

ИХТИОФАУНА АРКТИКИ И ЕЕ СПЕЦИФИКА

© 2024 г. Ю. С. Решетников*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

*e-mail: ysreshetnikov@gmail.com

Поступила в редакцию 17.12.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 20.12.2023 г.

Проведена ревизия морской и пресноводной ихтиофауны Арктики. По новым данным, ихтиофауна Арктики представлена 4 классами, 33 отрядами, 103 семействами, 251 родом и 479 видами круглоротых и рыб (или около 1% от мировой фауны), из которых настоящими арктическими видами являются 214 видов или 45% от числа видов в Арктике. Для рыб Арктики характерны полиморфизм и эврифагия, которые связаны с изменчивой и невысокой кормовой базой северных водоемов. В ихтиофауне Арктики хорошо представлены таксоны с широкой адаптивной радиацией (роды *Coregonus*, *Salvelinus*, *Lycodes* и др.) и виды со сложной внутривидовой структурой типа надвида (superspecies) или вида-комплекса. Другая характерная черта Арктики – невысокий эндемизм ихтиофауны на уровне семейств (5%), родов (2%) и видов (10%). Обсуждаются возможные пути расселения сиговых и шуковых по водоемам Севера.

Ключевые слова: морские и пресноводные рыбы, эндемизм, пути эволюции

DOI: 10.31857/S0042132424020104, **EDN:** RGRELQ

ВВЕДЕНИЕ

Прежде всего необходимо составить полный список видов рыб, которые встречаются в Арктике. Этим обычно занимаются систематики или специалисты по региональным фаунам. Среди систематиков всегда имеются систематики-дробители и систематики-объединители: первые разделяют сложные виды на самостоятельные видовые единицы, вторые придерживаются идеи, что все внутривидовое разнообразие форм сводится в один полиморфный, или сложный (комплексный), вид. Деление систематиков на дробителей и объединителей существовало всегда, и периоды дробления чередовались с периодами объединения (Майр, 1971; Дорофеева и др., 1980; Савваитова, 1989; Мина, 1986, 2010; Мина и др., 2006; Walters, 1955; Himberg, 1970; Nikolsky, Reshetnikov, 1970). Очевидно, в систематике рыб сейчас наблюдается очередной период дробления, особенно в связи с приходом в систематику генетиков и биохимиков (Богущая, Насека, 2004; Kottelat, 1997; Kottelat, Freyhof, 2007). Если раньше дробление на разные виды обычно производили без специального теоретического обоснования, то теперь, по утверждению дробителей, они делают это в соответствии с требованиями используемой ими концепции вида, однако это лишь подтверждает субъективность такой точки зрения. В результате

такого дробления получается, что только в Европе вместо 3–5 прежних видов сигов теперь обитает 59 видов сиговых рыб, причем полиморфный вид *C. lavaretus* разбивается на 44 вида, а в каждом европейском озере обитает свой вид сигов (Kottelat, Freyhof, 2007). Аналогичная ситуация с гольцами рода *Salvelinus* (32 вида) и рыбами рода *Salmo* (28 видов в водоемах Европы). Если речь идет о видах, то необходимо, чтобы они были действительно диагностируемыми, чтобы не только таксономист, специально занимающийся данной группой рыб, а любой грамотный ихтиолог мог установить видовую принадлежность особей. Иначе выделение видов превращается в самоцель, а классификация становится бесполезной.

В данной работе принимается макросистематика рыб, которая признается ведущими ихтиологами России и всего мира, она изложена в нашем Словаре (Решетников, Котляр, 2022). По ихтиофауне Арктики опубликованы списки морских (Андрияшев, Чернова, 1994) и пресноводных рыб (Черешнев, 1996), однако эти авторы трактуют арктические воды очень широко, поэтому некоторые виды рыб в их списках не достигают истинно арктических вод, или их можно трактовать как редких визитеров.

Кроме того, в оба списка включены все виды рыб, которые встречались в оконтуриваемых

ими районах, поэтому в морском списке много пресноводных рыб (омуль), которые выходят в опресненные районы моря, и наоборот, в пресноводном списке есть типично морские виды, которые заходят лишь в устья рек (речная камбала). Поэтому нами прежде всего были составлены списки пресноводных (живут и размножаются в пресной воде, некоторые временами заходят в прибрежные опресненные воды – обыкновенный ерш) и морских рыб (живут и размножаются в морских, океанических водах, лишь некоторые встречаются в устьях рек – камбалы) (Решетников, 2007).

АНАЛИЗ ИХТИОФАУНЫ

В последние годы возрастает интерес к Арктике, поэтому представляется необходимым подвести итоги наших исследований рыб Арктики. Обычно в Арктике выделяют Высокую Арктику (Северный ледовитый океан, его острова и самый край материкового побережья), Низкую, или просто Арктику (зона тундры и вечной мерзлоты) и Субарктику (начало лесной зоны). В данной статье в понятие Арктика включены все три зоны.

Ихтиофауна Арктики в этом аспекте представляет особый интерес, так как рыбы входят в число групп, наиболее успешно освоивших высокоширотную среду, наряду с птицами, насекомыми, паукообразными и др. Общее видовое богатство арктической биоты (за исключением бактерий, вирусов и простейших) достигает 20 тыс. видов, из которых на долю животных приходится 1% (Чернов, 1999).

По нашим данным, современная ихтиофауна Арктики представлена 4 классами, 33 отрядами,

103 семействами, 251 родом и 479 видами круглоротых и рыб, из которых настоящие арктические виды – 214 видов, или 44.6% от общего числа видов в Арктике (табл. 1).

