

УДК 567.5, 57.06, 575.8, 597.55.2

Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей¹

Л.А. Животовский

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО); E-mail: levazh@gmail.com

В лекции представлены генетические данные по эволюции и филогении лососёвых рыб (Salmonidae) с акцентом на тихоокеанских лососей и форелей. Привлечены опубликованные материалы по нуклеотидным последовательностям различных фрагментов митохондриальной и ядерной ДНК, а также по мобильным генетическим элементам (SINE-элементы). Рассмотрена роль геномных преобразований в эволюции, в частности полногеномной тетраплоидизации, приводятся аргументы в пользу автополиплоидного происхождения лососёвых рыб. Естественное начало генетической истории отряда Salmonidae — это полногеномная дупликация WGD4, возникшая вскоре после отделения от щукообразных Esociformes (по разным оценкам, от 70 до 96 млн лет назад). Приведено филогенетическое дерево Salmonidae как компромиссная схема различных частных филогений, с оценкой времени событий по молекулярным данным и привязкой к стратиграфической шкале. Более детально представлена филогения подсемейства лососёвых Salmoninae; из которой следует, в частности, что гольцы (Salvelinus) являются сестринским родом по отношению к тихоокеанским лососям и форелям. Обсуждён взаимный статус тихоокеанских лососей и форелей и систематическое положение симы *Oncorhynchus masou*. Сопоставлены филогении по морфологическим и молекулярным признакам и обсуждены причины их неполного соответствия. Приведены аргументы в пользу пресноводного происхождения линии, ведущей к Salmonidae, восходящего по времени к разделению отрядов щукообразных и лососеобразных. Детальная структура материала, характеристика основных филогенетических событий в истории лососёвых рыб, обсуждение плюсов и минусов различных филогенетических методов, краткая общая сводка по тихоокеанским лососям и форелям и большой список литературы делает обзор полезным для студентов старших курсов и аспирантов разных специальностей: ихтиологов, палеонтологов, эволюционистов, генетиков.

Ключевые слова: лососёвые рыбы, Salmonidae, Salmoninae, эволюция, тетраплоидия, филогения, генетика, пресноводное происхождение, молекулярные данные, морфология.

Бурное развитие молекулярных методов исследования геномов позволило в последние десять лет существенно продвинуться в понимании эволюционных процессов у многих организмов, в т.ч. лососёвых рыб. Однако большинство публикаций на эту тему появляется

лишь в специализированных журналах, изобилует сложными молекулярно-биологическими методами и математическими моделями. Нам показалось необходимым в учебных целях собрать воедино имеющиеся на сегодняшний день генетические данные по филогении и эволюции

¹ Содержание лекции следует обзору [Животовский, 2015].

лососёвых рыб и представить их в доступном виде, с акцентом на тихоокеанских лососях и форелях. В лекции рассматриваются важные для эволюционной биологии лососёвых рыб вопросы: происхождение, филогения, дилемма пресноводного/морского их происхождения, взаимный статус тихоокеанских лососей и форелей. Содержание и структура материала и большой список литературы делают его полезным для студентов старших курсов и аспирантов разных профилей: ихтиологов, палеонтологов, эволюционистов, генетиков, желающих ознакомиться с современными представлениями об эволюции и филогении лососёвых рыб.

ВВЕДЕНИЕ

Лососёвые рыбы Тихого океана тысячи лет кормили человека, осевшего в прибрежных районах северной части акватории: от берегов Корейского полуострова и северных островов Японского архипелага до берегов Чукотки — на азиатском побережье, и от северной Калифорнии до Аляски — на американском побережье. Вместе с атлантическими родственниками они освоили почти всё северное полушарие, являются деликатесным продуктом. Лосось — желанная добыча рыбаков-любителей, из-за своих размеров, особенностей рыбалки и просто благодаря красоте.

Лососёвые рыбы — обитатели холодных вод субарктических морей и прилегающих акваторий. Однако ввиду их высокой коммерческой ценности и интереса к ним как к объектам спортивного рыболовства, они (в первую очередь атлантические и тихоокеанские лососи) введены в аквакультуру по всему миру, в т.ч.



