вопросе о соотношении формо- и видообразовании Г. В. Никольский преодолевает весьма распространенную среди современных биологов односторонность и обосновывает тезис о недостаточности признака нескрещиваемости как биологического критерия вида.

Развивая прогрессивный биологический принцип единства организма и среды, Г. В. Никольский утверждает чрезвычайно плодотворную для экологии идею о единстве *вида и его среды*. Он убедительно показывает, что любая попытка анализа этих категорий диалектического единства по отдельности приводит к той или иной форме ауто- или эктогенеза,

оказываясь теоретически бесплодной и научно несостоятельной.

С последовательных позиций диалектико-материалистического принципа единства биологической системы вид — среда автор подходит к анализу важнейшего свойства живого — приспособительной изменчивости. Он раскрывает диалектическую сущность изменчивости в двух ее основных качествах: изменчивость и наследственность неотделимы, представляя собой две стороны одного и того же биологического свойства всякого организма — его относительной стабильности, в котором стабильность в воспроизводстве себе подобных принято называть наследственностью, а нестабильность — изменчивостью.

Принцип единства организма и среды исключает представление о случайности и независимости изменений организма вне зависимости от изменений среды. Направленный характер изменчивости в популяциях вида, ее адекватность изменениям среды неоспоримо доказывается в книге огромным фактическим материалом как по групповой изменчивости в ныне живущих популяциях, так и палеонтологическими данными. В обоих случаях сходные изменения охватывают массы организмов. Широко распространение в природных популяциях явление конвергенции — сходных изменений у разных видов, обитающих в сходных условиях жизни, — не оставляет места для объяснения этого процесса селекцией и медленным накоплением случайных мутаций. К тому же большим фактическим материалом по анализу изменчивости кариотипа у рыб доказывается ее направленный, закономерный, а не случайный характер. Становится очевидной бесперспективность разделения изменчивости на наследственную и ненаследственную — на генотипическую и фенотипическую.

Представление о закономерно направленной массовой изменчивости становится теоретическим краеугольным камнем для построения зоогеографической концепции фаунистических комплексов, на базе которой оказывается возможным научное прогнозирование изменений экосистем в связи с геологическими и антропогенными факторами изменений лика Земли.

И наконец, важнейшим гносеологическим принципом Г. В. Никольского всегда оставался принцип *специфичности* биологической формы движения материи, его несводимости к низшим формам — физико-химическим, энергетическим и пр. Исследуя биологическую форму движения материи на всех ее уровнях — от субклеточного до популяционного и экосистемного, — биолог обязан строить свои методики исследований и выверять их результаты на общебиологическом принципе приспособительности и активности реакций живой материи — от реакции протоплазмы до самых сложных взаимо-

отношений и поведения организмов в экологических системах. Поэтому Г. В. Никольский с полным основанием предостерегает некоторых чрезмерно увлекающихся тончайшими исследованиями биологических частных ученых от забвения этого принципа в познании живой природы.

В заключение позволю себе выразить уверенность, что помимо большой познавательной ценности книга Г. В. Никольского своей методологической направленностью теоретического анализа и примененными при этом диалектическими принципами поможет исследователям в правильном выборе соответствующих методик, позволит более эффективно вскрывать биологические закономерности с целью их использования в практике рационального природопользования и конкретно — в построении высокопродуктивного рыбного хозяйства.

Д-р биол. наук Ю. Е. Лапин

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Абдулаев М. А., Хакбердиев Б. Карликовый сазан *Syrpinus asgrio* L. озер Хорезмской области. — Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 6 (53), с. 1114—1117.

Алиев Д. С. Ихтиофауна пресноводных озер Западного Узбоя. — Труды Мургабской гидробиологической станции, 1953, вып. 2, с. 78.

Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1974. — 247 с.

Алтухов Ю. П., Апекин В. С. Серологический анализ родственных взаимоотношений «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. — Вопросы ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1 (26), с. 39—50.

Алявдина Л. А. Состояние и распределение нерестилищ осетра и севрюги на участке р. Волги Саратов — Камышин. — Труды Саратовского отделения Каспийского филиала ВНИРО, 1951, т. 1, с. 14—32.

Амирханов Г. А. Электрофоретический анализ сывороточных белков крови осетровых рыб. — Вопросы ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 2 (39), с. 387—391.

Андряшев А. П. Рыбы северных морей СССР. — М. Л.: Изд-во АН СССР, 1954—564 с.

Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы. — В кн.: Философские проблемы биологии. — М.: Наука, 1973. — 270 с.

Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. — М.: Наука, 1969. — 295 с.

Ассман А. В. Некоторые данные о влиянии различных условий питания на морфологический состав крови сазана. — Вопросы ихтиологии, 1960, вып. 15, с. 148—165.

Барач Г. П. Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося кумжи. — Зоологический журнал, 1952, т. 31, вып. 6, с. 909—916.

Белозерский А. Н. Нуклеиновые кислоты и их биологическое значение. — М.: Знание, 1963. — 64 с.

Берг Л. С. Рыбы бассейна Амура. — Записки Академии Наук (8), 1909, Физ.-мат. отделение, XXIV, 9, I—VII. — 270 с.

Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. — Труды Географического института, 1922, т. 1. — 306 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. I—III. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948—1949. — 1382 с.

Берг Л. С. О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников. — Природа, 1950, № 9, с. 30—33.

Берг Л. С. О периодичности в размножении и распространении рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1953, с. 290—294.

Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. — Труды Зоологического института, 1955, т. 20, с. 286.

Берг Л. С. О стерляди в бассейне Белого моря. — Избранные труды, 1961, т. 4, с. 656—657.

Берг Л. С. О ботанической номенклатуре и понятии вида у ботаников. — Избранные труды, 1962, т. 5, с. 25—28.

Берг Л. С. Рыбы из неолита бассейна р. Онеги. — Избранные труды, 1962а, т. 5, с. 1—475.

Берлянд Т. Б. Об устойчивости и изменчивости некоторых черт экологии размножения рыб на примере рода рыбцов (*Vimba*). — Рыбное хозяйство, 1949, № 1, с. 27—36.

Борисов В. М. и др. Некоторые морфобиологические показатели восточного леща *Abramis brama orientalis* Berg. — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 4 (63), с. 608—622.

Боровик Е. А. Радужная форель. — Минск: Наука и техника, 1969. — 153 с.

Боруцкий Е. В. Материалы о питании амурского толстолобика [*Hurophthalmichthys molitrix* (Val.)] — Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг., 1950, т. 1, с. 287—302.

Боруцкий Е. В. Материалы по кормовой базе и питанию рыб. — Труды Института морфологии животных, 1960, вып. 13, с. 5—61.

Боруцкий Е. В. Питание белого [*Hurophthalmichthys molitrix* (Val.)] и пестрого [*Aristichthys nobilis* (Rich.)] толстолобиков в естественных водоемах и прудах СССР. — В кн.: Трофология водных животных. М., 1973. — 322 с.

Бурмакин Е. В. Об изменениях в морфологии сазана, акклиматизированного в бассейне озера Балхаш. — Зоологический журнал, 1956, т. 35, вып. 12, с. 1887—1891.

Быков Н. Е. Акклиматизация балтийской салаки в Аральском море. — М.: Наука, 1968. — 83 с.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1931, т. 26, № 3, с. 109—134.

Вавилов Н. И. Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. — Л.: Наука, 1967. — 92 с.

Васильев В. П. Карิโอотипы некоторых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из водоемов Камчатки. — Вопросы ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 3 (92), с. 417—430.

Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста сем. карповых. — Зоологический журнал, 1934, т. 13, вып. 3, с. 540—583.

Васнецов В. В. Экологические корреляции. — Зоологический журнал, 1938, т. 17, вып. 4, с. 561—581.

Васнецов В. В. Рост рыб как адаптация. — Бюллетень МОИП, 1947, т. 52, вып. 1, с. 23—24.

Васнецов В. В. Целостность экологии вида у рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.; 1953. — 117 с.

Веригина Б. В. Возрастные изменения молодежи толстолобика *Hurophthalmichthys molitrix* (Val.) в связи с ее биологией. — Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг., 1950, т. 1, с. 303—318.

Верегина И. А., Савваитова К. А. Строение пищевого тракта представителей симпатрических популяций гольцов (р. *Salvelinus*) из озера Азабачье (Камчатка). — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 3 (86), с. 467—476.

Владимиров В. И. Зависимость качества эмбрионов и личинок

карпа от возраста самок, содержания аминокислот в икре и добавок их в воду в начале развития. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев, 1974, с. 94—113.

Гавлена Ф. К. Звездчатая пуголовка *Bentophilus stellatus* (Sauvage) в Куйбышевском водохранилище. — Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1 (78), с. 174—175.

Гараев Р. А. Морфобиологические изменения атерины вида *Atherina moschoni* pontica в связи с ее акклиматизацией в Аральском море. — Труды ВНИРО, 1970, т. 76, вып. 3, с. 212—220.

Гербильский Н. Л. Теория биологического прогресса вида и ее использование в рыбном хозяйстве. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., 1965. — 84 с.

Гладков Н. А. Заметки по систематике и биологии рыб Аральского моря. — Труды Зоологического музея МГУ, 1936, т. 3, с. 199—219.

Головинская К. А., Ромашов Д. Д., Черфас Н. Б. Однополюе и двухполюе формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch). — Вопросы ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 4 (37), с. 614—629.

Горюнова А. И. Периодические изменения ихтиофауны в озерах и реках Целинного края. — Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 4 (25), с. 577—580.

Горюнова А. И. Применение цитометрического анализа крови при изучении внутривидовой дифференциации у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch). — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 5 (88), с. 912—917.

Григо Л. Д. О морфологических отличиях летней и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *O. keta* (Walbaum) *infraspecies autumnalis* Berg. — Доклады АН СССР, 1953, т. 92, № 6, с. 1225—1228.

Гусев А. В. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амура. — Труды Зоологического института АН СССР, 1955, т. 19, с. 171—398.

Дадикян М. Г. О причинах дивергенции ишхана *Salmo ischchan* Kessler. — Вопросы ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 4 (69), с. 555—564.

Данильченко В. П. Сельдевые (*Clupeidae*) в палеоген-неогеновых морях Тетиса. — Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 2 (73), с. 226—232.

Данильченко П. Г. Ископаемые предки современных *Moridae*. — Вопросы ихтиологии, 1953, вып. 1, с. 117—127.

Дарвин Ч. Происхождение видов. — М. Л.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 3. — 830 с.

Дарвин Ч. Избранные письма. — М.: ИЛ, 1950. — 392 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов. — М.: Сельхозгиз, 1952. — 483 с.

Державин А. Н. Воспроизводство запасов каспийского лосося. — Баку: Изд-во АН СССР (Азербайджанский филиал), 1941. — 74 с.

Дорофеева Е. А. Кариологическое обоснование систематического положения каспийского и черноморского лососей (*Salmo trutta caspius* Kessler, *Salmo trutta labrax* Pallas). — Вопросы ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 1 (34), с. 38—45.