Доля арктических видов (51%) у пресноводных рыб выше, чем у морских. Из всех позвоночных животных (71050 видов) в Арктике встречается 801 вид, или 1.1% от их мировой фауны. Эти пропорции по чисто арктическим видам можно сопоставить с таковыми у млекопитающих (20 видов, или 26.6%), птиц (74 вида, или 30.8%) и двукрылых насекомых (21%) (Шварц, 1963; Кишинский, 1974; Чернов, 1999). Рептилии практически не встречаются в Арктике, лишь немногие из них достигают Субарктики. Амфибии также плохо адаптированы к жизни в полярных условиях, но некоторые из них часто встречаются в лесной тундре и южнее – это три вида лягушек рода *Rana* и одна саламандрелла *Salamandrella*, все они отмечены в субарктической зоне (Шварц, 1963).

Из 801 вида позвоночных Арктики к чисто арктическим видам можно отнести лишь 308, или 38.4%. Для сравнения отметим, что доля арктических видов невысока также среди сосудистых растений (18%), среди мхов и лишайников (не более 6%). Таким образом, рыбы в этом плане относятся к наиболее продвинутому таксонам в водоемах Арктики (табл. 1).

Для многих арктических видов характерно циркумполярное распространение. Среди рыб это наиболее ярко проявляется у арктического гольца *S. alpinus* (рис. 1), обыкновенного сига *C. lavaretus*, нельмы *Stenodus leucichthys*, обыкновенной щуки *Esox lucius*, обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*, налима *Lota lota* и четырехрогатого бычка-рогатки *Triglopsis quadricornis*.

Таблица 1. Видовое богатство позвоночных в Арктике

Группа животных	Кол-во видов в мире	Кол-во видов в Арктике	Доля в мировой фауне, %	Истинно арктические виды, n	Их доля в арктической фауне, %
Мухни	80	1	1.2	0	0
Petromyzontida	50	6	12.0	0	0
Chondrichthys	1 057	26	2.5	2	7.7
Actinopterygii	34 255	446	1.3	212	47.5
Sarcopterygii	8	0	0	0	0
Кругл. + Рыбы	35 450	479	1.3	214	44.6
Amphibia	5 500	4	0.03	0	0
Reptilia	16 400	3	0.02	0	0
Aves	9 050	240	2.7	74	30.8
Mammalia	4 650	75	1.6	20	26.6
ВСЕ	71 050	801	1.1	308	38.4

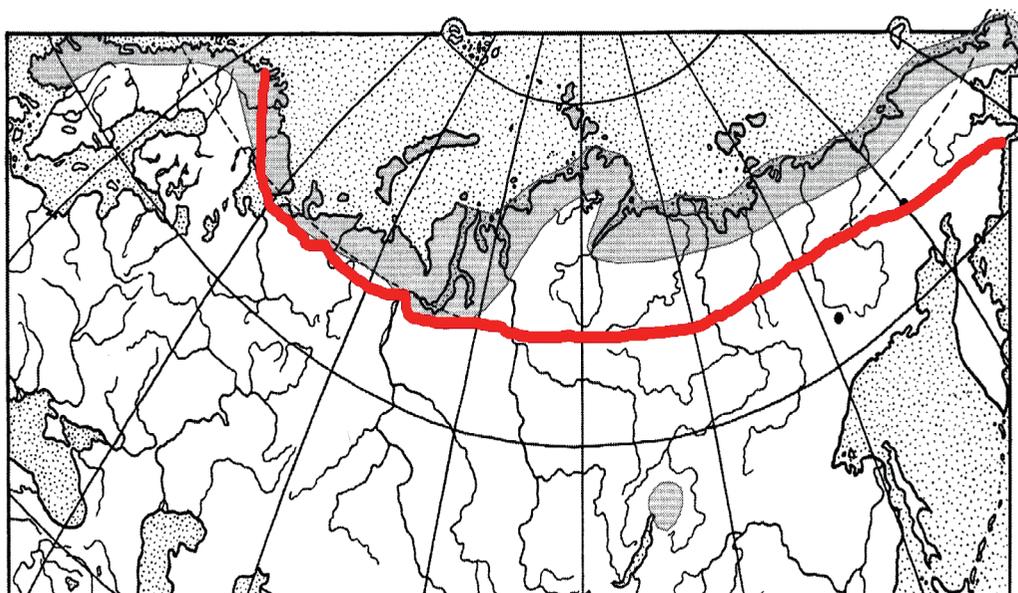


Рис. 1. Пример распространения (окрашено серым) арктического гольца в водоемах Евразии. Толстой красной линией показана южная граница Арктики.

Широкий ареал от р. Печора или даже Англии (включая английский вид *C. pollan*) через всю Сибирь до Северной Америки имеет арктический омуль *C. autumnalis*, в Сибири и Америке живут сибирская ряпушка *C. sardinella* и сибирский хариус *Thymallus arcticus*. Из морских рыб около 20 видов из разных семейств имеют циркумполярный ареал. Подобные циркумполярные ареалы в Арктике характерны для птиц, на-

секомых и других групп животных (Шварц, 1963; Кишинский, 1974; Чернов, 1999).