Рис. 1. Выскочившая на берег нерка (р. Бушуйка, оз. Азабачье, бассейн р. Камчатка, п-ов Камчатка).
Фото автора

в такие удалённые от родных берегов места как Южная Америка, Австралия и Новая Зеландия, и даже интродуцированы в их воды. Более того, в Новой Зеландии чавыча из Северной Америки образует самовоспроизводящиеся стада, нерестящиеся в реках Южного острова, а также разводится там на небольших рыбноводных заводах. Вследствие коммерческой и спортивной привлекательности некоторых видов, например, сахалинского тайменя, их численность приблизилась к критической отметке, они уже внесены в Красные книги многих стран и международную Красную книгу и стали объектом природоохранных исследований и мероприятий [Zhivotovsky et al., 2015].

Уникальность лососёвых рыб выражается в многообразии их жизненных циклов: от пресноводного образа жизни до анадромности, от коротких выходов в море до тысячекилометровых миграций в океан с демонстрацией высокого хо-



Рис. 2. Нерестовые реки северного и южного полушарий: сверху — река Лангери, о. Сахалин (нерестятся природные популяции лососёвых рыб: горбуша, кета, кижуч, гольцы, сахалинский таймень); внизу — река Ракайя, Новая Зеландия, Южный остров (здесь нерестится чавыча, интродуцированная в начале XX в. из р. Сакраменто, северная Калифорния). Фото автора

минга, от многократного воспроизводства в течение ряда лет до моноцикличности. *Анадромность* означает, что рыбы рождаются в пресноводных водоёмах, проводят там какое-то время, затем уходят в море — в прибрежные или более далёкие воды, могут неоднократно возвращаться в реки и снова уходить в море, но после созревания мигрируют обратно в пресные воды на нерест. *Хоминг* — это способность лосося к навигации в открытом море и вблизи берегов, позволяющая возвращаться на нерест, как правило, в тот водоём, где он родился. Термин *моноцикличность* указывает на то, что лосось размножается только раз в жизни, погибая через несколько дней после нереста.

Благодаря гигантской площади нерестилищ по обоим берегам Тихого океана, сравнительно высокой выживаемости икры и океаническим ресурсам численность лососёвых рыб, в первую очередь тихоокеанских лососей, достигает больших величин. Эти виды играют значительную роль в жизни пресноводных и прибрежных экосистем, поскольку переносят накопленную за время многомесячного нагула огромную биомассу из морских «столовых» в родные водоёмы. Их высокая экологическая пластичность обусловила наличие внутривидовых группировок — от подвидов и экотипов до разнообразных взаимодействующих локальных популяций. Возможность заводского разведения привела к широкомасштабному выпуску в природу искусственных популяций и конкуренции их с природными лососями. Коммерческая привлекательность лососей приблизила некоторые популяции к краю гибели из-за неумеренного промысла. Всё это обусловило широкий интерес к изучению тихоокеанских лососей, да и всего рода *Oncorhynchus*.

В настоящее время лососёвые рыбы — одни из наиболее интенсивно и глубоко изучаемых таксонов. В этой лекции представлены данные по их эволюции и филогении с акцентом на тихоокеанских лососей и форелей. Первичные сведения по систематике лососёвых рыб приводятся в Приложении.

ГЕНОМНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ SALMONIDAE

У лососёвых рыб есть *естественная генетическая точка отсчёта их эволюционной*

истории. Это — полногеномная дупликация (т.е. удвоение всего генома), обозначаемая как SsR4 (salmonid-specific 4th duplication) и датированная от 70–80 млн [Alexandrou et al., 2013] до $96 \pm 5,5$ млн лет [Berthelot et al., 2014], т.е. верхним меловым периодом по шкале Международной стратиграфической комиссии International Stratigraphic Chart. Имея в виду именно эту полногеномную дупликацию, говорят о тетраплоидном происхождении семейства лососёвых рыб Salmonidae, постулированном Сузуми Оно [Ohno, 1970]. Имеется и другое её обозначение — WGD4, что расшифровывается как ‘the 4th whole genome duplication’. Ниже объясним, почему это геномное событие — четвёртое по счёту.