Дорофеева Е. А. Сравнительно-морфологические основы систематики восточноевропейских лососей. — Вопросы ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 1 (42), с. 3—17.

Дорофеева Е. А. Хромосомные комплексы севанских форелей *Salmo ischchan* Kessler в связи с кариосистематикой лососевых. — Зоологический журнал, 1967а, т. 46, вып. 2, с. 248—253.

Дорофеева Е. А. Изменчивость некоторых систематических признаков и эволюция севанских форелей (*Salmo ischchan* Kessler). — Вопросы ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 1 (48), с. 45—53.

Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Полиморфизм сиговых рыб (*Coregoninae*) и его биологическое и рыбохозяйственное значение. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 1 (54), с. 14—25.

Дубинин Н. П. Некоторые методологические проблемы генетики.— М.: Знание, 1968. — 62 с.

Дубинин Н. П. Проблемы генетики и марксистско-ленинская философия.— В кн.: Философские проблемы биологии.— М.: Наука, 1973, с. 45—77.

Ермохин В. Я. Изменчивость числа позвонков в нерестовой части популяции малотычинкового сига бентофага *Coregonus lavaretus* (L.) Кольского полуострова.— Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 6(89), с. 955—967.

Житков Б. М. Возрастная изменчивость и эволюция.— М.: Психология и педагогика, 1922, 70 с.

Жуков В. В. Антигенные связи некоторых видов рода *Coregonus* L.— Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 4(87), с. 558—567.

Завадский К. М. Вид и видообразование.— Л.: Наука, 1968. — 403 с.

Замбриборщ Ф. С. Сравнительная оценка морфологической и биологической изменчивости рыб как критерия расовых отличий.— Вопросы экологии, 1957, т. 1, с. 195—202.

Иванов В. Н. Методы наблюдения хромосом рыб.— Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 3(74), с. 430—438.

Иванова З. А. Показатели крови карпа *Cyprinus carpio* L. в онтогенезе и в зависимости от условий выращивания.— Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 3(80), с. 495—507.

Иванова М. Н. О воздействии судака на популяции некоторых видов рыб.— В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968. — 181 с.

Иоганзен Б. Г. Экологические основы акклиматизации.— Вопросы биологии, 1975, т. 5, с. 3—22.

Ипатов В. В. Динамика белков сыворотки крови балтийской трески *Gadus morhua callaris* L. в зависимости от зрелости половых продуктов и сезона.— Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 5(64), с. 892—896.

Казанцева А. А. Механизм дыхания палеонисков и его эволюция в подклассе Actinopterygii.— Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 1(84), с. 3—19.

Калабухов Н. И. Некоторые физиологические вопросы таксономической изменчивости млекопитающих.— Экология, 1972, № 6, с. 20—30.

Кальвин М. Химическая эволюция.— М.: Мир, 1971. — 240 с.

Камчатские благородные лососи/[К. А. Савваитова, В. А. Максимов, М. В. Мина, Г. Г. Новиков, А. В. Кохненко, В. В. Мацук].— Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1973. — 118 с.

Каневская Н. К. Особенности изменчивости леща *Abramis brama* (L.) из озер, рек и водохранилищ.— Вопросы ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 3(92), с. 441—445.

Каревич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов.— М.: Пищевая промышленность, 1975. — 432 с.

Кашкаров Д. Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки.— Зоологический журнал, 1939, т. 18, вып. 4, с. 612—630.

Кирпичников В. С. К вопросу об эволюции кариотипа рыбообразных и рыб.— Успехи современной биологии, 1974, т. 78, вып. 3(6), с. 404—422.

Кирсипуу А. И. Различия в содержании белков в сыворотке крови у двух форм окуня из озера Вуртсъярв.— Известия АН Эстонской ССР. Серия биологическая, 1967, № 1, т. 16, с. 37—40.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — 212 с.

Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад красной *Oncochupchus nerka* (Walbaum) комплексным методом по паразитам-индикаторам и особенностям строения чешуи.— Вопросы ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 4(41), с. 619—630.

Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). — Л.: Наука, 1971. — 227 с.

Костин И. А. Ядовитость маринок. — Вопросы ихтиологии, 1953, вып. 1, с. 109—114.

Кошелев Б. В. Гаметогенез, половые циклы и биология размножения рыб (морфоэкологическое исследование). Автореферат диссертации на соискание ученой степени д-ра биол. наук. М., 1971. — 64 с.

Крепс Е. М. Фосфолипиды клеточных мембран нервной системы в развитии животного мира. — Л.: Наука, 1967. — 72 с.

Крохин Е. М. О влиянии количества отнерствовавших в озере производителей красной (*Oncorhynchus nerka*) на режим биогенных элементов. — Доклады АН СССР, 1959, т. 128, № 3, с. 626—627.

Крохин Е. М. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в Дальнем озере (Камчатка). — Вопросы ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 3(44), с. 433—445.

Крыжановский О. Л., Старобогатов Я. И. Современное состояние учения об ареале и фаунистических комплексах и задачи исследования. — В кн.: Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. — Л., 1974, с. 44—51.

Крыжановский С. Г. Система семейства карповых рыб (Cyprinidae). — Зоологический журнал, 1947, т. 26, вып. 1, с. 53—64.

Крыжановский С. Г. Экологические группы рыб в закономерности их развития. — Известия ТИНРО, 1948, т. 27, с. 3—114.

Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinidae и Siluridae). — Труды Института морфологии животных, 1949, вып. 1, с. 5—332.

Крыжановский С. Г. Теоретические основы эмбриологии. — Успехи современной биологии, 1950, т. 30, вып. 3(6), с. 382—413.

Крыжановский С. Г. О видообразовании. — Зоологический журнал, 1953, т. 32, вып. 6, с. 1084—1094.

Крыжановский С. Г. Закономерности развития гибридов рыб различных систематических категорий. — М.: Наука, 1968. — 219 с.

Куликова Н. И. Внутривидовая изменчивость кариотипов кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.). — Вопросы ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 6(71), с. 1106—1111.

Куликова Н. И. Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.). — Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 2 (73), с. 211—225.

Лапин Ю. Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. — М.: Наука, 1971. — 175 с.

Лапин Ю. Е. Изменчивость числа позвонков и личиночных миомеров у беломорской сельди *Clupea harengus maris-albi* Berg в связи с ее экологией. — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 4(87), с. 546—557.

Лапин Ю. Е., Бельмаков В. С., Степаненко А. В. О связи количества сегментов у беломорской сельди с температурным режимом инкубации. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 5(58), с. 949—951.

Лебедев В. Д. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности. — Вопросы ихтиологии, 1959, вып. 12, с. 28—69.

Лебедев В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. — М.: Изд-во МГУ, 1960. — 402 с.

Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1967. — 212 с.

Ленин В. И. Полное собрание сочинений. Изд. 5-е, т. 18, с. 142—143.

Лиманский В. В. Обнаружение различий в эритроцитарных антигенах «крупной» и «мелкой» форм черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* Steid. при помощи реакции гетероагглютинации с нормальной

человеческой сывороткой. — Вопросы ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 4(37), с. 695—697.

Линдберг Г. У. О влиянии смены фаз трансгрессий и регрессий на эволюцию рыб и рыбообразных. — Доклады АН СССР, 1948, т. 43, № 1, с. 93—95.

Литвинова Н. Н. Белковый состав сыворотки крови донской и кубанской популяций судаков *Luciorega luciorega* (L.). — Вопросы ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 4(51), с. 737—741.

Логачев Е. Д. Листая архив И. В. Мичурина. — Земля сибирская, дальневосточная, 1975, № 6, с. 61—62.

Лужин Б. П. Иссыккульская форель гегаркуни. — Фрунзе: Изд-во АН Киргизской ССР, 1956. — 133 с.

Лукин А. В. Биологическая дифференцировка локальных стад леща (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища. — Зоологический журнал, 1975, т. 54, вып. 7, с. 1037—1047.

Лукьяненко В. И. Иммунология рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1971. — 363 с.

Лягина Т. Н. Об изменении морфологических признаков плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Можайского водохранилища. — Вопросы ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 6(47), с. 1119—1122.

Лягина Т. Н. Сезонная динамика биологических показателей плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях разной обеспеченности пищей. — Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 2(73), с. 240—257.

Ляхнович В. П., Леоненко Е. П. Возрастные изменения некоторых характеристик крови белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) и карпа *Cyprinus carpio* L. — Вопросы ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 5(70), с. 860—867.

Маилян Р. А. Систематика севанских сегов. — Известия АН Армянской ССР. Серия биологическая, 1954, т. 7, № 9, с. 37—47.

Майер Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. — М.: ИЛ, 1947. — 504 с.

Майер Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 597 с.

Майер Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. — М.: ИЛ, 1956. — 352 с.

Макфедьен Э. Экология животных. — М.: Мир, 1965. — 375 с.

Медников Б. М., Попов Л. С., Антонов А. С. Характеристики первичной структуры ДНК как критерий для построения естественной системы рыб. — Журнал общей биологии, 1973, т. 34, № 4, с. 516—529.

Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. — М.: Наука, 1966. — 100 с.

Мейен В. А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб. — Доклады АН СССР, 1940, т. 28, № 7, с. 654—656.

Мина М. В. Некоторые наблюдения, касающиеся распространения балхашского окуня *Perca schrenki* Kessler и его взаимоотношения с обыкновенным окунем *Perca fluviatilis* L. — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 2(85), с. 332—334.

Митанс А. Р. О карликовых самцах и половой структуре популяций балтийского лосося *Salmo salar* L. — Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 2(79), с. 231—237.

Михеев П. В. Садковое рыбноводное хозяйство на водохранилищах. — М.: Пищевая промышленность, 1970. — 158 с.

Моисеев П. А. Треска и камбалы дальневосточных морей. — Известия ТИНРО, 1953, т. 40, с. 1—287.

Моисеев П. А. Образование жилой формы снмы (*Oncorhynchus tshawytscha* morpho *formosanus* (Jordan et Oshima) в бассейне р. Седанки. — Доклады АН СССР, 1957, т. 112, вып. 1, с. 163—164.

Муромцева А. В. Белковый состав сыворотки крови аральского

леща *Abramis brama orientalis* Berg. — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 4(87), с. 703—705.

Никаноров Ю. И. Морфологические особенности локальных стад европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в зависимости от условий обитания. — Вопросы ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 3(32), с. 411—422.

Никольская Н. Г., Сытина Л. А. Сравнительный анализ действия постоянных температур на эмбриональное развитие разных видов осетровых. — Вопросы ихтиологии, 1978а, т. 18, вып. 1(108), с. 101—116.

Никольская Н. Г., Сытина Л. А. Температурные условия, необходимые для развития икры ленского осетра. — Рыбное хозяйство, 1978б, № 9, с. 17—20.

Никольский Г. В. Рыбы среднего и нижнего течения р. Чу. — В кн.: Ежегодник зоологического музея АН СССР, 1931, т. 32, вып. 2, с. 227—268.

Никольский Г. В. Материалы по систематике быстрянок *Alburnoides* (Pisces, Cyprinidae) Средней Азии. — В кн.: Памяти академика М. А. Мензбира. М.; Л., 1937. — 316 с.