В статье принимается следующее разделение видов рыб по их ареалам (табл. 2):

I – арктический вид, постоянно живущий и размножающийся в арктических водах, практически весь ареал или его большая часть находится в Арктике; например далии рода *Dallia* – типичные представители арктического пресноводно-

Таблица 2. Таксономическая структура арктической ихтиофауны (по числу видов)

Отряд	Категория видов					Кол-во видов в Арктике	Доля в своем отряде, %
	I	II	III	IV	V		
Scorpaeniformes	26	11	64	0	1	102	5.0
Perciformes	19	2	3	40	0	64	0.5
Salmoniformes	20	10	11	11	9	61	72.6
Gadiformes	6	2	26	4	2	40	6.5
Cypriniformes	0	0	3	27	0	30	0.6
Pleuronectiformes	1	0	0	26	0	27	3.0
Osmeriformes	0	1	5	4	7	17	38.6
Lophiiformes	0	0	0	3	11	14	3.8
Stomiiformes	0	0	2	1	10	13	3.3
Rayiformes	1	0	9	1	0	11	7.8
Aulopiformes	0	0	0	0	7	7	2.4
Myctophiformes	0	0	4	2	1	7	2.7
Gasterosteiformes	0	0	5	1	0	6	1.8
Прочие отряды	4	2	10	17	47	80	3.6
Все	77	28	142	137	95	479	1.5

го фаунистического комплекса (Никольский, 1947);

II – арктобореальный вид, распространенный и в арктических, и в бореальных водах, но все же значительная часть ареала принадлежит Арктике; например сибирский хариус *Themallus arcticus* (Pallas, 1776) – представитель бореально-предгорного комплекса;

III – бореальный вид, характерный для бореальных вод, и лишь малая часть его ареала относится к Арктике; например *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) – представитель бореально-предгорного комплекса, плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758) – представитель бореального равнинного комплекса;

IV – южно-бореальный вид; например лещ *Abramis brama* (L., 1758) – представитель понтического пресноводного комплекса;

V – случайный вид для Арктики; например морская минога *Petromyzon marinus* L., 1758 – проходной вид, большая часть ареала относится к Центральной и Южной Европе, но временами она доходит до побережья Мурмана (Атлас пресноводных рыб, 2002).

Из всех рыб по числу видов наиболее полно представлены отряды Скорпенообразные (102 вида), Окунеобразные (64), Лососеобразные (61), Трескообразные (40) и Карпообразные (30). Причем у некоторых из них наибольшее число видов живет именно в Арктике, это Лососеобразные (61 вид, или 72.6%) и Корюшкообразные (17 видов, или 38.6%). Несомненно, что лососевые и сиговые рыбы, которые сегодня живут в Арктике, являются важнейшей составляющей рыбной части сообщества и доминантными видами в пресноводных арктических экосистемах, заменяя здесь карповых рыб. Морская ихтиофауна Арктики представлена 4 классами, 28 отрядами, 89 семействами и 354 видами.

Современная пресноводная ихтиофауна Арктики представлена всего 116 видами рыб из 2 классов, 11 отрядов, 20 семейств и 50 родов. При этом чисто арктические виды (арктические и арктобореальные) составляют всего 40.5% от общего числа видов, а больше половины видов в Арктике – рыбы южного происхождения (это много больше, чем в морской фауне). Анализ по семействам показывает, что среди пресноводных рыб Арктики наиболее полно представлены в ее составе дальиевые (100% от всего семейства), лососевые (64%), сиговые (57%), хариусовые (50%) рыбы; именно эти виды определяют облик пресноводной ихтиофауны Арктики.

Известно, что в Заполярных районах резко выражена ведущая роль тепла (температура воды), а тепло в Арктику поступает вместе с

речным стоком, обычно с юга. Существенное влияние оказывает и теплый Гольфстрим, поэтому ихтиофауна Европейской части и Восточной Америки много богаче видами, чем ихтиофауна Чукотки и Аляски. Кроме того, по мере продвижения от Европы к Сибири возрастает доля чисто арктических видов – это хорошо прослеживается в направлении Европа → Сибирь → Чукотка и Аляска. На Чукотке доля чисто арктических видов рыб наибольшая. Только на Чукотке и Аляске встречается типично арктическое семейство Дальиевых (Dalliiidae), представленное одним родом. Отметим, что ихтиофауна Чукотки имеет много общих черт с таковой Аляски, на этом основании нами был выделен Берингский округ, границы которого по северу простираются от Чаунской губы на западе до моря Бофорта на востоке (Решетников, 1979, 1980). По азиатскому побережью его южная граница проходит между рр. Пенжина и Анадырь, по американскому – между рр. Юкон и Суситна. Во времена Берингии обмен рыбами между Азией и Америкой происходил постоянно.

Отметим, что веерное, или букетное, видообразование характерно для многих групп азиатских животных, попавших в Северную Америку. Из рыб можно привести примеры образования новых видов у щук рода *Esox* и судаков рода *Sander* (Сычевская, 1976, 1979; Collette, Bănărescu, 1977). Большинство современных видов щук живет в Северной Америке – *E. americanus*, *E. lucius*, *E. masquinongy*, *E. niger*, а в Азии – всего 2 вида – *E. lucius* и *E. reicherti* (рис. 2), но все американские виды происходят от исходного вида *E. lucius*, а сам род *Esox* ведет свое происхождение из водоемов Азии от амурского вида *E. reicherti* (Сычевская, 1976). Аналогичная ситуация и с судаками: попав в неогене на американский континент, вид *Sander lucioperca* дал начало двум новым видам – *S. canadense* и *S. vitreum*, которые эволюционировали до уровня нового подрода *Stizostedion*. Схожая картина получается с другими окуневыми рыбами, которые ведут свое происхождение из Европы, где в кайнозой от полупроходных серрановых произошел предок семейства Окуневых Percidae.

Представители этого семейства, попав в третичном периоде в Америку, дали начало новой группе Этеостомовых рыб: род *Ammocrypta* имеет 7 видов, род *Percina* – 38 и род *Etheostoma* – 101 вид. Вероятные связи между рыбами Америки и Сибири обсуждались нами неоднократно (Решетников, 1979, 1980, 2010).

