

УДК (597.08:001.8) + 597—13

**КАРОТИНОИДНЫЕ ПИГМЕНТЫ И СИСТЕМАТИКА
ЛОСОСЕВЫХ РЫБ**

А. А. ЯРЖОМБЕК

Пигментация внешних покровов служит важным систематическим признаком. Есть группы рыб со специфически пигментированными тканями, например, в костях саргановых рыб накапливаются производные желчных пигментов, печень некоторых окуневых рыб концентрирует красный каротиноидный пигмент, многие рыбы накапливают специфические каротиноиды, птерины и меланины в коже, большинство рыб концентрирует каротиноиды в икре. Интенсивная каротиноидная пигментация мышц лососевых — характерная черта рыб этой группы. Качественный состав каротиноидных пигментов мышц, икры и кожи лососевых исследован довольно обстоятельно (Steven, 1948; Логинова, 1966; Bayley, 1937; Kanemitsu, Aoe, 1958). По мере выхода в свет работ, посвященных метаболизму каротиноидных пигментов лососей (Яржомбек, 1964, 1966, 1970), у автора накопился материал, характеризующий качественный состав пигментов ряда лососевых рыб Европы, Азии и Северной Америки. В данной статье сделана попытка сравнить пигментацию различных тканей лососевых и существующее в настоящее время систематическое деление этих рыб. Автора интересовал вопрос, какому рангу в таксономии могут соответствовать различия в пигментации.

Были исследованы лососи, принадлежащие к четырем родам: гаймень сахалинский (*Hucho perryi* (Brevoort) кунджа жилая и проходная (*Salvelinus leucomaenis* (Vallas) мальма жилая и проходная (*S. malma* (Walbaum) благородный лосось кольский и балтийский (*Salmo salar* (L.) лосось курильский (*S. trutta caspius* (Kessler); радужная форель (*S. irideus* (Gibbons); микижа (*S. mykiss* (Walbaum), семга камчатская (*S. penshinensis* (Pallas), форель Кларка (*S. clarkii* (Richardson), стальноголовый лосось (*S. gairdnerii* (Richardson); севанская форель (*S. ischchan* (Kessler); горбуша *Onconrhnchus gorbuscha* (Walbaum) кета (*O. keta* (Walbaum), кижуч (*O. kisutch* (Walbaum); нерка проходная и остаточная (*O. nerka* (Walbaum) чавыча (*O. tshawytscha* (Walbaum), сима (*O. mason* (Brevoort).

Качественный состав каротиноидов кожи, мышц и икры рыб был исследован по методу Канемитсу и Аое (Kanemitsu, Aoe, 1958). Идентифицировали пигменты спектрами поглощения. Наличие и расположение пигментных клеток в коже определяли микроскопическим исследованием кожи.

В кожу лососевых включены два типа липофоров (эритрофоры и ксантофоры) и внелипофорные пигментные гранулы. Ксантофоры встречаются в коже всех исследованных рыб во все периоды постэмбрионального развития, эритрофоры и внеэритрофорные пигментные

гранулы — не у всех видов и не на всех стадиях онтогенеза. Ксантофоры довольно равномерно распределены по поверхности кожи, расположение эритрофоров и пигментных гранул может быть различным (табл. 1). Красный пигмент эритрофоров и пигментных гранул неизменно представлен астаксантином.

Таблица 1

Наличие красного пигмента в коже лососевых рыб

Вид	Период			Локализация красного пигмента
	маль- ковый	морской	нерес- товый	
Таймень	+		+	Диффузно расположенные эритрофоры на теле и плавниках
Мальма	+	+	+	Эритрофоры, расположенные пятнами и диффузно разбросанные в коже и плавниках
Кунджа	+	+	+	То же
Семга	+	—	+	» »
Лосось курильский	+	—	+	» »
Форель севанская	+		+	» »
Микижа	+		+	Скопление эритрофоров вдоль боковой линии и на плавниках
Семга камчатская		—	+	» »
Форель радужная	+		+	» »
Форель кларка	+		+	» »
Лосось стального- ловый	+	—	+	» »
Кижуч	+	—	+	Зоны пигментных гранул и эритрофоров на боках и плавниках
Нерка	+	—	+	То же
Сима		—		» »
Кета	—	—	+	» »
Горбуша	+		+	» »
			+	Скопление эритрофоров в виде красных пятен на боках (по данным 1962)

Примечание. «+» — есть красный пигмент; «—» — красный пигмент отсутствует

В мышцах и яйцеклетках лососевых найдены три каротиноидных пигмента-ксантофила: астаксантин, лютеин и зеаксантин. Астаксантин присутствует в мышцах всех исследованных видов. Кроме него, в мышцах может присутствовать лютеин или зеаксантин. Качественный состав пигментов мышц и яйцеклеток обычно одинаков (табл. 2).