Никольский Г. В. Рыбы Таджикистана. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 228 с.

Никольский Г. В. Рыбы Аральского моря. — М.: Изд-во МОИП, 1940. — 216 с.

Никольский Г. В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря. — Зоологический журнал, 1943, т. 22, вып. 1, с. 27—32.

Никольский Г. В. Биология рыб. — М.: Советская наука, 1944. — 231 с.

Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии. — Зоологический журнал, 1947, т. 26, вып. 3, с. 221—232.

Никольский Г. В. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве. — Известия АН СССР. Серия биологическая, 1947а, № 1, с. 127—138.

Никольский Г. В. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов. — Зоологический журнал, 1950, т. 29, вып. 6, с. 489—500.

Никольский Г. В. О методике зоогеографических исследований. — Вопросы географии, 1951, вып. 24, с. 263—274.

Никольский Г. В. О некоторых вопросах проблемы вида. — Зоологический журнал, 1953, т. 32, вып. 5, с. 820—827.

Никольский Г. В. Об изменчивости организмов. — Зоологический журнал, 1955, т. 34, вып. 4, с. 723—734.

Никольский Г. В. О происхождении китайского автохтонного равнинного комплекса в ихтиофауне. — В кн.: Памяти академика Л. С. Берга. М.; Л., 1955а. — 448 с.

Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — 551 с.

Никольский Г. В. О причинах флуктуаций численности у рыб. — Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 4(21), с. 659—665.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. — М.: Наука, 1965. — 382 с.

Никольский Г. В. О зональности продукционного процесса и биотических отношений в водоемах. — Зоологический журнал, 1967, т. 46, вып. 4, с. 463—471.

Никольский Г. В. О параллельной внутривидовой изменчивости у рыб. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 1 (54), с. 7—13.

Никольский Г. В. О некоторых методологических вопросах современной теории исторического развития органического мира. — Биологические науки, 1972, № 9, с. 7—17.

Никольский Г. В. Об исследованиях проф. Бориса Михайловича

Житкова в области теории биологии. — Биологические науки, 1973, № 3, с. 7—12.

Никольский Г. В. О причинах большого воздействия хищников на популяции мирных рыб в низких широтах. — Журнал общей биологии, 1974, т. 35, № 3, с. 346—352.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1974а. — 447 с.

Никольский Г. В. О генетических аспектах селективности рыболовства. — Вопросы биологии, 1975, т. 5, с. 65—70.

Никольский Г. В., Васильев В. П. О некоторых закономерностях в распределении числа хромосом у рыб. — Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1(78), с. 3—22.

Никольский Г. В., Каневская Н. К. Некоторые данные о связи величины изменчивости признаков и свойств осетровых (сем. Acipenseridae) с характером их кариотипа. — Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 3(74), с. 422—429.

Никольский Г. В., Каневская Н. К., Тряпицина Л. Н. О некоторых закономерностях изменения вариабельности признаков у рыб разных фаунистических комплексов. — Вопросы ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 4(99), с. 592—599.

Никольский Г. В., Пикулева В. А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов. — Зоологический журнал, 1958, т. 37, вып. 7, с. 972—988.

Никольский Г. В., Радаков Д. В. О пищевых отношениях пелагических рыб северных морей. — В кн.: Материалы по экологии трески Северной Атлантики. М., 1968, с. 15—17.

Никольский Г. В., Шубникова Н. Г. О характере взаимосвязи численности и некоторых биологических показателей в популяции обыкновенного карася *Carassius carassius* (L.). — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 4(87), с. 581—588.

Николюкин Н. И. Межвидовая гибридизация рыб. — Саратов; Саратовское областное государственное издательство, 1952. — 312 с.

Николюкин Н. И. Отдаленная гибридизация рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1972. — 335 с.

Новиков Г. Г., Решетников Ю. С. Исследования белкового состава сыворотки крови лососевых рыб. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 1(54), с. 163—171.

Обручев Д. В., Марк-Курик Э. Ю. Псаммостейды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. — Таллин, изд. Института геологии АН ЭССР, 1965. — 306 с.

Овен Л. С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. — Киев.: Наукова думка, 1976. — 132 с.

Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. — М.: Мир, 1973. — 227 с.

Остроумова И. Н. Белковый состав сыворотки крови каспийского лосося в связи с его систематическим положением. — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 3(62), с. 475—478.

Павер К. Л. О вековой изменчивости как форме групповой изменчивости животных во времени. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. — Труды Всесоюзного совещания. Свердловск, 1966, с. 72—82.

Паракецов И. А. О защитном значении колючек и шипов у рыб. — Журнал общей биологии, 1958, т. 19, № 6, с. 449—456.

Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. — 148 с.

Поликар А. Молекулярная цитология мембран животной клетки и ее микроокружение. — Новосибирск: Наука, 1975. — 183 с.

Поляков Г. Д. Приспособительная взаимосвязь изменчивости

популяций рыб с условиями питания. — Труды Института морфологии животных АН СССР, 1962, вып. 42, с. 5—63.

Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. — М.: Наука, 1975. — 157 с.

Попов А. В. Морфо-функциональные адаптации памирского османа *Schizopygopsis stoliczkaei* Steind. в озере Яшиль-Куль. — Вопросы ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 1(48), с. 15—30.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 324 с.

Протасов В. Р. Биоэлектрические поля в жизни рыб. — М.: ЦНИТЭИРХ, 1972. — 228 с.

Пузанов И. И. Основоположники русской зоогеографии (Н. А. Северцов, М. А. Мензбир, Т. П. Сушкин). — Труды совещания по истории естествознания, 1948, с. 286—298.

Пузанов И. И. Биологический вид и его подразделения. — Труды объединенной научной сессии, 1959, т. 2, с. 275—287.

Рассел Б. Человеческое познание. — М.: ИЛ, 1957. — 555 с.

Решетников Ю. С. Об изменчивости сегов. — Зоологический журнал, 1963, т. 41, вып. 8, с. 1187—1199.

Решетников Ю. С. Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника. — Вопросы ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 4(33), с. 679—694.

Решетников Ю. С., Кларо Р. М. Циклика биологических процессов у тропических рыб на примере *Lutjanus synagris* (L.). — Вопросы ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 5 (100), с. 784—796.

Решетников Ю. С. Паранюшкина Л. П., Кияшко В. И. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови и жирности у сегов. — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 6(65), с. 1065—1078.

Рыбы бассейна Верхней Печоры/[Г. В. Никольский, Н. А. Громчевская, Г. И. Морозова и В. А. Пикулева] — М.: Изд-во МОИП, 1947. — 224 с.

Рябов И. Н. Особенности эмбрионально-личиночного развития гибридов карпа *Cyprinus carpio* L. и корейской востробрюшки *Hemiculter eigenmanni* (Jordan et Metz). — Вопросы ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 3(92), с. 490—503.

Савваитова К. А. О внутривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки. — Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 4(21), с. 695—706.

Савваитова К. А. Гомологическая изменчивость видов гольцов родов *Salvelinus* (Nilson) Richardson и *Cristivomer* Gill a. Jordan. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 1(54), с. 26—45.

Савваитова К. А. Морфологические особенности и изменчивость локальных популяций озерно-речной формы гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из водоемов бассейна р. Камчатки. — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 2(61), с. 300—318.

Савваитова К. А. Экология и систематика пресноводных гольцов рода *Salvelinus* (Nilson) Richardson некоторых водоемов Камчатки. — Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1(78), с. 67—78.

Савваитова К. А. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики. — Вопросы ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 2(97), с. 274—282.

Савваитова К. А. О симпатрических морфологических группировках у гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae). — Зоологический журнал, 1976а, т. 55, № 11, с. 1677—1688.

Световидов А. Н. Трескообразные. — Фауна СССР. Рыбы, 1948, т. IV, вып. 4 — 221 с.

Световидов А. Н. Сельдевые (Clupeidae). — Фауна СССР. Рыбы, 1952, т. II, вып. 1. — 331 с.

Световидов А. Н. О зависимости между количеством пилориче-

ских придатков и характером питания рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953.—289 с.

Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. — М.; Л.: Наука, 1964.—551 с.

Северцов Н. А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внутропических частей нашего материка. — Известия РГО, 1877, т. 13, отд. III, с. 125—155.

Северцов Н. А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. — М.: Изд-во АН СССР, 1950(1855). — 308 с.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. — 315 с.

Семеновенко Л. И. Биологическая характеристика нерестовых популяций тихоокеанской наваги. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. Владивосток, 1970. — 20 с.

Семенов К. И. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения. — Вопросы ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1(26), с. 99—112.

Семенов-Тянь-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. — Записки императорской академии наук, 1910, т. 25, № 1. — 29 с.

Сенкевич Н. К., Куликова Н. И. Внутривидовая дифференцировка белков сыворотки крови черноморских кефалей. — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 4(63), с. 724—732.

Сергеева А. И. Качественная характеристика облы *Rutilus rutilus caspicus* Jak. в западной и восточной частях Северного Каспия. — Вопросы ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1(26), с. 29—38.

Серебрякова Е. В. Кариологическое исследование осетровых рыб в связи с применением метода гибридизации в осетроводстве. Автореферат кандидатской диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. М., 1975. — 20 с.

Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. — М.: Изд-во МГУ, 1975. — 334 с.

Смирнов А. Ф. Морфологическая и биологическая характеристика лудной и ямной палии Ладожского озера. — Рыбное хозяйство Карелии, 1964, вып. 8, с. 130—140.

Смолей А. И. Плодовитость севанских форелей. — Вопросы ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 1 (38), с. 77—83.

Соин С. Г. Морфо-экологические особенности развития беломорской сельди (*Clupea harengus pallasi ratio maris—albi* Berg.). — В кн.: Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 68—74.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. О закономерностях географического распространения полиплоидных видов растений. — В кн.: Полиплоидия у растений. М., 1962. — 89 с.

Соловкина Л. Н. О находках серебряного карася [*Carassius auratus gibelio* (Bloch)] и красноперки [*Scardinius erythrophthalmus* (L.)] на европейском северо-востоке СССР. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 5(58), с. 945—948.

Сорвачев К. Ф., Задворочнов С. Ф., Исаев Ф. А. К вопросу об иммунизации рыб. — Биохимия, 1962, т. 27, вып. 2, с. 202—207.

Спановская В. Д., Григораш В. А., Лягина Т. Н. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы *Rutilus rutilus* (L.). — Вопросы ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1(26), с. 67—83.

Спирин А. С. Проблема биосинтеза белков. — Вестник АН СССР, 1965, № 4, с. 51—64.

Сукачев В. Н., Дылис Н. В. (ред.). Основы лесной биогеоценологии. — М.: Наука, 1964. — 574 с.

Сытина Л. А. Расхождение признаков в ходе раннего онтогенетического развития личинок близких видов осетровых. — Вопросы ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 4(93), с. 664—676.

Сычевская Е. К. Ископаемые Umbridae из олигоцена Западной Сибири. — В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М., 1968, с. 162—166.

Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 604 с.

Тарашук В. И. Ископаемые судаки Украины. — Вопросы ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 1(42), с. 33—45.

Татарко К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб. — Вопросы ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 3(50), с. 425—439.

Глеуов Р. Т. Влияние антропогенных факторов на изменение морфологических признаков аральского леща. — Вестник Каракалпакского филиала АН УЗССР, 1976, № 1, с. 54—67.

Тугарина П. Я., Рыжова Л. Н. Возрастные особенности крови черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.). — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 3(62), с. 486—498.

Турпаева Е. П. Значение пищевых взаимоотношений в морских донных биоценозах. — Доклады АН СССР, 1949, т. 45, № 1, с. 93—96.

Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. — М.: Мир, 1964. — 260 с.

Уоддингтон К. На пути к теоретической биологии. — М.: Мир, 1970. — 182 с.

Фортунатов М. А. Форели Севанского озера. — Труды Севанской озерной станции, 1927, т. 1, вып. 2, 131 с.

Фортунатова К. Р., Попова О. А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. — М.: Наука, 1973. — 298 с.

Цепкин Е. А. Черноморский лосось *Salmo trutta labrax Pallas* из палеолита Кавказа. — Бюллетень МОИП. Отдел биологический, 1973, т. 78, вып. 6, с. 124—126.

Чаргафф Э. Белибердинское столпотворение. — Химия и жизнь, 1976, № 1, с. 45—49.

Чепурнов А. В. О характере изменчивости пилорических придатков кишечника норвежской сельди и балтийской салаки. — Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение, 1961, № 2, с. 30—35.

Черненко Е. В. Картипы карликовой и проходной красной [*Opsoglypichus nerka* (Walb.)] из Дальнего озера (Камчатка). — Вопросы ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 5(52), с. 834—846.

Чинарина А. Д. Сигнальное значение и механизмы изменения окраски у некоторых морских рыб. — В кн.: Сигнализация морских животных. Л., 1971, с. 115—134.

Чугунова Н. И., Ассман А. В., Макарова Н. П. Рост и динамика жирности у рыб как приспособительные процессы (на основании экспериментального исследования сазана в дельте Волги). — Труды Института морфологии животных АН СССР, 1961, вып. 39, с. 96—181.

Шапошникова Г. Х. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* (L.) Ладожского озера. — Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1(78), с. 43—66.

Шарипов К. О. Антигенные особенности каспийского лосося и ручьевых форелей рек Терека и Сулака. — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 4(63), с. 761—762.

Шатуновский М. И. Материалы по систематике речной камбалы *Pleuronectes flesus* L. Белого моря. — Вестник МГУ. Серия биологическая, 1964, № 1, с. 32—38.

Шатуновский М. И. Особенности роста речной камбалы (*Pleuronectes flesus* L.) восточной части Балтийского моря. — Вопросы ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 3(36), с. 518—531.

Шилин Ю. А. Размножение чукучана *Catostomus catostomus rostratus* в р. Колыме. — Известия ТИНРО, 1973, т. 36, с. 131—134.

Шилов В. И., Хазов Ю. К., Батычков Г. А. О расах у волго-каспийского осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt. — Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 4(63), с. 623—630.

Шихшабеков М. М. Наличие различных форм воibly, леща и сазана в Аракумских водоемах Дагестана. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 1(54), с. 46—50.

Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. — Харьков: Изд-во Харьковского университета, 1973. — 199 с.

Шмидт П. Ю. Рыбы Тихого океана. — М.: Пищепромиздат, 1948. — 124 с.

Элтон Ч. Экология животных. — М.; Л.: Биомедгиз, 1934. — 84 с.

Юдин К. А. О перспективах развития систематики животных. — В кн.: Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Л., 1974, вып. 1, с. 4—12.

Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена в Голарктике и зоогеографическое районирование. — Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 2(19), с. 209—220.

Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб. — Вопросы ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 1(30), с. 10—22.

Aikawa H., Hayashi T., Furuno I. Vertebral count and growth of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* Temm. et Schl. J. Fac. Agr. Kyushi Univ., 1950, v. 9, N 3.

Vălnărescu P., Boșcaiu N. Biogeografie. Editura științifică, București, 1973, 302 pp.

Blaxter J. H. S. The racial problem in herring from the viewpoint of recent physiological, evolutionary and genetical theory. — Rapp. et proc.-verb. reün. Cons. perm. int. explor. mer., 1958, v. 143, pt. II, pp. 10—19.

Briggs J. C. Relationship of the tropical shelf regions. — Stud. in Trop. Oceanogr., 1967, N 5, pp. 569—578.

Chen F. J. Comparative zone electropherograms of hemoglobin and muscle myogens of *Lour Tilapia* species and their hybrids. — Rept. Tropic. Res. Inst. for 1969, 1970.

Chen F. J., Sim B. K. Comparative studies on the muscle miogen and hemoglobin electropherograms of some pond cultured cyprinids and their hybrids. — Rept. Tropic. Fish Culture Inst. for 1969, 1969.

Cohen D. M. How many recent fishes are there? — Proc. California Acad. Sci., Fourth Series, 1970, v. 38, N 17, pp. 341—346.

Donaldson L. R. Development of brood stock of salmonid fishes. — Fish. Res. Inst., Univ. of Washington, 1960, Contribution N 77, pp. 22—23.

Dunbar M. I. The ecosystem as unit of Natural Selection. — Trans. Conect. Acad. Sci., 1972, v. 44, pp. 112—130.

Ebeling A. W., Atkin N. B., Setzer P. Y. Genome sizes of teleostean fishes: increases in some deep-sea species. — Amer. Naturalist, 1971, v. 105, N 946, pp. 549—561.

Ekman S. Tiergeographie des Meeres. — Leipzig, 1935, 542 pp.

Foerster R. E. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. — Fish. Res. Board Canada, Bulletin 162, 1968, pp. XV+422.

Fonds M., Rosenthal H., Alderdice D. F. Influence of temperature and salinity on embryonic development, larval growth and number of vertebrae of the Garfish, *Belone belone*. — The Early life history of fish, Berlin, 1974, pp. 509—525.

Fryer G. Some controversial aspects of speciation of African cichlid fishes. — Proc. Zool. Soc. London, 1960, v. 135, pt. 4, pp. 569—578.

Fryer G., Iles T. D. Alternative routes to evolutionary success as exhibited by African Cichlid fishes of the genus *Tilapia* and the species flocks of the Great Lakes. — Evolution, 1969, v. 23, N 3, pp. 359—369.

Fryer G., Iles T. D. The Cichlid fishes of the Great Lakes of Africa: Their biology and evolution. Edinburgh, 1972, 641 pp.

Gabriel M. L. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. — J. Exp. Zool., 1944, v. 95, N 1, pp. 105—143.

Garside E. T. Developmental rate and vertebral number in Salmonids. — J. Fish. Res. Board Canada, 1966, v. 23, N 10, pp. 1537—1551.

Greenwood P. H. The Cichlid fishes of Lake Nabugabo, Uganda. — Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.). Zool., 1965, v. 12, N 9, pp. 315—357.

Greenwood P. H. The Cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa: the biology and evolution of a species flock. — Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.). Zool., 1974, Suppl. 6, 134 pp.

Haen P. J. Ontogenetic variations in the serum; muscle-, and eyelens—proteins of two species of trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*). — Rapp. et proc.—verb. réun. Cons. perm. int. explor. mer, 1971, v. 161, p. 158.

Hatanaka M., Kosaka M., Sato Y. Growth and food consumption in plaice Part II. *Kareius bicoloratus* (Basilewsky). — Tohoku J. Agr. Res., 1956, v. 7, N 2, pp. 163—174.

Hester E. F. Phylogenetic relationship of Sunfishes as demonstrated by hybridisation. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, v. 99, N 1, pp. 100—103.

Hinegardner R., Rosen D. E. Cellular DNA content and the evolution of teleostean fishes. — Amer. Naturalist, 1972, v. 106, N 951, pp. 621—644.

Hubbs C. Introduction to Symposium on fish cytogenetics. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, v. 99, N 1, pp. 98—99.

Iles T. D. Dwarfing of stunting in the genus *Tilapia* (Cichlidae) a possibly unique recruitment mechanism — Rapp. et proc.—verb. réun. Cons. perm. int. explor. mer, 1973, v. 164, pp. 247—254.

Kirsipuu A. Some physiological processes and environmental conditions affecting the protein composition of the blood serum in fish. — Rapp. et proc.—verb. réun. Cons. perm. int. explor. mer, 1971, v. 161, pp. 154—157.

Knöppel H. A. Amazoniana, 1970, 2, N 3, pp. 257—352.

Lin H. T. Fossil fishes from locality 14 of Choukoutien. — Paleont. sinica. New series, 1954, p. 14.

Lindsey C. C. Experimental study of meristic variation in a population of threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. — Can. J. Zool., 1962, v. 40, N 2, pp. 271—312.

Lindsey C. C., Ali M. Y. An experiment with medaka *Oryzias latipes*, and a critique of the hypothesis that teleost egg size controls vertebral count. — J. Fish. Res. Board Canada, 1971, v. 28, N 9, pp. 1235—1240.

Lowe—McConnell R. H. Speciation in tropical freshwater fishes. — Speciation in Tropical Environments, Acad. Press, London, 1969, pp. 51—75.

Lowe—McConnell R. H. Fish communities in tropical freshwaters. — London—New-York, 1975, 337 pp.

Marshall N. B. The life of fishes. — London, 1965, 402 pp.

Møller D. The relationship between arctic and costal cod in their immature stages illustrated by frequencies of genetic characters. — Fiskeridir. skr. Ser. havunders., 1969, v. 15, pp. 220—233.

Myers G. S. Salt—tolerance of fresh—water fish groups in relation to zoogeographical problems. — Bijdragen tot de Dierkunde, 1949, v. 28, pp. 315—322.

Myers G. S. The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories. — Evolution, 1960, v. 14, N 3, pp. 323—333.

Nakamura M. Cyprinid fishes of Japan. Studies on the life history of cyprinid fishes of Japan. — Res. Inst. Nat. Res. Tokyo, 1969.

Nikolsky G. V., Chepurinov A. V., Shatunovskiy M. I. Regularities in the variability of features in certain forms of North Atlantic Herring. — Rapp. et proc.—verb. réun. Cons. perm. int. explor. mer, 1963, v. 154, pp. 41—43.

Nyman L., Westin L. Blood protein systematics of Cottidae in the Baltic drainage area. — Inst. of Freshwater Res., 1969, rept. 49.

Pedersen R. A. DNA content, ribosomal gene multiplicity, and cell size in fish. — J. Exp. Zool., 1971, v. 177, N 1, pp. 65—78.

Roberts F. L. Atlantic salmon (*Salmo salar*). Chromosomes and speciation.—Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, v. 99, N 1, pp. 105—111.

Roberts T. R. Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basins.—Bull. Museum Comp. Zool., 1972, v. 143, N 2, pp. 117—147.