Многие данные свидетельствуют о том, что в палеогене существовала единая зоогеографическая область (Амфицифика или Берингия), которая в виде сухопутного моста соединяла

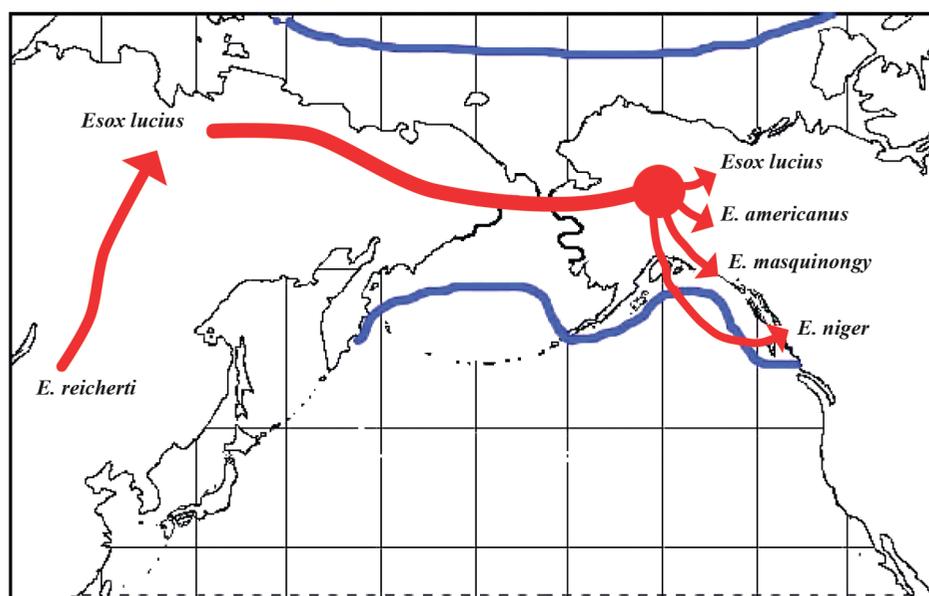


Рис. 2. Проникновение щуки в водоемы Северной Америки во времена Берингии (толстой синей линией показаны границы суши) с образованием там букета новых видов.

Северную Азию и западную часть Северной Америки. Это подтверждают и находки эоценового *Eosalmo*, сочетающего признаки семейств Salmonidae и Thymallidae, распространенного по западному и по восточному побережьям Тихого океана. Такое же амфибореальное распространение имели в те времена пресноводные рыбы из семейств Hiodontidae и Catostomidae, сельди рода *Knightia*, амиевые рода *Amia* и длиннотелые щуки рода *Esox* (Сычевская, 1976, 1979; Хопкинс, 1976; Wilson, 1977, 1980). О существовании сухопутной связи между Америкой и Азией свидетельствует распространение и меловой фауны динозавров, и фауны млекопитающих в период от позднего палеоцена до начала олигоцена (Флеров и др., 1974).

Путь адаптивной радиации (многообразие форм) более характерен для Арктики на уровне как видов, так и внутривидовых форм. В ихтиофауне Арктики хорошо представлены таксоны с широкой адаптивной радиацией (роды и др.) и виды со сложной внутривидовой струк-

турой типа надвида (superspecies) или вида-комплекса. Путь адаптивной радиации означает увеличение числа рыб как на видовом, так и на внутривидовом уровнях. Фактически это многообразие форм в энергетическом отношении эквивалентно самостоятельным видам. Поэтому сиговые и частично лососевые выполняют роль карповых рыб в водоемах умеренных широт. По спектру питания они все эврифаги, хотя в некоторых группах велика роль и хищного питания.

Отметим наиболее яркие отличительные черты ихтиофауны Арктики — полиморфизм и эврифагию.

Эврифагия связана с изменчивой и невысокой кормовой базой водоемов (низкие показатели первичной продукции, зоопланктона и бентоса). По типу питания (табл. 3) среди рыб в Арктике преобладают бентофаги (44–45%) и эврифаги (28–30%), мало типичных зоопланктофагов (14–15%) и хищников (9–10%), практически совсем нет детритофагов (0–5%).

Таблица 3. Соотношение пресноводных и сиговых видов рыб с различным трофическим статусом в Арктике (% от количества видов)

Группы рыб	Детритофаги	Бентофаги	Зоопланктофаги	Эврифаги	Хищные рыбы
Сиговые	0	45	15	30	10
Все рыбы	5	44	14	28	9

Для многих рыб характерен полиморфизм с образованием видов-комплексов и эврифагия в питании, мало узкоспециализированных рыб по линии питания. Разнообразные и внутривидовые формы, и группировки у сиговых, лососевых и хариусовых рыб расходятся по спектрам питания. Так, у обыкновенного сига в водоемах Европы отмечаются три формы: малотычинковая (20–30 тычинок), среднетычинковая (30–45) и многотычинковая (40–60 тычинок). Первые чаще питаются бентосом, вторые имеют смешанный характер питания из бентоса и планктона, третьи – с преимущественным планктонным типом питания. Первые две формы широко представлены в водоемах Арктики, третья встречается южнее и очень редка в Арктике. Если две формы живут вместе в одном водоеме, то расхождение по спектрам питания и по занимаемым биотопам проявляется еще сильнее.

К типичным бентофагам из сиговых рыб относятся чир, все вальки и американский сиг. Одновременно зоопланктоном и бентосом питаются пелядь, сибирская ряпушка и тугун. К типичным хищникам относятся нельма, белорыбица и частично омуль. Северные горные озера часто населены единственным видом – арктическим голецом, который часто представлен 2–3 формами: мелкий голец живет в толще озера и питается преимущественно зоопланктоном, вторая мелкая форма придерживается литорали озера и питается бентосом, третья форма – крупный голец – часто переходит на хищное питание с потреблением крупных ракообразных. Хотя временный переход на хищничество наблюдается у многих видов рыб, особенно часто отмечается поедание икры во время нереста и молодежи во время ее выхода из икры. В Арктике достаточно много рыб-эврифагов не только среди лососеобразных рыб, также многие виды карповых в условиях высоких широт становятся эврифагами (гольяны, язь, елец). Экологическую нишу карповых рыб в Арктике занимают сиговые и лососевые рыбы.