Разнообразие типов распределения красного пигмента по поверхности тела можно разделить на четыре группы (табл. 3).

1. Пигмент сосредоточен в эритрофорах, диффузно разбросанных на значительных участках кожи и плавников (молодь кижуча, сеголетки красной, гольцы, форели, таймень, т. е. представители всех рассмотренных родов). Этот тип пигментации может сочетаться с другими типами.

Ксантофилы мышц и яйцеклеток лососевых

Вид	Мышцы			Яйцеклетки		
	зеа-ксантин	лютеин	аста-ксантин	зеа-ксантин	лютеин	аста-ксантин
Гаймень	+	—	+	+	—	+
Мальма	+	—	+	+	—	—
Кунджа	+	—	+	+	—	+
Микижа	+	—	+	+	—	+
Лососевых РЫБ						
Форель						
севанская	+	—	+	+	—	+
радужная	—	+	+	—	+	+
кларка	—	—	—	—	+	+
бурая	—	+	+	—	+	+
Лосось						
стальноголовой	—	—	+	—	—	+
куринский	—	+	+	—	+	+
балтийский	—	—	—	—	+	+
кольский	—	—	+	—	—	—
Семга						
кольская	—	—	—	—	—	+
камчатская	—	—	+	—	—	+
Горбуша	—	—	+	—	—	+
Кета	—	—	+	—	—	+
Кижуч	—	—	+	—	—	+
Нерка	—	—	+	—	—	+
Сима	—	—	+	—	—	+
Чавыча	—	—	+	—	—	+

* Подобные данные получены также Логиновой (1966).

** Данные Стивена (Steven, 1948).

*** Данные Бейли (Bailey, 1938).

**** Подобные данные получены также Конемitsu и Аоэ (Kanemitsu, Aoe, 1958).

Таблица 3

Виды, подвиды или формы с различными типами распределения красного пигмента в коже у лососевых разных родов

Род	Тип пигментации			
	1	2	3	4
Chucho	+	—	—	—
Salvelinus	+	+	—	—
Salmo	+	+	+	—
Oncorhynchus	+	+	+	+

2. Пигмент сосредоточен в эритрофорах, собранных в круглые и овальные скопления величиной с глаз рыбы и меньше (гольцы, атлантические лососи, форели, японский эндемик *O. rhodurus*).

3. Пигмент сосредоточен в эритрофорах, пруппирующихся вдоль боковой линии (тихоокеанские представители рода *Salmo*, по Владыкову Parasalmo) и, кроме того, нерестующая карликовая красная оз. Дальнего на Камчатке.

4. Пигмент сосредоточен в красных зонах, образованных эритрофорами и внелипофорными пигментными гранулами (представители рода *Oncorhynchis* во время нерестового периода — брачный наряд).

Таким образом, у представителей рода дальневосточных лососей встречаются все четыре типа пигментации. Первый тип наблюдается у молоди красной и кижуча, второй — у жилого *O. rhodurus* третий — у производителей остаточной красной и четвертый — у большинства видов этого рода во время нерестового периода. У представителей рода благородных лососей встречается три типа пигментации: первый и второй у атлантических представителей и первый и третий у тихоокеанских. Гольцы обладают только двумя типами — первым и вторым, а таймени только первым. Наличие одинаковых типов пигментации у представителей разных родов нельзя объяснить конвергенцией, так как пришлось бы предположить наличие одинаковых мутаций в генетическом аппарате разных популяций в разное время, что совершенно невероятно. Скорее признак, присущий представителям двух и более разных родов указывает на наличие общего предка, обладавшего подобным признаком. Все четыре рода объединяет наличие первого типа пигментации, возможно, свойственной их общему предку. Для всех родов, кроме тайменей, характерно наличие пигментации второго типа, т. е. гольцы, благородные лососи и дальневосточные лососи могли иметь общего предка только после становления тайменей как репродуктивно изолированной группы. Благородные лососи и дальневосточные лососи могли иметь общего предка только «моложе», чем род гольцов, так как у этих последних не встречается третий тип пигментации. Четвертый тип пигментации встречается только в роде дальневосточных лососей, что заставляет поставить их на вершину эволюционной лестницы рассматриваемой группы. К таким же выводам пришли Норден (Norden, 1961) и Раунсфелл (Rownsfell, 1962).