Romer A. S., Groove B. N. Environment of the early vertebrates.—Amer. Midl. Naturalist, 1935, v. 16,

Ruud G. Torsken i Oslofjorden.—Fiskeridir. skr. Ser. havunders., 1939, v. 6, N 2, 83 pp.

Smith H. M. The fresh-water fishes of Siam, or Thailand.—Washington, 1945, 622 pp.

Southward A. J., Demir N. Seasonal changes in Dimensions and viability of the developing eggs of the Cornish Pilchard (*Sardina pilchardus* Walbaum) off Plymouth.—The Early Life History of Fish, Berlin, 1974, pp. 53—68.

Starmach J. Die chromosomen von *Cottus poeciliopus* Heckel und *Cottus gobio* L.—Acta hydrobiol., 1967, v. 9, N 3—4, pp. 301—307.

Svärdson G. The coregonid problem.—Inst. of Freshwater Res., 1949, rept. 29,

Swarup H. The oxygen consumption of diploid and triploid *Gasterosteus aculeatus* (L.).—J. Genet., 1959, v. 56, N 2, pp. 156—160.

Täning A. V. Experimental study of meristic characters in fishes.—Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc., 1952, v. 27, N 2, pp. 169—193.

Teilhard de Chardin P. Christianity and Evolution.—London, 1971.

Thomson D. A., Lehner C. E. Resilience of a rocky intertidal fish community in a physical unstable environment.—J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1976, v. 22, N 1, pp. 1—29.

Tropical Fish Culture Research Institute, Batu Berendam, Malacca, Malaysia. Report for 1963, 18 pp.

Tropical Fish Culture Research Institute, Batu, Berendam, Malacca, Malaysia. Report for 1969.

Trewavas E., Green J., Corbet S. A. Ecological studies on crater lakes in West Cameroon Fishes of Barombi Mbo.—J. Zool. London, 1972, v. 167, pt. I, pp. 45—95.

Tsuyuki H., Roberts E., Vanstone W. E., Markert J. R. The species specificity and constancy of muscle myogen and hemoglobin electropherograms in *Oncorhynchus*.—J. Fish. Res. Board Canada, 1965, v. 22, N 1, pp. 215—217.

Uyeno T., Koichi. Chromosomal polymorphism and variant of isozymes in geographical populations of *Pseudobagrus aurantiacus* (Temm. et Schl.), Bagridae.—Jap. J. Ichthyol., 1974, v. 21, N 3, pp. 158—164.

Uyeno T., Miller R. R. Chromosomes and the evolution of the Plagopterin fishes (Cyprinidae) of the Colorado River System.—Copeia, 1973, N 4, pp. 776—782.

Woodruff D. S. Natural hybridization and hybrid zones.—System. Zool., 1973.

Zijlstra J. J. On the herring «races» spawning in the southern North Sea and English Channel.—Rapp. et proc.-verb. réun. Cons. perm. int. explor. mer, 1958, v. 143, pt. II, pp. 134—145.

Zijlstra J. J. On the recruitment mechanism of North Sea autumn spawning herring.—Rapp. et proc.-verb. réun. Cons. perm. int. explor. mer, 1963, v. 154, pp. 198—202.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абиотическая обстановка 88
— среда 16, 88, 126
Абиотические отношения 100
— условия 105, 109, 128
Абиотический фактор 104
Адаптация вида 15, 16
Адаптивные изменения 17
Азия 21, 100
— Восточная 112
— Средняя 115, 124
— Центральная 101, 110, 114, 123
— Юго-Восточная 22
— Южная 22
Азовское море 22, 88, 121
Акклиматизация 12, 21, 22
Акула 94
Алабалах 36
Алаколь оз. 114, 115
Амазонка 31, 100
Америка 21, 22, 45, 46, 79, 98, 99,
100, 108, 110
Америка Северная 22, 92
Амударья 47, 114
Амур (река) 11, 112
Амур белый 22, 107
— черный 113
Ангара 109
Анчоус 82
— японский 15, 73
Анчоусы светящиеся 83, 125
Аральское море 22, 27, 29, 36, 39,
112, 48, 99, 100
Ареал 11, 12, 17, 21, 33, 35, 37,
91, 94, 101, 102, 104, 108, 110,
111, 112, 117
— естественный 22
— потенциальный 22
— прерванный 12, 21
Ареала динамика 12, 102
— структура 22
Аргентина 98
Арктика 70, 78
Атерина 36
Атлантика 120
Атлантический океан 54, 98
Аутогенез 132
Аутогенетические концепции 85,
132
Ауха (китайский окунь) 55
Байкал оз. 89, 99, 109
Балтийское море 111
Балтика 36, 39, 63, 120
Балхаш оз. 27, 36, 114, 115
Барабуля 127
Барамбо-мбо оз. 80
Баренцево море 10, 11, 97
Баун оз. 44
Бахтак 38, 39
Белка 143
Белое море 10, 12, 44, 97, 102
Белоглазка 111
Белорыбца 105, 106
Белуга 89
Бельдюга 118
Берингово море 21
Бийликоль оз. 115
Биотипические формы 37
Биотическая среда 88
Биотические отношения 126
— условия 105, 109
Биотическое окружение 88
Биахайба 62
Биогеоценоз 126
Боджак 38, 39, 44
Болонь оз. 11
Бразилия 98
Бугунь 48
Быстрянка 49
Бычки 84, 85, 121, 122

Вахня 68, 118
Вариабельность признаков 21
Верхогляд 111
Видообразование 11, 13, 34, 59, 85, 86, 88, 89, 90
— аллопатрическое 13
— симпатрическое 13
Виды-двойники 18
Виктория оз. 12, 17, 30, 35, 89, 99, 128
Вобла 29, 39
— каспийская 35, 39
— северокаспийская 48
Возрастная динамика 24
Волга 46, 48, 75, 103, 122
Внутривидовые группировки 13, 17, 21, 24, 34, 49, 57, 71, 72, 86,
— категории 34, 86
— популяции 16,
— структура 16, 34
Востробрюшка 31
Временные формы (субфосильные подвиды) 34, 47, 48
Вьюн 21, 110
Вьюновые 115
Вырезуб 18, 32, 88, 111, 124
Выртсьярв оз. 79

Ганг 114
Ганоиды костные 96
— хрящевые 80, 96
Гегаркуни 36, 38, 114
Геносистематика 26
Гибридизация межвидовая 28
— межродовая 28
— молекулярная 26, 29
Гибринологический метод 29
Гибриды 15, 26, 27, 74, 75
Гильменд (река) 114, 115
Гималаи 100, 114
Голомянка 109
Гольцы 13, 36, 37, 38, 49, 70, 105, 107, 117, 147
— арктический 106
Гольян 56, 107
— обыкновенный 31
— озерный 31, 108, 127
Гомологические ряды 71
Горчак 20, 21, 90, 110, 113
— колючий 110, 112
Губаны 127

Дальний Восток 105, 110, 124
Дивергенция 13
Динамика популяции вида 29
— стада 14, 29, 105
Дисперсия вида 22
Днепр 122
Дон 122

Евдошка 98
Евразия 110, 123, 124
Европа 97, 108, 120
Европа Западная 109
Евфрат 125
Елец 108
Емкость биотопа 57
Енисей 109
Ерш 31, 88, 108, 111, 145

Желтая рыба 102
Желтое море 102
Жерех 101, 104, 117, 124
Жилая озерная форма 17, 40, 41
— речная форма 40

Закавказье 115
Замбези 32, 89
Змееголов 116
Зубатка 118

Изменчивость 15, 54, 59, 62, 70, 71, 73, 74, 76, 85, 90, 149, 150, 151, 152
— адаптивная 67
— амплитуда 15, 20, 69, 77
— внутривидовая 59
— генотипическая 62, 85
— индивидуальная 15
— клинальная 21, 33, 47, 54
— морфологическая 67, 71, 74
— мутационная 54
— наследственная 57, 59
— ненаследственная 57
— неопределенная 57
— определенная 57
— параллельная 71, 72, 151
— приспособительная 16
— размах 17, 57, 61, 62, 68, 69, 70, 71
— структура 20
— фенотипическая 62, 85
— физиологическая 67
— экологическая 67
Иягода 64
Инд 114
Индопацифика 98
Индостан 114
Интродукция 22, 28
Иссык-Куль оз. 36, 39, 115
Ишхан 36

Казахстан Северный 48
Калифорнийский залив 102
Калифорния 73
Камбала 103, 119
— ерш 118
— ершоватка 118
— морская 118

- полярная 117
- речная 15, 39, 74, 118
- Камбалообразные 83
- Камерун Западный 13
- Камское водохранилище 75
- Камчатка 12, 37
- Камышовые формы 39, 79
- Канада 40, 44, 145
- Канин Нос мыс 11, 102
- Карась 17, 28, 41, 43, 80, 109
- золотой 108
- обыкновенный 19
- серебряный 19, 43, 48, 108
- Карелия 31, 106
- Каротиоп 21, 37, 39, 41, 45, 59, 76, 79, 83, 86, 105, 151
- Карликовая форма 10, 17, 40, 41, 42, 43, 49, 79
- Карликовые самцы 31, 46
- Карп 28, 56, 145
- зубастый 84
- Карповидные 78
- Карповые 13, 21, 28, 63, 80, 108, 115
- зубастые 85
- растительоядные 24
- Карпозубые 15, 64, 78, 83, 98
- Карпообразные 83, 98
- Карское море 18
- Каспий 122, 143
- Северный 12, 48
- Южный 12
- Каспийское море 22, 39, 41, 111, 121
- Керчак 118
- Кета летняя 45, 46
- осенняя 45, 46
- Кефалеобразные 83
- Кефаль 143
- Килька 122
- Киог оз. 35
- Кистеперые 12, 96
- Китай 22
- Киушу 79
- Клиальные различия 49
- Клоадаптация 88
- Козерога тропик 98
- Кокани 40
- Кольский п-ов 37, 45
- Колюшка 44
- трехглая 111
- Конвергенция изменчивости 86
- Конго 13, 32, 89
- Кони 112, 113
- Коньки 70, 116
- Комплексы
- амфибореальный 125
- арктический 69, 78, 101, 103, 106, 107, 116, 117, 121
- морской 117, 118
- пресноводный 69, 103, 105, 106, 108, 117, 125
- атлантический 119
- байкальский автохтонный 109, 116, 124
- бореальный 69, 103, 106, 107, 109, 116, 121, 124
- арктический 117
- атлантический 118
- морской 118
- предгорный 69, 77, 78, 105, 106, 107, 108, 124, 125
- пресноводный 69
- равнинный 69, 77, 78, 106, 108, 109, 110, 124, 125
- древний верхнетретичный 78, 101, 109, 112, 116, 124, 125
- кельтский морской 120, 121
- китайский равнинный 78, 103, 111, 112, 113, 114, 116, 124, 125
- морской 69, 117
- нагорноазиатский 114, 115, 116, 124, 125
- палеоарктический 124
- переднеазиатский 115, 116, 124
- понтический 69, 78, 101, 116, 121
- морской 112, 121, 122
- пресноводный 69, 103, 105, 111, 112, 113, 124
- средиземноморский 103, 120, 121
- тихоокеанский бореальный 119
- туркестанский равнинный 117
- южноазиатский 124
- южноиндийский 125
- южный 106
- Комплемент 80, 81
- Кормность водоема 17
- Кормовой коэффициент 103, 104
- Корюшка большеротая 105
- Костистые 12, 54, 83, 84, 95, 96, 99
- Костнопузырные 98
- Костноязычные 98
- Костные 92, 96
- Красная (нерка) 17, 31, 40, 41
- Красное море 22
- Красноперка 12, 101, 111, 124
- Критерий вида 21, 22, 23, 24, 25, 28, 30
- абсолютный 26
- генетический 19, 25, 28
- географический 19, 21
- морфологический 19, 25
- физиолого-биохимический 19, 22
- экологический 29, 32