По типу размножения и откладки икры среди пресноводных рыб нет пелагофилов (развитие икры в толще воды в плавучем состоянии) и тем более нет живородящих, последние отмечены только у морских видов рыб. Стратегия воспроизводства строится таким образом, чтобы личинки и мальки смогли набрать нужный вес за короткое полярное лето. Большинство рыб откладывает икру на грунт, закапывает в грунт или охраняет ее. У лососевых и сиговых рыб развитие икры длится долгий зимний период.

Сдвиги в сроках икрометания как адаптация к жизни в суровых условиях северных морей отмечены и для морских рыб. Так, при проникно-

вании boreальных видов рыб в Белое море они не нерестятся при тех же температурах, что и в Атлантике, а как типичные арктические рыбы сдвигают сроки нереста с летних месяцев на гидрологическую весну Белого моря (май), чтобы их вышедшая из икры молодежь могла использовать зоопланктон, который достигает наибольшей биомассы летом и осенью.

Пропуски нерестовых сезонов (каждая особь нерестится не каждый год, а интервалы между икрометаниями составляют 1–3 года) обычны для многих северных рыб (Решетников, 1980, 2007; Сидоров, Решетников, 2014). Они отмечены у сиговых (нельма, сиг, пелядь, омуль), осетровых (сибирский осетр, американские осетры), лососевых, карповых, окуневых и тресковых (налим). Обычно пропуски нереста у рыб связывают с необходимостью набрать нужный вес для созревания новой порции икры. Отметим, что при акклиматизации сигов в южных водоемах нерест становится ежегодным.

Другая характерная черта Арктики – невысокий эндемизм ихтиофауны на уровне семейств (5%), родов (2%) и видов (10%). Казалось бы, что замкнутый в виде котла бассейн Арктики, ограниченный материковыми берегами и имеющий всего два выхода в мировые океаны: на западе в виде широкой связи – с Атлантикой и на востоке в виде узкого Берингова пролива – с Тихим океаном, мог бы иметь много эндемиков. Но среди всех морских рыб нет ни одного отряда, ни одного семейства, эндемичного для Арктики, здесь встречается только одно пресноводное эндемичное семейство – *Dalliidae*. Представители же всех других семейств встречаются не только в Арктике и отмечены далеко за ее пределами.

В известной мере полярным аналогом фауны Арктики является фауна Антарктики, которая не ограничена материковыми берегами и имеет широкие выходы в Атлантический, Тихий и Индийский океаны. Тем не менее антарктическая бентическая ихтиофауна (более 200 видов) намного богаче эндемичными семействами, родами и видами, чем фауна Арктики (Андрияшев, 1954, 1986). Здесь имеется много типично антарктических семейств – *Nototheniidae*, *Chaenichthyidae*, *Harpagiferidae*, *Artedidraconidae* и др., и число эндемичных таксонов довольно высокое на уровне как видов (88%), так и родов (76%). Для сравнения отметим, что в одном оз. Байкал эндемиков много больше, чем во всей Арктике: 2 эндемичных семейства – *Comphoridae* и *Abysocottidae*, 8 родов и 34 вида (Атлас пресноводных рыб России, 2002; Сиделева, 2020).

Рассмотрим некоторые особенности арктической ихтиофауны на примере сиговых рыб,

в частности число видов, центры и пути расселения. Из двух основных путей эволюции таксонов большинство сиговых пошло по пути адаптивной радиации (создание букета видов от одного исходного), а у нельмы ярко выражен второй путь (обособление до вида и далее до образования монотипического рода) (Решетников, 2010; Reshetnikov, 2004).

Семейство сиговых рыб населяет практически все водоемы циркумполярной зоогеографической подобласти, их нет только в Гренландии. Северная граница их ареала проходит по побережью и островам Северного Ледовитого океана, а южная — по водоемам 60°–50° с.ш. По нашей оценке, в семействе насчитывается 30 видов рыб, из них в России обитают все три рода с 15 видами (Решетников, 1980, 2010). Наибольшая плотность видов отмечена в России в бас. рр. Обь и Енисей (8 видов) и в Америке в районе Великих озер (10 видов). Число современных видов сиговых рыб в водоемах Европы, Сибири и Северной Америки показано в табл. 4.

Родина нельмы *S. nelma* и всего рода *Stenodus* — Восточная Сибирь, где она и в прошлом, и сейчас широко распространена, доходя до верховий многих сибирских рек. В Европу она попала сравнительно недавно, причем это могло произойти двумя путями: южным — по системе приледниковых озер на юг до Каспия и северным — в межледниковые периоды вдоль материкового побережья. Это полупроходной вид, она нагуливается в опресненных участках морей и в низовьях крупных рек, выдерживает соленость до 20‰ и известна в открытом море около Новосибирских о-вов. Обмен между реками вполне возможен, но для нереста ей нужны крупные реки. В бас. р. Волга нельма попала, скорее всего, из р. Северная Двина, здесь она образовала собственный подвид (белорыбица). До постройки плотин на р. Волга белорыбица поднималась высоко вверх по р. Волга (до гг. Тверь и Ржев, а по р. Шексна до оз. Белое), заходила в рр. Кама и Ока; ее основные нерестилища располагались

в верховьях р. Кама (рр. Уфа и Белая). В некоторых озерах (Кубенское, Зайсан) и водохранилищах (Новосибирское) образовала жилые формы. Но эти жилые формы нельмы меньше по размерам и массе, чем проходная нельма. В настоящее время нельма имеет циркумполярное распространение от Белого моря на западе до р. Маккензи на востоке, но ее основной ареал находится в Сибири. Несомненно, что именно в Сибири находится и ее центр распространения. По структуре ДНК нельма и белорыбица очень близки, и разделение на два подвида произошло, видимо, около 5000 лет назад. Тем не менее, некоторые авторы (Kottelat, Freyhof, 2007) нельму и белорыбицу признают самостоятельными видами.