Пигментный состав икры и мышечной ткани также дает возможность сделать интересные обобщения, так как спорные вопросы систематики лососевых в ряде случаев касаются рыб с разным пигментным составом; в частности, это относится к роду благородных лососей.

1. Балтийский лосось содержит в икре два пигмента, кольская семга — один. Обе рыбы относятся сейчас к одному виду.

2. Радужная форель (пресноводная) содержит в икре и мышцах два пигмента, стальноголовый лосось (проходной) — один. Эти рыбы считаются американскими исследователями (Vladykow, 1963) подвидами одного вида.

3. Камчатская семга содержит в мышцах и икре только астаксантин, а в мышцах микижи содержится еще и зеаксантин. Есть основания считать, что эти рыбы принадлежат к одному виду (Саввантова, Лебедев, 1966).

4. Севанская форель отличается от ручьевой по морфологическим признакам не более чем форели из разных водоемов (Владимиров, 1948). Оба вида содержат в мышцах и икре два пигмента — желтый и красный, только желтый пигмент у ручьевой форели — лютин, а у севанской форели — зеаксантин.

Таким образом, различия в пигментном составе могут наблюдаться у рыб, относимых к одному виду, однако различающиеся по этому признаку рыбы всегда относятся к разным популяциям. Нельзя забывать, что критерий вида весьма условен. Ни достоверные различия в морфологии, ни различия в образе жизни, ни даже различия в числе хромосом часто не дают оснований для выделения самостоятельных видов (Дорофеева, 1965). Автор также не считает различия в пигментации мышц и яйцеклеток основанием для деления таксономических единиц, несмотря на исключительное постоянство этого признака. Однако следует полагать, что различия в пигментации мышц или яйцеклеток указывает на наличие репродуктивной изоляции между исследуемыми популяциями. Спонтанные мутации, вызывающие изменение пигментации, встречаются в природе, хотя и не часто. Известны «хромисы» каспийских сельдей, карповых, сигов, хариусов и т. д. Встречаются даже экземпляры трески и минтая с мясом красным, как у лосося (Baalsrood). Оказавшись целесообразными или даже безразличными эти мутации образуют аллель, которая в результате генетико-автоматических процессов и отбора может оказаться преобладающей у отдельной популяции, формы, подвида, вида и даже рода. Набор генов, управляющий качественным составом каротиноидных пигментов в мышцах и овариях, наиболее удачен в том случае, когда состав каротиноидов пищи близок к запрограммированному в генотипе. Так, дальневосточные лососи и проходные семги получают в море с пищей большое количество красного пигмента ракообразных — астаксантина, и наиболее выгодно для них накопление именно этого пигмента. Жилые форели и гольцы питаются в значительной мере моллюсками и насекомыми, богатыми желтыми пигментами, что соответствует их генетической программе.

ВЫВОДЫ

1. Каротиноидная пигментация внешних покровов лососевых рыб меняется в течение жизненного цикла, а также в зависимости от физиологического состояния, образа жизни и питания, хотя и специфическим для каждого вида образом. Разные виды и даже роды имеют сходные черты пигментации, что, однако, следует расценивать не как конвергенцию, а как сохранение черт предков.
2. Различия в качественном составе каротиноидных пигментов мышц и икры указывают на репродуктивную изоляцию популяций.
3. На основании распределения красного пигмента в коже лососей разных родов сделан вывод о порядке становления родов во времени: 1 — таймени, 2 — гольцы, 3 — благородные лососи, 4 — дальневосточные лососи.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимиров В. И. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo*. Труды Севан. гидр. ст. Т. X, 1948.
- Дорофеева Е. А. Картиологические обоснования положения каспийского и черноморского лососей (*Salmo trutta caspius* (Kessler), *S. trutta labrax* (Pallas)). «Вопр. ихтиолог.» Т. 5. Вып. 1 (34), 1965.
- Логинава Т. А. Каротиноиды радужной форели. Всесоюзное совещание по экологической физиологии рыб. Тезисы докладов, 1966.
- Савваитова К. А., Лебедев В. Д. О систематическом положении камчатской семги *S. penshynensis* (Pallas) и микижи *S. mykiss* (Walbaum) и их взаимоотношение с американскими представителями рода *Salmo*. «Вопр. ихтиолог.» Т. 6. Вып. 4 (41), 1966.
- Яржомбек А. А. Каротиноиды и форелеводство. Сб. ОНТИ ВНИРО. Вып. 6, 1964.
- Яржомбек А. А. Динамика жира и каротиноидного пигмента в гонадах дальневосточных лососей. «Вопр. ихтиолог.» Т. 6. Вып. 1, 1966.