Полногеномные дупликации сыграли огромную роль в эволюции, в частности рыб, способствуя эволюционному развитию новых функций, поскольку при удвоении генома дублируются не только структурные гены, но и гены регуляторные. При этом, образно говоря, половина образовавшегося тетраплоидного генома контролирует прежние функции, поддерживающие текущие адаптации, а другая часть освобождена от них и может быстро перестраиваться, не стеснённая рамками стабилизирующего отбора. Это обуславливает дифференциацию генных комплексов и эволюционную адаптацию к среде обитания [Ohno, 1970], прямо влияя на процессы видообразования [Sémon, Wolfe, 2007]. Созданная полногеномной дупликацией WGD4 эволюционно пластичная основа, в условиях значительной гетерогенности и временной вариабельности среды обитания, обеспечила возникновение крупных таксонов лососёвых рыб и их дальнейшую дивергенцию [Waples et al., 2008].

Генетически удвоение генома одного предкового вида означало возникновение т.н. автотетраплоида (в отличие от аллотетраплоида — результата гибридизации двух различных предковых видов), подтверждением чему является сегодня вдвое больший размер генома у Salmonidae, чем у видов сестринской клады Esociformes [Gregory, 2002], и высокая степень конкордантности между многими парами хромосомных плеч — бывшими тетрасомными гомологами [Danzmann et al., 2008]. У только что возникших автотетраплоидов отсутствует обыч-

ная парная конъюгация и сегрегация хромосом, присущая диплоидным видам, и поэтому полногеномные дубликации эволюционно сопровождаются т.н. фракционацией генов (т.е. уменьшением доли дублицированных функциональных участков генома, которые оказались в определённом смысле лишними) и ре-диплоидизацией (т.е. формированием нормальных хромосомных бивалентов в мейозе). У лососёвых рыб этот процесс ещё не завершился, вследствие чего наряду с бивалентными структурами в мейозе у них иногда наблюдаются тетраваленты [Ohno, 1970] и даже тетрасомное расщепление [Allendorf, Thorgaard, 1984]. Кроме того, у тихоокеанских лососей отмечается наличие изолюсов: как по полиморфным белкам и ферментам [Allendorf, Thorgaard, 1984; Алтухов, 1983], так и по амплифицируемым фрагментам ДНК [Афанасьев и др., 2011], что говорит о наличии идентичных пар локусов. Вместе с тем несомненную роль в эволюции сыграли не только полногеномные, но и другие механизмы дубликации и иные геномные перестройки, обеспечивающие изменение не всего генома, а его части [Santini et al., 2009; Lu et al., 2012], такие как неравный кроссинговер (между сестринскими хроматидами или гомологичными хромосомами) или возникновение множественных tandemных копий в процессе копирования ДНК, постоянно встречающиеся в эволюционной истории видов. Большую роль в эволюции также играет т.н. сегментная дубликация, возникающая за счёт разрывов ДНК при копировании с последующим повторным ре-синтезом, которая может вовлекать протяжённые участки ДНК, включающие десятки и сотни генов [Ohno, 1970]. Предполагается, что сегментная дубликация имела место и при возникновении Salmonidae [Васильев, 1977; Allendorf, Danzmann, 1997; Алтухов и др., 1997; Осин, Лебедев, 2004].

WGD4 была последней по времени, но не единственной в эволюционном прошлом полногеномной дубликацией в филогенетической линии, ведущей к лососёвым рыбам. Согласно гипотезе Оно, в ранней эволюции позвоночных произошли два полногеномных дубликационных события (обозначаемых как WGD1 и WGD2), которые сыграли колоссальную роль в эволюции позвоночных [Ohno, 1970]. Они

привели к возникновению новых функций дублицированных генов, в т.ч. гомеозисных генов, ответственных за регуляторные механизмы развития [Holland et al., 1994]. Эта гипотеза Оно, обозначаемая как 2R-гипотеза, породила много исследований и считается уже установленным фактом [Kasahara, 2007]. Третья полногеномная дубликация у предков лососёвых рыб (WGD3, обозначаемая ещё и как TGD, teleost genome duplication; или Ts3R, teleost-specific 3rd duplication), произошла по разным оценкам от 270 до 350 млн лет назад и привела, согласно гипотезе Оно [Ohno, 1970], к возникновению костистых рыб. Она же обусловила колоссальную диверсификацию костистых рыб: порядка 28 тыс. ныне существующих видов, что составляет около 50% всех позвоночных и свыше 99% лучепёрых рыб [FishBase, 2014], хотя возникновение новых клад у рыб — процесс сложный, который шёл столь же интенсивно, причём намного позже события WGD3 [Santini et al., 2009]. После WGD3 возникали полногеномные дубликации в разных эволюционных ветвях, например у карповых и осетровых рыб. Полногеномная дубликация WGD4, или SsR4, — одна из них: как было сказано выше, она *датирует рождение Salmonidae*.