Казалось бы, поскольку именно в Северной Америке больше всего видов, в том числе и эндемичных видов, то именно здесь находятся центры возникновения и центры расселения подрода *Leucichthys* и рода *Prosopium*. Однако такое заключение справедливо только для рода *Prosopium*. Подрод *Leucichthys* действительно имеет больше всего видов в Северной Америке (13), здесь же и наибольшее число эндемиков (11), но все эндемики сравнительно молодые (некоторые американские систематики даже пытались объединить их в один вид), они ведут свое происхождение от первых вселенцев в Америку сибирской ряпушки. Наши представления о центре происхождения сиговых и путях их расселения показаны на рис. 3.

Есть основания полагать, что род *Coregonus* — самый молодой род в семействе, и его родина — Восточная Сибирь. Позднее произошло разделение на подроды *Leucichthys* (рыбы с верхним и конечным ртом) и подрод *Coregonus sensu stricto* (рыбы с нижним ртом). Морфологическая и экологическая дивергенция на виды произошла именно в Сибири в связи с их широким расселением в низинных водоемах в плио-плейстоцене. Сибирская ряпушка, омуль и сиг как полупроходные виды ушли в приустьевые пространства в межледниковые периоды, значительно расширив свой ареал. В некоторых озерах, спасаясь от чрезмерного потепления, они образовали жилые формы (баунтовская ряпушка, байкальский омуль, многочисленные озерные формы сига). Эти три вида проникли и на американский континент, дав начало новым видам: от омуля произошел берингоморский омуль *C. laurettae*, от пыжьяновидного сига — американский сиг *C. clupeaformis* (морфологически очень близкий к азиатскому собрату). А вот сибирская ряпушка дала целый букет видов в Великих американских озерах — *C. alpina*, *C. artedii*, *C. hoyi*, *C. johanna*, *C. kiyi*, *C. nigripinnis*, *C. nipigon*, *C. reighardi*, *C. ze-*

Таблица 4. Число видов в пределах рода у сиговых рыб (в скобках число эндемиков)

Таксон	Европа	Сибирь	Северная Америка
Род <i>Stenodus</i>	1	1	1
Подрод <i>Leucichthys</i>	4 (1)	7 (3)	14 (11)
Подрод <i>Coregonus</i>	3	3 (2)	3 (1)
Род <i>Prosopium</i>	0	2	6 (5)
Всего	8 (1)	13 (5)	24 (17)

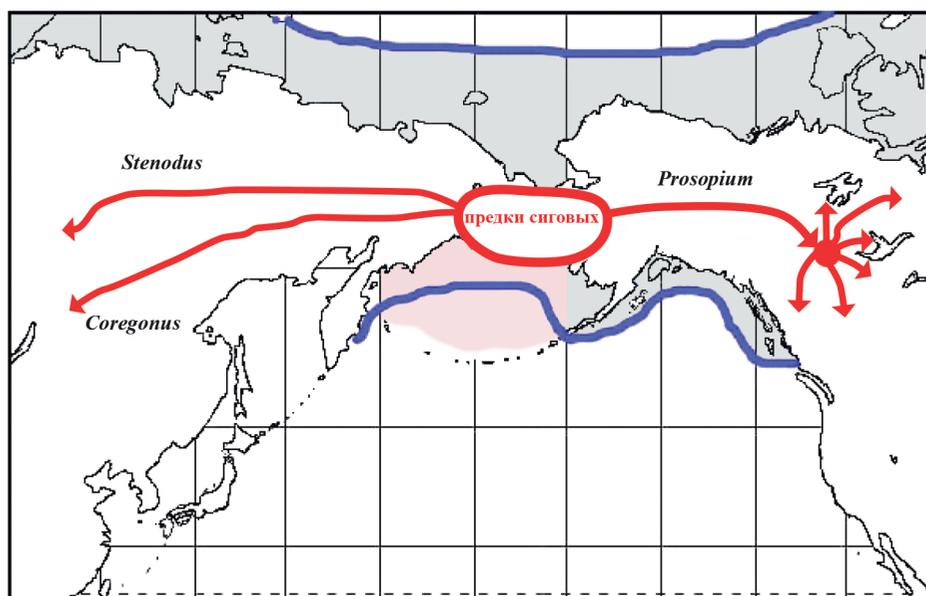


Рис. 3. Пути расселения предков сиговых рыб в Берингии с образованием букета видов вальков в Северной Америке. Толстая синяя линия – граница суши.

nithicus. В Америке, помимо эндемичных видов ряпушек, еще существует малоизвестный вид *S. canadensis* Scott, 1967, который имеет конечный рот и, вероятно, близок к нашему уссурийскому сигу. Позднее, после окончания последнего оледенения, из Азии в Америку вновь попали сиг-пыжьян, омуль, сибирская ряпушка, чир и нельма. Все эти виды имеют ограниченный ареал в Америке и мало отличаются от своих сибирских родичей по морфологическим признакам (Решетников, 1980; Nikolsky, Reshetnikov, 1970; Reshetnikov, 2004). Можно полагать, что весь род *Coregonus sensu lato* наиболее характерен для водоемов Сибири: здесь обитает наибольшее число эндемиков, причем древних по происхождению (уссурийский сиг, пелядь, тугун, муксун, сиг-хадары и байкальский омуль), все виды сиговых в Сибири имеют наибольшие ареалы, высокую численность и дают высокие промысловые уловы. Именно здесь находится экологический оптимум для сиговых рыб.