Кроноцкая (река) 40
Кроноцкое оз. 40
Куба 123
Кузовки 83
Куйбышевское водохранилище 75,
122
Кумжа 40, 101
Кура 89
Кутеный оз. 40
Кутум 32

Лабиринтовые 82
Ладога 38
Ладожское оз. 36, 38, 89
Ланао оз. 13
Лаптевых море 97
Латимерия 96
Ледовитый океан 111
Лещ 12, 31, 35, 39, 41, 42, 48, 49,
71, 75, 88, 101, 111, 124, 145
— амурский 112
— аральский 42, 43, 79
— узбойский 42
Ликоды 117
Линек 106
Линь 28, 108, 124
Листопадка 46
Лихвинское межледниковое от-
ложение 12, 47
Лобнор оз. 115
Лопатонос 87, 117
Лососевидные 80, 96
Лососевые 15, 20, 61, 62, 63, 64,
78
Лосось 19, 21, 24, 41, 45, 47, 55,
56, 63, 101, 105, 107, 143, 145
— атлантический 79
— благородный 41, 46
— каспийский 41, 46
— куринский 41, 46
— обыкновенный 41, 46
— озерный 79
— проходной 41
— стальноголовый 73
— терский 41
— тихоокеанский 40
— черноморский 41
Лось 47

Малави оз. 30, 89
Малайзия 27
Малайский архипелаг 98
Марамбо-мбо оз. 13
Маринка 114, 115
Маслюк 118
Матроклинная наследственность
28
Махнас (река) 79

Мексика 73
Мерланг 120
Механизмы саморегуляции 16
Меч-рыба 97
Микижа 40
Микроподвид 37
Микропопуляция 34
Миксинны 96
Миноги 94, 96
Мирамичи (река) 79
Мировой океан 91, 99
Миссисипи 110
Многоперые 96
Мойва 97, 118
Монголия 115
Мономорфный вид 34
Монотипичность 21, 33
— вида 30, 49, 54, 72
— рода 72
Монофилия 10
Морские иглы 83
Муксун 106
Мурман 10
Мутации 54, 89
Мутирование 56

Набугабо оз. 12
Навага 56, 118
Нагорцы 115
Налим 104, 105, 106, 125
Нейросистематика 26
Нерка 31, 40, 79
Нигер 89
Ниша
— общая 15, 29
— частная 15, 29
— экологическая, 13, 15, 34, 55
57, 68, 70, 87, 97, 119, 124, 146,
147
Новая Зеландия 21
Норвегия 10
Норвежское море 10
Ньюфаундленд 10
Нура 27

Обь 107, 114
Озимая раса 45, 46, 47
Окуневидные 82
Окуневые 18, 108
Окунеобразные 43, 49, 78, 83, 84,
95, 96, 98
Окунь 12, 18
— балхашский 12, 27, 28, 56, 115,
125
— камышовый 79
— обыкновенный 27, 28, 31, 43,
48, 104, 108, 118, 124, 125
— ушастый 84

Олента (река) 27
Омуль 108
Осетр 23, 24, 46
— амурский 108
— озимый 46
— русский 40, 61, 67, 79
— сибирский 40, 61, 67, 79, 108
— яровой 46
Осетровые 12, 15, 24, 60, 61, 62, 78, 83
Осман 115
— памирский 38
Остролучка 117
Охотское море 10
— побережье 45

Паляя лудожная 37
— ямная 37
Палеониск 94
Палтус 21, 118, 119
— белокорый 11, 97
— стрелозубый 119, 128
— черный 11, 97
Памиро-Алай 114
Панамский перешеек 99
Параллелизм изменчивости 86
Пекин 12
Пелядь 23
Пескарь 31, 35, 56, 64, 110, 112, 113
— обыкновенный 64, 108
— туркестанский 35
— южный 35
Песчанка 120
Перкариня 122
Печора 45, 127
Пикша 118, 120
Пинагор 118
Плотнова 12, 18, 31, 35, 39, 47, 48, 49, 88, 108, 109, 111, 143
Подкаменщик 107, 109, 118, 119
Подуст 111, 124
Полиморфная структура вида 33
Полиморфный вид 34, 55
Политипичность 21, 33
— вида 49, 54
Полифилия 86
Поноя (река) 45
Понт 122
Понта-Каспий 69, 102, 109
Понтический бассейн 92
Популяция 13, 16, 22, 24, 67, 150
Прибалтика 47
Приморье 112
Проходная форма 40, 96
Прыгун 83
Псаммостенды 93
Пуголовка 122
Пузанок 122
Путассу 120

Расы географические 34
— сезонные 34
— экологические 37
Репродуктивная изоляция 18, 27
Рецепция 25
Рижский зал. 43, 71
Рипус 23
Рисовая рыбка 73
Риу-Негру (река) 100
Рогатка ледовитоморская 117
Ротан-головешка 116
Рыбец каспийский 32
— черноморский 32
Рыбинское водохранилище 103
Ряпушка 107

Сазан 21, 22, 36, 39, 48, 49, 80, 90, 110
Сайда 118
Сайка 97
Сайра 21
Салака 36, 39, 43, 71
— балтийская 36
Сарган 10, 11, 20, 64, 102
Сарганообразные 83
Сардина 21, 64
— иваси 12
Сахалин о. 45
Севан оз. 36, 39, 89
Северное море 37, 43, 97, 120
Северюга 23, 24, 61, 67
Седанка 40
Сезонная динамика 23, 24, 32
— форма 43, 45, 46, 47
Сельдевидные 80, 112
Сельдевые 12, 15, 20, 125
Сельдеобразные 12, 83, 84, 96
Сельдь 11, 21, 43, 97, 119, 122, 126
— атлантическая 70, 120
— беломорская 73
— бражниковская 122
— егорьевская 44
— каспийская 88, 122
— норвежская 36, 71
— океаническая 49, 118
— тихоокеанская 122
— черноморская 122
— шотландская 43
Семга 143
Сибирь Восточная 37, 44
— Западная 12
Сиг 13, 19, 23, 37, 38, 68, 70, 73, 89, 101, 105, 106, 127, 143, 144, 147
— балтийский 38
— обыкновенный 49
— сибирский 25
— чунозерский 74
Сиговые 107

- Сима 40
 Синец 8, 12, 101
 Скандинавия 35, 37
 Складчатость альпийская 12
 Скрещивание межвидовое 28
 — межродовое 28
 Скумбрия 102
 Соболь 143
 Солнечники 12
 Сом 11, 13, 29, 39, 87, 100, 101, 104, 110, 116, 123
 Сомовидные 82
 Спаровые 55
 Средиземное море 22, 101, 110
 Стерлядь 89, 101, 147
 Субфоссиальные подвиды см. Временные формы
 Судак 12, 104, 110, 122, 123, 124
 — морской 122
 Суэцкий канал 22
 Сырдарья 48, 114
- Таиланд 98
 Таймень 106
 Тексономические категории 11, 26, 28, 29
 Танганьика оз. 89, 99
 Тарима (река) 115
 Тибет 115
 Тигр (река) 125
 Тиляпия 17
 Тинда 46
 Толстолобик 55, 113
 Тонегава 22
 Треска 10, 21, 39, 49, 56, 102
 — арктическая 144
 — полярная 117
 — тихоокеанская 120
 — фиордовая 141
 Тресковые 20, 80, 119
 Трескообразные 83, 125
 Тресочка арктическая 117
 — полярная 68
 Триба 81
 Трофосистематика 26
 Тува 12
 Тугорослые формы 17
 Тумба оз. 13
 Тунец 55, 97
 — желтоперый 63
 Тюлька 88, 122
 Тянь-Шань 114
- Уддьяур оз. 38
 Удильщики 56
 Удыль оз. 65
 Уклейка 37, 111
 Уклея 48, 124
 Украина 12
 Умбра 110
- Усач 31, 100, 111
 — аральский 27, 47, 75
 — туркестанский 27, 75
 Фаунистический комплекс 27, 68, 70, 77, 78, 90, 100, 101, 102, 103, 104, 116, 122, 124, 128
- Фва оз. 13
 Феносистематика 26
 Филипины 13, 98
 Фиордовая форма 39
 Форель 23, 35, 41, 73, 89
 — радужная 40, 65
 — севанская 36, 38, 144
 — средиземноморская 35
 Формы аллотропические 13
 — домашние 22
 — симпатрические 13
 Фрезер (река) 145
- Хамса 88
 Харациновые 13, 100
 Хариус 11, 56, 127
 Хек 120
 Хнатус (huatus) 18, 33, 38, 106, 131
 Хорнаван оз. 38
 Хромосомы 21, 25, 41, 44, 45, 59, 60, 61, 62, 67, 76, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84
 Хромуля 116
 Хрящевые 95, 96
 Хуанхэ 114
- Цихлиды 13, 21, 30, 61, 80
 Чавыча 46
- Чебачок 29
 Черная рыба 102, 105
 Черное море 41, 49, 63, 111, 120, 121, 127, 143
 Чехонь 29, 80, 111
 Чоп 111
 Чу (река) 27, 36, 75
 Чукодянь урочище 12
- Шведская Лапландия 38
 Швеция 43
 Шемая 29, 111
 Шил 61, 144
 Шпрот 63, 120
 — балтийский 120
- Щиповка 108, 124
 Щука 12, 55, 56, 104, 108, 123, 124, 127
 — амурская 30
 — морская 118
 — обыкновенная 29, 108
 Щуковые 80
 Щукообразные 78, 83, 98

Экологические формы (эко-
формы) 34, 37, 38, 39, 40, 41, 43,
149
Экосистема 126, 127, 128, 146, 147
Эктогенез 131, 132
Элементарные популяции 34
Эндемичные виды 12, 13, 21
Эндемичные виды 12, 13, 21

Язь 108
Янцзыцзян 114
Япония 79
Японское море 12
Яркендаря 115
Яровая раса 45, 46, 47
Ясхан оз. 42
Яшлыкчуль оз. 38