ФИЛОГЕНИЯ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ

Филогения (филогенез) — это эволюционная история таксономических групп. Эволюция таксонов мыслится как ветвящийся процесс, с развитием и отмиранием одних ветвей и появлением новых, и потому филогенетические отношения родства между таксонами представляются в виде *филогенетического дерева*.

Филогенетические методы. Родственные связи между таксонами определяют на основании изучения изменчивости признаков, разные варианты которых представлены в разных таксонах видового, под- и надвидового уровней. Для филогенетического анализа используют как фенотипические признаки (морфологические, физиологические, демографические, поведенческие), так и молекулярные (чаще всего — нуклеотидные последовательности различных фрагментов ДНК). По сходству и различию вариантов этих признаков

в разных таксонах определяют последовательность ветвления филогенетического дерева, для чего выявляют предковые (плезиоморфные) и производные (апоморфные) состояния признаков, из списка которых исключают признаки, сходные морфы которых распределены среди разных таксонов хаотично, т.е., скорее всего, возникшие конвергентно [Глубоковский, 1995]. Большое значение в систематике и филогении позвоночных имеют морфологические признаки скелета, в особенности черепа (краниологические признаки). Такие данные оказались важными при изучении эволюции лососёвых рыб [Глубоковский, 1995]. Значительную роль в филогенетических исследованиях сыграли кариологические методы [Васильев, 1985]. Поскольку филетическая эволюция кариотипов идёт в основном путём слияния пары акроцентрических (одноплечих) хромосом в одну метацентрическую (двуплечую) хромосому (т.н. Робертсоновские перестройки), то появляется возможность выявить направление возникновения таксонов. На основе этого была создана схема преобразования кариотипов лососёвых рыб Викторовского-Глубоковского [Викторовский, 1978; Викторовский, Глубоковский, 1977; Викторовский и др., 1985; Глубоковский, 1995; Глубоковский, Глубоковская, 1981].

Огромный вклад в решение вопросов эволюции и филогенеза внесли ДНК-исследования последних двух десятилетий. В частности, анализ нуклеотидных последовательностей фрагментов ДНК позволяет проследить изменения в филетических рядах и выявить родственные таксоны, поскольку изменения в отдельных позициях, как правило, уникальны и редко повторяются. Кроме того, зная темпы мутационных замещений и калибруя генетические различия между таксонами по палеонтологическим находкам, можно оценить время дивергенции таксонов. В этом заключается одно из главных преимуществ методов молекулярной филогении.

К важным ДНК-маркерам в целях построения топологии филогенетического дерева относятся инсерции (вставки) мобильных генетических элементов, так как, встраиваясь в определённые участки ДНК, они остаются там навсегда. Поэтому варианты определённого мобильного элемента обнаруживаются у пред-

ставителей таксона, в основание которого данный мобильный элемент встроится. В частности, короткие мобильные элементы SINE (short interspersed elements) оказались весьма информативными для определения топологии филогенетического дерева лососёвых рыб [Murata et al., 1993, 1996, 1998; Hamada et al., 1997; Matveev et al., 2007; Matveev, Okada, 2009]: различные варианты (семейства) SINE выделяют многие важные таксоны лососёвых рыб [см. обзор: Животовский, 2015].

Однако признаки ДНК имеют свои минусы. Основной из них заключается в том, что вследствие случайности большинства мутационных замещений в филетических линиях эволюционный процесс на уровне нуклеотидных последовательностей во многом стохастичен [Kimura, 1983]. В связи с этим филогенетические деревья и временные оценки по разным фрагментам ДНК могут различаться, и порой значительно. Различия в темпах мутационного процесса на разных участках генома также вносят свою лепту в информационный шум. Кроме того, селективно нагруженные фрагменты кодирующей части генов (экзонов) несут следы направленных изменений и могут вносить смещение в филогенетические оценки, в особенности в оценку времени дивергенции таксонов.