Все это заставило нас усомниться в, казалось бы, общепризнанной теории, что центр возникновения группы там, где встречается наибольшее число видов. Естественно, что первоначально центры расселения совпадали с местом возникновения группы, но многие авторы реконструируют пути расселения по современным ареалам рыб, поэтому под центром расселения они понимают тот центр, из которого шло последнее

расселение рыб, в основном после окончания оледенения. Мы же считаем, что центр возникновения группы не обязательно должен совпадать с центром последнего ее расселения.

На рис. 4 показано современное распространение сиговых рыб в водоемах Голарктики с учетом плотности видов. Больше всего видов сиговых рыб сегодня имеется в бас. р. Обь – 9 видов (помечено розовым) и в двух из Великих озер Северной Америки – 9 и 10 видов (помечено розовым). Причем в Америке эти центры находятся далеко от Арктики. Таким образом, по современному распространению рыб невозможно судить о центрах возникновения группы сиговых рыб в целом. Современные ареалы и наибольшая плотность видов в бас. р. Енисей и в Великих озерах во многом определяются историей четвертичного периода и не характеризуют собой места возникновения отдельных родов. Места наибольшего современного скопления видов мы называем местами экологического оптимума. Обилие видов указывает не на центр происхождения группы, а на обилие свободных экологических ниш в недалеком прошлом. В одном случае эволюция пошла по пути формообразования, в другом – видообразования. Поэтому концепция, согласно которой центры происхождения находятся там, где больше всего современных видов, к сиговым рыбам не применима.

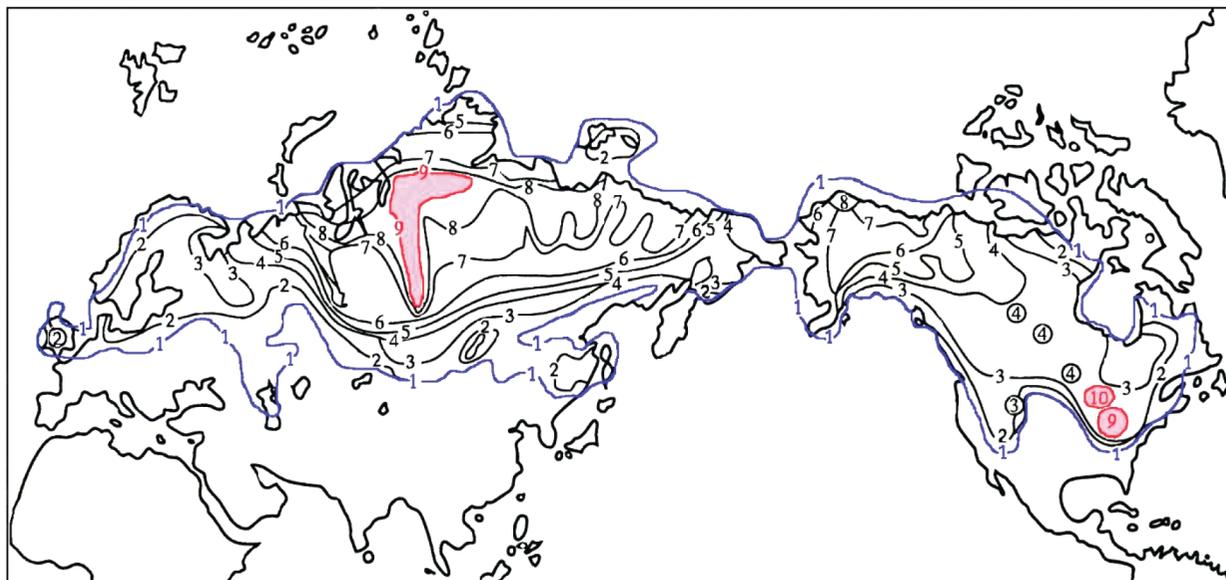


Рис. 4. Плотность видов сиговых рыб на всем современном ареале их обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на сегодня имеются полные списки морских и пресноводных рыб Арктики.

Как уже говорилось, современная ихтиофауна Арктики представлена 4 классами, 33 отрядами, 103 семействами, 251 родом и 479 видами, из которых к истинно арктическим можно отнести 214 видов. Доля арктических видов у пресноводных рыб выше, чем у морских. Сравнение показателей рыб, млекопитающих, птиц и двукрылых насекомых показывает, что рыбы в этом плане относятся к наиболее продвинутым таксонам в водоемах Арктики.

В качестве специфических черт ихтиофауны Арктики следует отметить широко распространенный полиморфизм и эврифагию, которая связана с изменчивой и недостаточно высокой кормовой базой водоемов. По типу питания в Арктике наиболее распространены бентофаги и эврифаги, в меньшей степени — типичные зоопланктофаги и хищники, практически совсем нет детритофагов. Экологическую нишу карповых рыб в Арктике занимают сиговые и лососевые рыбы.

Также к характерным чертам ихтиофауны Арктики можно отнести отсутствие пелагофилов и живородящих. Стратегия воспроизводства определяется коротким полярным летом.