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ОРГАНИЗМОВ

Abramidinae 28
Abramis 125
— ballerus 12
— brama 71, 113
— — orientalis 42
Abyssocottinae 109
Acanthalburnus 116
— microlepis 116
Acanthobrama 116
Acanthorhodeus 112
Acipenser 61
— baeri 40, 61, 67
— güldenstädti 40, 46, 61, 67
— nudiventris 61
— ruthenus 61
— schrencki 61
— stellatus 61, 67
Acipenseridae 60, 87, 123
Acipenseriformes 84
Agnatha 92, 93
Albula 12
Alburnoides taeniatus 49
Alburnus 123
— alburnus 37, 48, 113
Alosa sapidissima 22
Amia 123
Amiidae 123
Ammodytes 120
Amphiprion 11
Anguilliformes 84
Anoplopomatidae 119
Arctogadus borisovi 117
Argentinidae 82
Ariidae 82, 123
Aristichthys nobilis 24
Aspius 123
— aspius 113
Aspro 111
Astatoreochromis 30
— alluaudi 35
Atheresthes 119

Atherina mochon pontica n. cas-
pia 36
Barbinae 113, 114, 124, 125
Barbus brachycephalus 27, 47, 75
— capito conocephalus 27, 75
— czechuanensis 12
— yunnanensis 12
Bathylagidae 82
Belone belone acus 11
Beloniformes 84
Bentophilus stellatus 122
Birkenia 93
Blenniidae 121
Blicca 125
Boreogadus saida 68, 97, 101, 117
Bothriolepis 91
Brachymystax 107
Capoetobrama 116
— kuschakewitschi 116, 125
Carassius auratus 19
— — gibelio 48
— carassius 19, 43
— — morpha humilis
Caspialosa 12, 88, 121
— kessleri 122
— — isp. volgensis 122
Catostomidae 83
Catostomus 70
— catostomus 116
— — rostratus 63
Centrarchidae 85
Cephalaspida 93
Cichlidae 19, 27, 41, 43, 56, 62, 81,
89, 98
Chaenobryttus gulosus 28
Chalcalburnus chalcoides aralen-
sis 29
Chilogobio 112
Chondrostoma 123
— nasus 113

- Clupea harengus harengus* 36, 49, 52, 53, 97, 120
 — — *membras* 36, 39, 43, 70
 — — *pallasi* 119, 120
 — — *typ.* 70
Clupeidae 82
Clupeiformes 82, 84
Clupeonella 121, 122, 125
 — *delicatula* 122
Cobitidae 114, 124, 125
Cobitis 123
Comepharidae 109
Coregonus 13, 18, 70, 105
 — *albula* 23
 — *lavaretus* 18, 23, 38, 49, 50, 51, 68, 70, 74, 89, 106
 — — *pidschian* 25
 — — *typ.* 38
 — *muksun* 106
 — *nasus* 25
peled 23, 25
 — *tugun* 25
Cottidae 24, 117, 119, 124
Cottocomephorinae 109
Cottoidei 109, 124
Cottus 24, 109
 — *gobio* 21
 — *poecilopus* 21
Ctenopharyngodon 112
 — *idella* 22, 24
Culter 112
Cultrinae 28, 112, 113
Cyprinidae 81
Cypriniformes 84, 98
Cyprinodontiformes 85, 98
Cyprinodontoidae 98
Cyprinus 110
 — *carpio* 11, 21, 49, 90

Dallia pectoralis 102, 105
Dinichthys 92, 93
Discognathichthys 116
Dreissena 35
Drepanaspidae 93

Eleginus gracilis 68
Elopichthys 112
Engraulis 121
 — *encrasicholus* 121
 — *japonicus* 15, 73
Erythroculter 112
 — *erythropterus* 111, 113
 — *mongolicus* 113
Esociformes 80, 98
Esox 123
 — *lucius* 12, 29
 — *reicherti* 30

Gadiformes 84
Gadus morhua 10, 49, 52, 53
 — — *f. hiemalis* 10
 — — *morhua* 10, 120
 — — *macrocephalus* 10, 102, 119, 120
Galaxiiformes 80
Glyptosternum 116
Glyptothorax 116
Gnathopogon 112
Gasterosteus 18
 — *aculeatus* 44
Gobiidae 84, 85, 121, 122, 124
Gobio 123
Gobiobotia 112
Gobio gobio cynocephalus 64
 — — *gobio* 35
 — — *latus* 35
 — — *lepidolaemus* 35
 — *uranoscopus* 111
Gymnacanthus 119
Gymnocephalus 111
 — *cernua* 111

Haplochromis 12, 13, 20, 62, 128
 — *eucinostomus* 30
 — *intermedius* 30
 — *prodromus* 30
 — *sauvagei* 30
Haplotilapia 30
Hemibarbus 31, 112
 — *labeo* 29, 113
 — *maculatus* 29, 113
Hemiculter 112
 — *eigenmanni* 31
 — *leucisculus* 31, 113
Hexagrammidae 119
Hippoglossus hippoglossus 11, 97
 — — *stenolepis* 119
Hucho 107
Huso 61, 110
 — *dauricus* 61
 — *huso* 61
Hypophthalmichthys 112
 — *molitrix* 24, 55, 113

Icelus 119

Kareius bicoloratus 104

Labridae 121
Ladislavia 112, 116
Lepidocottus 124
Lepidomeda 81
Lepidosiren 83
 — *paradoxa* 83
Lepisosteus 123
Lepomis auratus 28
 — *macrochirus* 28
 — *microlophus* 28
Leptagonus decagonus 28
Leuciscinae 28, 115

- Leuciscus 123
 Limanda 119
 — yokahamae 104
 Limnocottus kozovi 109
 Liopsetta glacialis 97, 117
 Liparidae 117
 Liparis 117
 Lophiiformes 82
 Lota lota 105
 Lotella 125
 Lucioperca zaisanicus 123
 Lumpenus fobricii
 Lutjanus synagris 62
 Lycodinae 121

 Macropleurodus bicolor 30
 Mallotus villosus 97
 Meda 81
 Megalobrama 112
 — terminalis 112
 Melanoides tuberculata 35
 Melanonus 125
 Merluccius 125
 — merluccius 120
 Mesocottus haitej 109
 Micromesistius
 — poutassou 120
 Micropterus salmoides 28
 Misgurnus 110
 Molva 118
 Mormyriiformes 83, 98
 Mylopharyngodon piceus 113
 Myoxocephalus 18, 24, 119
 — quadricornis 97, 117

 Nemachilinae 114, 115
 Nemachilus 116, 123
 — angorae 116
 — barbatulus 107
 — cristatus 116
 kessleri 116
 malapterurus 116
 — merga 116
 — sargadensis 116
 — strauschi 36, 114
 Neocorotodus 83
 Neogobius melanostomus 122

 Odontogadus merlangus 120
 Oncorhynchus 19, 24, 40, 105
 — keta 45
 — masu 40
 — nerka 17, 31, 40, 79
 — tschawytscha 46
 Onobrosomus 125
 Opsariichthys 56, 112
 Oreoleuciscus 115, 125
 Oryzias latipes 73
 Osmeridae 80, 82
 Osmerus 105

 Osteoglossoidei 98
 Osteolepiformes 94

 Paleoesocidae 123
 Paleogadus 125
 Parabramis 112
 — pekinensis 112, 113
 Paraleucogobio 112
 Parasilurus 29, 110
 Pelamis 121
 Pelecus cultratus 29, 111, 113
 Perca 18
 — fluviatilis 12, 18, 27, 43, 52, 53
 — schrenki 18, 27, 115
 Percarina demidoffi 122
 Percottus glehni 116
 Percidae 18, 122, 123, 124
 Perciformes 82, 84
 Periophthalmidae 84
 Petromyzoniformes 80
 Phoxinus 107
 — phoxinus 31
 — percunrus 31
 Plagiognathops 112
 Plagopterini 81
 Plagopterus 81
 Platichthys 119
 — flesus 15, 39, 74
 Platycephalus 102
 Pleurocanthodii 94
 Pleuronectes 119
 Pleuronectiformes 84
 Poecilidae 98
 Polyodontidae 123
 Pomacentrus 11
 Protopterus 83
 Psammosteidae 93
 Pseudobagrus auranticus 79
 Pseudogobio 112, 113
 — rivularis 29
 Pseudorasbora 112
 — parva 29
 Pseudoscaphirhynchus kaufmanni 87
 Pseudosciaena polyactis 102
 Pungitius platygaster 111

 Raja 121
 Reinhardtius hippoglossoides 11, 97
 — — matsuurae 119
 Rhodeus 20, 110
 — sericeus 11, 90
 Rostrogobio 112
 Rothe 113, 125
 Rutilus 20, 111, 123
 — frisii 18, 32, 88
 — — kutum 32
 — rutilus 18, 35, 39, 47, 49, 52, 53, 88

- — aralensis 29
- — caspicus 35
- Salangidae 82
- Salmo 18, 40, 105
 - gairdneri 23, 40, 73
 - irrideus 40
 - ischchan 36, 38, 89
 - — danilewskii 44
 - — issykogegarkuni 36
 - mykiss 40
 - panshinensis 40
 - salar 41, 42, 46, 50, 51, 79
 - trutta 23, 40, 46, 50, 51
 - — caspius 46, 89
 - — macrostigma
- Salvelinus 13, 70, 105
 - alpinus 49, 106
 - lepechini 37
 - — infras. profundicola 37
- Sarcochilichthys 112
- Sardina pilchardus 121
- Sardinella 125
- Sardinops sagax melanosticta 12
- Saurogobio 112
- Scaphirhynchinae
- Schizopygopsis stoliczkai 38
- Schizothoracinae 114
- Schizothorax argentatus 114
 - intermedius 115
 - pseudaksaiensis 114, 115
- Scomber 121
- Scopeliformes 82, 84
- Serranidae 123, 124
- Silurus 29, 110, 123
 - glanis 29
 - soldatovi 11
- Siniperca 112
 - chua—tsi 55
- Sisor rhabdophorus 87
- Sisoridae 87
- Sprattus 125
 - sprattus 63, 120
- Squalobarbus 112
- Stenodus 105
- Stizostedion 110, 123
 - lucioperca 12
 - marina 122
- Thelodonti 92
- Theragra chalcogramma 102
- Thunnus albacares 63
 - thynnus 97
- Thymallus 107
 - thymallus 11
- Tilapia 17, 24, 28, 30, 80
 - esculenta 17
 - leucosticta 27
 - macrochir 32
 - melanopleura 27
 - mosambica 22, 65
 - spilurus 27, 29
 - variabilis
 - zilli 27
- Tinca
- Titanichthys 92
- Trachurus 121
- Trichomycteridae 100
- Trigla 121

- Umbra 110
- Umbridae 98

- Varicorhinus 116
- Vimba 125
 - vimba persa 32
 - — tenella 32
- Vinciguerria 125