Более того, разные методы филогенетического анализа нуклеотидных последовательностей также могут давать различающиеся деревья. Это наглядно проиллюстрировано в детальной работе [Crespi, Fulton, 2004], в которой сиквенсы 16 митохондриальных и 9 ядерных генов индивидуально показывали различные филогенетические отношения в пределах подсемейства Salmoninae. Авторы пришли к выводу, что данные по митохондриальной ДНК дают неустойчивые и противоречащие друг другу филогенетические сигналы, вероятно, вследствие отбора и/или возникновения повторных мутаций на больших эволюционных расстояниях, а ядерные гены дают более устойчивые кладограммы. Но ядерные гены также могли кластеризовать виды по-разному: например, один фрагмент гена гормона роста объединял в монофилетическую кладу представителей разных таксономических групп — нерку и микижу, другой же фрагмент того же гена относил их к разнымкладам [Crespi, Fulton,

2004]. Из ядерных генов в этом исследовании наиболее сильные отклонения вносил главный комплекс гистосовместимости (МНС): он вынес симу (представителя тихоокеанских лососей) за пределы как этой группы, так и тихоокеанских форелей, и объединил её с сёмгой, относящейся к другой, более далёкой филогенетической ветви — *Salmo*. К этому следует добавить, что комплекс МНС является одним из наиболее полиморфных маркёров, за исключением мтДНК и некоторых других редко используемых [Robinson et al., 2009]. Гены этого комплекса кодируют гликопротеины, которые участвуют в распознавании и нейтрализации антигенов. Полиморфизм по ним и различия между популяциями вызваны комбинациями нейтральных и селективных аллелей, причём отбор обусловлен в основном патогеном [Bernatchez, Landry, 2003; Spurgin, Richardson, 2010]. В связи с этим разные факторы, в т.ч. антропогенные, могут быстро изменять аллельные профили по локусам МНС [Lamaze et al., 2014]. Устойчивость филогенетического дерева в цитируемом исследовании [Crespi, Fulton, 2004] появлялась лишь с привлечением одновременно многих участков ядерного генома. Кстати, такая же ситуация характерна и при выяснении сходства популяций, поэтому при изучении внутривидовой популяционной структуры также важно использование как можно большего набора локусов [Животовский, 2013].

Развитие новых методов анализа генома и внедрение большого количества новых молекулярных маркёров позволяет значительно увеличить точность оценок времени ветвления филогенетического древа, но в то же время требует большей осторожности анализа данных, поскольку даже нескольких отклоняющихся локусов на сотню достаточно, чтобы изменить топологию дерева, длину ветвей и другие параметры филогений [Allendorf et al., 2010]. Также следует с очень большой осторожностью относиться к филогенетическим построениям, основанным не на сопоставлении нуклеотидных последовательностей, а на методах кластеризации по генетическим расстояниям, оценённым по данным о частотах аллелей из-за чувствительности дистанционных метрик к генетическому дрейфу, генным потокам, гомоплазии и другим

факторам популяционно-генетической динамики. Хороший обзор принципов, методов и компьютерных программ молекулярной филогенетики дан в работе [Yang, Rannala, 2012].

Указанные минусы молекулярной филогении не свидетельствуют против её применения, а лишь подчеркивают остроту этого современного оружия эволюционных исследований, при неосторожном обращении с которым можно «порезаться». Методы молекулярной биологии позволили глубже понять филогенез и выявить основные генетические события в эволюционном прошлом разных таксонов, в т.ч. лососёвых рыб, к чему мы сейчас и переходим.

Филогенетическое древо. Молекулярные филогенетические методы позволили уточнить картину филогенеза лососёвых рыб, изначально созданную, как упоминалось выше, на основе изучения морфологических признаков. На рис. 3 представлено филогенетическое древо с указанием основных эволюционных событий, основанное на молекулярных данных, сведённых воедино на компромиссной основе из опубликованных данных [Животовский, 2015]. Прокомментируем его подробнее.

Дерево начинаем с обсуждённого выше события WGD3 (точка 1 на рис. 3) — полногеномной дупликации, маркирующей происхождение костистых рыб, с датировкой от 320—350 млн лет [см. лит. в: Hurley et al., 2007; Guo et al., 2012] до 270 млн лет [Hurley et al., 2007], что соответствует концу палеозоя по шкале Международной стратиграфической комиссии International Stratigraphic Chart.