У многих сиговых рыб отмечены пропуски нерестовых сезонов: каждая особь нерестится не каждый год, а интервалы между икрометаниями составляют 1–3 года.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все эксперименты на животных проводились в строгом соответствии со стандартами защиты животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: АН СССР, 1954. 567 с.
- Андрияшев А.П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктиды // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 153. С. 9–45.
- Андрияшев А.П., Чернова Н.В. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиол. 1994. Т. 34 (4). С. 435–456.
- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. / Ред. Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с. Т. 2. 253 с.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатур-

- ными и таксономическими комментариями. М.: КМК, 2004. 389 с.
- Дорофеева Е.А., Зиновьев Е.А., Клюканов В.А. и др.* Современное состояние исследований филогении и классификации лососевидных рыб // *Вопр. ихтиол.* 1980. Т. 20 (5). С. 771–791.
- Кищинский А.А.* Арктоальпийская авифауна и ее происхождение // *Зоол. журн.* 1974. Т. 53 (7). С. 1036–1051.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Мина М.В.* Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Мина М.В.* Стоит ли ихтиологам отказываться от концепции полиморфного вида // *Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского)* / Ред. Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе, М.И. Шатуновский. М.: КМК, 2010. С. 62–87.
- Мина М.В., Решетников Ю.С., Дгебуадзе Ю.Ю.* Таксономические новшества и проблемы пользователей // *Вопр. ихтиол.* 2006. Т. 46 (4). С. 553–557.
- Никольский Г.В.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // *Зоол. журн.* 1947. Т. 26 (3). С. 221–232.
- Решетников Ю.С.* О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки // *Изменчивость рыб пресноводных экосистем* / Ред. Б.В. Кошелев, Ю.С. Решетников. М.: Наука, 1979. С. 48–73.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С.* Разнообразие рыб России // *Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию проф. Л.А. Кудерского)* / Ред. Г.М. Лаврентьева, Г.И. Несветова. СПб., М.: КМК, 2007. С. 180–190.
- Решетников Ю.С.* О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // *Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского)* / Ред. Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе, М.И. Шатуновский. М.: КМК, 2010. С. 62–87.
- Решетников Ю.С., Котляр А.Н.* Словарь названий рыб на шести языках. М.: КМК, 2022. 839 с.
- Савваитова К.А.* Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 224 с.
- Сиделева В.Г.* Ресурсные рыбы озера Байкал (исторический и современный аспекты). М.: КМК, 2020. 237 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С.* Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока М.: КМК, 2014. 346 с.
- Сычевская Е.К.* Ископаемые шуковидные СССР и Монголии. М.: Наука, 1976. 115 с.
- Сычевская Е.К.* Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // *Тр. XIV Тихоокеан. науч. конгр. (Хабаровск, 20 августа–5 сентября 1979 г.)*. М.: Наука, 1979. С. 113.
- Флеров К.К., Беляева Е.И., Яновская Н.М. и др.* Зоогеография неогена Азии. М.: Наука, 1974. 302 с.
- Хопкинс Д.М.* История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет // *Берингия в кайнозойе* / Ред. В.Л. Контримавичус. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 9–27.
- Черешнев И.А.* Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 197 с.
- Чернов Ю.И.* Класс птиц (Aves) в Арктике // *Зоол. журн.* 1999. Т. 78 (3). С. 276–291.
- Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск: Наука, 1963. 132 с.
- Kottelat M.* European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation // *Biologia.* 1997. V. 52 (5). P. 1–271.
- Kottelat M., Freyhof J.* Handbook of European freshwater fishes. Cornol: Maurice Kottelat, 2007. 646 p.
- Collette B.B., Bănărescu P.* Systematics and zoogeography of the fishes of the family Percidae // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1977. V. 34 (10). P. 1450–1463.
- Himberg K.-J.M.* A systematic and zoogeographic study of some North European coregonids // *Biology of Coregonid Fishes.* Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 219–250.
- Nikolsky G.V., Reshetnikov Yu.S.* Systematics of Coregonid fishes in the USSR; intraspecific variability and difficulties in taxonomy // *Biology of Coregonid fishes.* Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 67–80.
- Reshetnikov Yu.S.* Coregonid fishes in Arctic waters // *Ann. Zool. Fenn.* 2004. V. 41. P. 3–11.
- Walters V.* Fishes of Western Arctic America and Eastern Arctic Siberia: taxonomy and zoogeography // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1955. V. 106 (5). P. 259–368.
- Wilson M.V.H.* Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia. Ontario: Royal Ontario Museum, 1977. 61 p.
- Wilson M.V.H.* Oldest known *Esox* (Pisces: Esocidae) part of a new Paleocene teleosts fauna from Western Canada // *Can. J. Earth Sci.* 1980. V. 17 (3). P. 307–312.

Peculiarities of Arctic Ichthyofauna

Yu. S. Reshetnikov*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

**e-mail: ysreshetnikov@gmail.com*

An audit of the marine and freshwater ichthyofauna of the Arctic has been carried out. According to new data, the ichthyofauna of the Arctic is represented by 4 classes, 33 orders, 103 families, 251 genera and 479 species of cyclostomes and fish (or about 1% of the world fauna), of which 214 species or 45% of the number of species in the Arctic are true Arctic species. Arctic fish are characterized by polymorphism and euryphagy, which are associated with the variable and low food supply of northern water bodies. The ichthyofauna of the Arctic is well represented by taxa with a wide adaptive radiation (genera *Coregonus*, *Salvelinus*, *Lycodes*, etc.) and species with a complex intraspecific structure such as superspecies or species-complex. Another characteristic feature of the Arctic is low endemism of ichthyofauna at the level of families (5%), genera (2%) and species (10%). Possible routes of distribution of whitefish and pike in the water bodies of the North have been discussed.

Keywords: marine and freshwater fish, endemism and pathways evolution