- Xenocypris 112
 - macrolepis 113
- Xiphias gladius 97

- Zeus 12

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абдулаев М. А. 39
Алиев Д. С. 42
Алтухов Ю. П. 24, 57, 142
Алявдина Л. А. 47
Амирханов Г. А. 24
Андряшев А. П. 117, 118
Анохин П. К. 58, 59, 140
Анохина Л. Е. 39, 43
Антонов А. С. 83, 84
Алекин В. С. 24
Ассман А. В. 24
- Барач Г. П. 41
Белозерский А. Н. 83
Бельмаков В. С. 15
Берг Л. С. 6, 11, 18, 21, 33, 35, 45, 46, 73, 98, 101, 121, 123
Берлянд Т. Б. 32
Борисов В. М. 43, 48
Боровик Е. А. 65
Боруцкий Е. В. 55, 145
Бурмакин Е. В. 36
Быков Н. Е. 36
- Вавилов Н. И. 6, 33, 71
Васильев В. П. 37, 77, 78, 81, 82, 84
Васнецов В. В. 6, 14, 15, 43, 56, 87, 114, 124, 140
Веригин Б. В. 55
Веригина И. А. 37
Владимиров В. И. 64
- Гавлена Ф. К. 122
Гараев Р. А. 36
Гербильский Н. Л. 143
Гладков Н. А. 39
Головинская К. А. 28
Горюнова А. И. 43, 49
Григо Л. Д. 45
Григораш В. А. 39, 64
Гусев А. В. 31, 104
- Дадикиян М. Г. 38
Данильченко В. П. 12, 92
Данильченко П. Г. 125
Дарвин Ч. 57, 58, 59, 71, 86, 89, 139
Державин А. Н. 41, 89, 143
Дорофеева Е. А. 21, 39, 45
Дрягин П. А. 18
Дубинин Н. П. 59, 89
Дылис Н. В. 126
- Ермохин В. Я. 73, 74
- Житков Б. М. 6, 7, 43, 55, 57
Жуков В. В. 25
- Завадский К. М. 132
Замбриборщ Ф. С. 49
- Иванов В. Н. 21
Иванова З. А. 24
Иванова М. Н. 104
Иоганзен Б. Г. 22
Ипатов В. Вг. 24
- Казанцева А. А. 92, 94
Калабухов Н. И. 59, 60
Кальвин М. 90
Каневская Н. К. 61, 68, 69, 71, 77
Карпевич А. Ф. 37
Кашкаров Д. Н. 6, 56, 58, 87, 140
Кирпичников В. С. 84, 85
Кирсипуу А. И. 79
Кларо Р. М. 62
Комаров В. Л. 33
Коновалов С. М. 31
Коровин В. П. 58
Костин И. А. 114
Кошелев Б. В. 111
Крепс Е. М. 59
Крохин Е. М. 17, 40, 56
Крыжановский О. Л. 100

Крыжановский С. Г. 6, 7, 11, 13,
20, 26, 28, 31, 34, 86, 133, 140
Куликова Н. И. 23, 45

Лапин Ю. Е. 15, 73, 143
Лебедев В. Д. 12, 47, 110, 123
Лебедев Н. В. 34, 144
Ленин В. И. 130, 140
Леоненко Е. П. 23
Лиманский В. В. 23
Линдберг Г. У. 89, 91, 95, 123
Линсли Э. 48
Литвинова Н. Н. 23
Логачев Е. Д. 56
Лужин Б. П. 36
Лукин А. В. 75
Лукьяненко В. И. 25, 80
Лягина Т. Н. 39, 48
Ляхнович В. П. 23

Маилян Р. А. 36
Майр Э. 18, 48, 131
Макфедьен Э. 126
Марк-Курик Э. Ю. 93
Маркс К. 133, 139, 140
Медников Б. М. 26, 29, 82, 83, 84
Мейен В. А. 62
Мина М. В. 27, 28
Митанс А. Р. 41
Мичурин И. В. 56
Михеев П. В. 63
Моисеев П. А. 40, 120
Муромцева А. В. 79

Никаноров Ю. И. 37
Никольская Н. Г. 67
Никольский Г. В. 7, 8, 14, 16, 27,
29, 41, 43, 48, 49, 55, 61, 62, 63, 64,
65, 66, 67, 68, 69, 70, 72, 77, 78,
81, 82, 84, 90, 95, 100, 101, 104,
105, 113, 114, 116, 117, 118, 123,
124, 125, 133, 140, 142
Николюкин Н. И. 26, 27, 74
Новиков Г. Г. 24

Обручев Д. В. 93
Овен Л. С. 63
Одум Ю. 126
Оно С. 89, 90, 91
Остроумова И. Н. 23

Паавер К. Л. 47
Паракецов И. А. 119
Персов Г. М. 66
Пикулева В. А. 64
Поликар А. 60
Поляков Г. Д. 54, 64, 67, 74
Попов А. В. 38
Попов Л. С. 83, 84
Попова О. А. 31, 104

Правдин И. Ф. 18, 38
Протасов В. Р. 25
Пузанов И. И. 100, 131

Радаков Д. В. 95, 117, 118
Рассел Б. 140
Решетников Ю. С. 24, 37, 62, 68,
106, 147
Рулье К. Ф. 5, 6
Рыжова Л. Н. 23
Рябов И. Н. 74

Савваитова К. А. 13, 37, 40, 73,
106, 147
Световидов А. Н. 20, 121
Северцов Н. А. 5, 6, 100, 139
Северцов С. А. 14
Семененко Л. И. 68
Семенов К. И. 62
Семенов-Тянь-Шанский А. П. 5, 54,
139
Сенкевич Н. К. 23
Сергеева А. И. 39, 48
Серебрякова Е. В. 79
Сеченов И. М. 16, 32
Смирнов А. И. 63
Смирнов А. Ф. 37
Смолей А. И. 44
Соин С. Г. 44
Соколовская А. П. 78
Соловкина Л. Н. 101
Сорвачев К. Ф. 25
Спановская В. Д. 39
Спирин А. С. 60
Старобогатов Я. И. 100
Степаненко А. В. 15
Стрелкова О. С. 78
Сукачев В. Н. 126
Сытина Л. А. 63, 67
Сычевская Е. К. 94, 95, 98

Талиев Д. Н. 109
Тарашук В. И. 12
Татарко К. И. 73
Тимирязев К. А. 131
Тлеуов Р. Т. 48
Тряпицына Л. Н. 68, 69
Тугарина П. Я. 23
Турпаева Е. П. 104

Уоддингтон К. 57, 90, 130, 132

Фортулатов М. А. 39
Фортулатова К. Р. 31, 104

Хакбердыев Б. 39

Цепкин Е. А. 47, 94, 95

Чарграфф Э. 7, 129
Чепурнов А. В. 70, 71
Черненко Е. В. 41, 79
Чинарина А. Д. 25
Чугунова Н. И. 60

Шапошникова Г. Х. 38, 89
Шарипов К. О. 41
Шатуновский М. И. 15, 39, 74
Шилин Ю. А. 63

Aikava H. T. 15, 74
Alderdice D. F. 15
Ali N. Y. 73
Atkin N. B. 82

Țănapărescu P. 111
Blaxter J. H. S. 37
Boșcaiu N. 111
Briggs J. C. 98, 99

Chen F. J. 24, 80
Chepurnov A. V. 36
Cohen D. M. 95, 96, 97, 98
Corbet S. A. 13, 80

Demir N. 64, 66
Donaldson L. R. 147
Dunbar M. I. 54

Ebeling A. W. 82
Ekman S. 22

Foerster R. E. 40, 41
Fonds M. 15
Fryer G. 17, 20, 27, 30, 32, 35, 128

Gabriel M. L. 15
Garside E. T. 15, 73
Green J. 13, 80
Greenwood P. H. 13, 30, 128
Groove B. N. 13

Haen P. J. 24
Hatanaka M. 103
Hester E. F. 28
Hinegardner R. 60, 78, 81, 83
Hubbs C. 26
Iles T. D. 17, 20, 27, 32, 35, 128

Kirsipuu A. 23
Knöppel H. A. 31
Koichi 79
Kosaka M. 103

Lehner C. E. 101, 102
Lin H. T. 12

Шилов В. И. 46
Шихшабеков М. М. 39
Шкорбатов Г. Л. 23, 85
Шмидт П. Ю. 98

Элтон Ч. 15
Энгельс Ф. 139, 140, 141

Юдин К. А. 19
Юзингер Р. 48

Яковлев В. Н. 106, 123, 124

Lindsey C. C. 15, 73
Lowe—McConnell R. H. 85, 89, 98

Markert J. R. 24
Marshall N. B. 95
Miller R. R. 81
Moller D. 39
Myers G. S. 98

Nakamura M. 20
Nikolsky G. V. 36
Nyman L. 24

Pedersen R. A. 78, 83
Roberts E. 24
Roberts F. L. 79
Roberts T. R. 13, 100
Romer A. S. 93
Rosen D. E. 60, 78, 81, 83
Rosenthal H. 15
Ruud G. 39

Sato Y. 103
Setzer P. Y. 82
Shatunovsky M. I. 36
Sim B. K. 24
Smith H. M. 98
Southward A. J. 64, 66
Starwach J. 21
Svårdson G. 13, 37, 38, 44
Swarup H. 76

Täning A. V. 15, 35, 73
Teilhard de Chardin P. 132
Thomson D. A. 101, 102
Trewavas E. 13, 80
Tsuyuki H. 24

Uyeno T. 79, 81

Vanstone W. E. 24

Westin L. 24
Woodruff D. S. 28

Zijlstra J. J. 43, 44

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редактора	3
Предисловие автора	5
Понятие вида в ихтиологии	10
Критерии вида	18
Структура вида	32
Закономерности изменчивости рыб	54
Процесс видообразования и закономерности филогенеза у рыб	85
Видовой состав современной ихтиофауны	95
Структура фаун и закономерности формирования фаунистических комплексов	100
Пресноводные фаунистические комплексы	105
Морские фаунистические комплексы	117
Формирование фаунистических комплексов	122
Связь структуры вида с экосистемой, в которую он входит	126
Методологические основы проблемы вида, изменчивости и исторического развития рыб	129
Значение исследований внутривидовой структуры и закономерностей изменчивости рыб для построения научных основ рационального рыбного хозяйства	141
Заключение	148
Послесловие	152
Список использованной литературы	156
Предметный указатель	170
Указатель латинских названий рыб	176
Именной указатель	180

Георгий Васильевич Никольский

**СТРУКТУРА ВИДА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИЗМЕНЧИВОСТИ РЫБ**

Редактор Е. П. Яковлева
Художник А. М. Савелов
Художественный редактор В. В. Водзинский
Технический редактор Л. И. Кувыркина
Корректор Г. Л. Плигина
ИБ № 1156

Сдано в набор 15.08.79. Подписано в печать 17.12.79.
Т—22816. Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская
№ 1. Литературная гарнитура. Высокая печать
Объем 11,5 печ. л. Усл. печ. л. 11,5 Уч.-изд. л. 12,45
Тираж 1600 экз. Заказ 651. Цена 1 р. 90 к.

Издательство «Пищевая промышленность», 113035,
Москва, М-35, 1-й Кадашевский пер., д. 12.

Московская типография № 6 Союзполиграфпрома
при Государственном комитете СССР по делам
издательств, полиграфии и книжной торговли,
109088, Москва, Ж-88, Южнопортовая ул., 24.