Следующее за этой дупликацией крупное филогенетическое событие приурочено к мезозою: в конце триаса началась широкая радиация костистых рыб (точка 2 на рис. 3), а в середине мелового периода формируются сестринские монофилетические линии лососеобразных (*Salmoniformes*) и щукообразных (*Esociformes*) — точка 3, значительно удалённые от ближайших таксонов филума *Euteleostei*, что подтверждается данными по нуклеотидным последовательностям митохондриального и ядерного геномов [Осинов, Лебедев, 2004; Santini et al., 2009; Broughton et al., 2010, 2013; Alexandrou et al., 2013 и др.]. Эти отряды дивергировали друг от друга порядка 100 млн лет назад.

Затем произошла дупликация WGD4 — начало эволюционной истории Salmonidae (точка 4 на рис. 3). В конце палеоцена — начале эоцена начинается радиация лососёвых рыб (точка 5) — возникают их основные крупные таксоны: сиговые (Coregoninae), хариусовые (Thymallinae) и лососёвые (Salmoninae).

Филогения Salmoninae. Предок Salmoninae. Подсемейство Salmoninae (в некоторых классификациях — семейство) ведёт отсчёт от вымершего рода *Eosalmo* с первым обнаруженным представителем *E. driftwoodensis* Wilson, 1977 (рис. 3), морфологически промежуточным между современными родами хариусовых и лососёвых [Wilson, 1977], отчего при калибровке филогенетического дерева его иногда помещают между ветвями современных видов Thymallinae и Salmoninae [Crte-Lafreniere et al., 2012]. Возраст находки ~50 млн лет [Wilson, 1977. Р. 54]. Другой вымерший вид Salmoninae обнаружен на Камчатке — *E. kamchikensis* Sytchevskaya, 1986, с датировкой 45–40 млн лет.

Формирование основных филумов Salmoninae. В олигоцене от атлантической ветви отделяется тихоокеанская ветвь лососёвых; вероятно, в связи с начавшимся похолоданием вод Северного Ледовитого океана [Stearley, 1992]. Тогда же начинают формироваться монофилетические клады гольцов (*Salvelinus*) и тихоокеанских лососей и форелей, которые являются сестринскими согласно многим генетическим данным [см. напр.: Crespi, Fulton, 2004]. Последняя ветвь разделяется на филумы «тихоокеанские лососи» и «тихоокеанские форели» в начале—середине миоцена. Активная радиация лососёвых рыб тихоокеанского бассейна, вероятно, связана с начавшимися массивными тектоническими преобразованиями северной части Тихого океана, которые фрагментировали побережье и способствовали большей изоляции и более высоким темпам филогенетических преобразований и видообразования [Montgomery, 2000].

К середине—концу миоцена в линиях тихоокеанских форелей и лососей идёт формирование базовых филумов: у форелей — микижи и лосося Кларка, у лососей — пары «кижуч—чавыча» и триады «нерка—кета—горбуша», а в

самом конце миоцена в последней разделяются нерка и «кета—горбуша». Хорошо заметные различия между видами группы «кета—горбуша—нерка» обнаружены в ископаемых остатках лососей, так что, согласно палеонтологическим данным, значительная дивергенция этих наиболее близких друг к другу видов тихоокеанских лососей началась по крайней мере шесть миллионов лет назад [Smith et al., 2007]. Этот вывод соответствует молекулярной датировке разделения кеты и горбуши, а нерка отделилась раньше — порядка 10 млн лет (рис. 3). Генетическая близость видов триады друг к другу, особенно кеты и горбуши, видна также из структуры минисателлитного локуса *Oke3*: полиморфизм по числу тринадцатинуклеотидных повторов имеется только у кеты и горбуши, у нерки эта последовательность тоже есть, но только однократная, а у всех остальных видов лососей, в т.ч. ближайших к этой триаде — кижуча и чавычи, она отсутствует [Шайхаев, Животовский, 2014]. В филуме «кета—горбуша» начинается упрощение возрастной структуры: пресноводный период сокращается до короткого времени ската молодёжи в прибрежные морские воды, а у горбуши смена поколений сокращается до двух лет и практически все половозрелые особи одного возраста — двухлетки (1+, или 0,2 в другом обозначении). В то время как у тихоокеанских лососей развивается строгая моноцикличность и усиливаются дальние миграции в высокопродуктивные воды северной части Тихого океана, тихоокеанские форели эволюционируют в сторону большей адаптации к гетерогенной среде пресноводных бассейнов, в силу чего у них возникают многочисленные подвиды и популяции, интенсивно осваивающие ниши рек и озёр.