Яржомбек А. А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб. Труды ВНИРО. Т. 59, 1970.

Bayley, B. E. The pigments of salmon. J. Biol. Bd. Can. Vol. 3, 1937.

Baalsrud, K. Astaxanthin in the muscle of cod. Nature. No. 178, London, 1956.

Hikita, T. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. Sci. Rept. Hokkaido. Salm. Hatch., No. 17, 1962.

Norden, C. R. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to Grauling (*Thimalus arcticus*) and its phylogeny. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 18, No. 5, 1961.

Rounseffell, G. Relationships among North American Salmonidae. U. S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull. Vol. 62, No. 209, 1962.

Slastenenko, E. P. Freshwater fishes of Canada. Kiev Printers, Toronto, 1963.

Steven, D. M. Carotenoid pigmentation of trout. Nature, No. 160, London, 1947.

Vladykov, V. D. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution. Trans. Roy. Soc. Canada, Ser. 4, Vol. 1, Ottawa, 1963.

Kanemitsu, T., Aoe, H. Studies of the carotenoids of salmon. I. Identification of the muscle pigment. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., Vol. 24, No. 3, 1958.

CAROTENOID PIGMENTS AND THE TAXONOMIC STATUS OF SALMONIDS

A. A. Yarzhombek

Summary

Differences in the qualitative composition of carotenoid pigments of the muscle tissue and oocytes in the family Salmonidae can be observed at any level of taxonomic differences, the population level included, which is indicative of reproductive isolation in fish. Four distribution patterns have been found of the red pigment in the skin of salmonids. The presence or absence of these pigmentation patterns is discussed from the evolutionary point of view.

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ
Труды ВНИРО, том LXXXV «Вопросы физиологии рыб».

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
9	15-ая сверху	Musqurnus	Misgurnus
10	17-ая сверху	$n \cdot 10^{-4}$	$n \cdot 10^{-11}$
10	22-ая сверху	Cr ⁹⁰	Sr ⁹⁰
10	25-ая сверху	$1,4 \cdot 10^{-10}, 1,4 \cdot 10^{-6}$	$1,4 \cdot 10^{-10}, 1,4 \cdot 10^{-8}, 1,4 \cdot 10^{-6}$
28	Таблица	Cr ¹³⁷	Cs ¹³⁷
60	Таблица 5	г/кг веса рыбы (P)	мг/кг веса рыбы (P)
108	11-ая снизу	$N = (10_n (\lg N_N - \lg N_o) - 1) \cdot 100$	$N = (10 \frac{1}{n} (\lg N_N - \lg N_o) - 1) \cdot 100$
115	21-ая снизу	saktilis	saxatilis
117	Название статьи	NOTOTENIA	NOTOTHENIA
119	3-я снизу	negleta	neglecta
126	21-ая снизу	antartcum	antarcticum
126	19-ая снизу	gibberibrons	gibberifrons
127	19-ая снизу	жизнестойкое и потомство	жизнестойкое потомство
148	19-ая снизу	(Vallas)	(Pallas)
148	13-ая снизу	Oncorhynchus	Oncorhynchus
148	10-ая снизу	O. mason	O. masu
139	17-ая сверху	сирмана устанавливали на ры- бах, пойманных за 1—2 су- ток до опыта	стандартного обмена
149	Таблица, послед- няя строка	+ + по данным 1962	O. rhodurus + + по данным Hikita, 1962
151	10-ая сверху	Oncorhynchis	Oncorhynchus
152	16-ая сверху	(Baalsrood)	(Baalsrud, 1956)