Современная структура тихоокеанских лососей и форелей с крупными внутривидовыми группировками закладывается в середине плейстоцена, в период плиоцен-плейстоценового оледенения и регрессий океана [Глубоковский, Глубоковская, 1981]. В голоцене, с таянием ледников и поднятием уровня воды в Мировом океане на сто двадцать метров, стала оформляться популяционная структура, обусловленная конкретными водотоками, в которых размножались лососёвые [Waples et al., 2008].

Род *Oncorhynchus*. Согласно генетическим данным, тихоокеанские лососи и форели вместе образуют чёткую монофилетическую кладу — род *Oncorhynchus* (рис. 3); это подтверждается также единым для них семейством SINE-элементов [см.: Животовский, 2015. Рис. 3]. Как видно из рис. 3, тихоокеанские лососи и тихоокеанские форели в отдельности могли бы претендовать на монофилетичность и сестринские отношения друг к другу, если бы не нео-пределённое положение сими *O. masou*.

Сима *Oncorhynchus masou* Brevoort, 1886. Во многих филогенетических исследованиях подсемейства Salmoninae отмечается сложная структура филума тихоокеанских лососей и форелей. Чётким сестринским отношениям между ними «мешает» сима (рис. 3). В большей части генетических оценок сима кластеризуется с тихоокеанскими лососями, занимая базальное положение в этой клade [см. напр.: Alexandrou et al., 2013]. Она занимает базальное положение и в классификациях, построенных по морфологическим признакам, имея много предковых черт, сохранённых у тихоокеанских форелей [Глубоковский, 1995; Wilson, Williams, 2010]. Многие генетические исследования отмечают неустойчивое филогенетическое положение сими, даже когда филогенетические оценки помещают её внутри клад тихоокеанских лососей [Cretzschmar et al., 2012]. Например, в зависимости от маркёров (ядерные гены или мтДНК) и от метода кластеризации, сима попадает то к форелям, то к лососям, а то и оказывается вне их [Crespi, Fulton, 2004]. Более того, у сими отмечены неравномерность эволюционных темпов нуклеотидных замещений по ядерной и митохондриальной ДНК и, соответственно, разное положение на филогенетических деревьях, построенных по каждому из этих типов ДНК-маркёров [Олейник, 2000]. Жизненный цикл сими, скорее, форелевый: проходная форма мигрирует недалеко в море, а жилая форма не обязательно погибает после нереста [McKay et al., 1998].

Сима значительно подразделена и представляет собой комплекс подвидов [McKay et al., 1998]. Географически наиболее распространённая форма — это собственно сима, или масу (*masu*) *Oncorhynchus masou masou* (Brevoort, 1886), распространена от Японских островов и

Тайваня до Камчатки. Подвид амаго (*amago*) *O. m. ishikawae* (Jordan & McGregor, 1925) встречается только в реках южных Японских островов. Оба этих подвида имеют как жилую, так и проходную формы и генетически близки друг к другу [McKay et al., 1998]. Третий подвид — бива (*biwa*) *O. m. spp.*, или *O. m. rhodurus* Jordan & McGregor, 1925 — пресноводный и ограничен лишь озером Бива и его притоками (о. Хонсю). Запертая в пресной воде формозская сима (Тайвань) возведена в статус ещё одного подвида: *O. m. formosanus* Jordan & Oshima, 1919.

Все указанные отличия сими от остальных пяти видов тихоокеанских лососей поднимают вопрос о её филогенетическом и таксономическом статусе. Возможно, что развивающиеся сейчас полногеномные исследования вскоре дадут более полный ответ. Пока же можно говорить о монофилии только всего филума *Oncorhynchus* (рис. 3), а внутри него — о «трихотомии» тихоокеанских форелей, тихоокеанских лососей и сими (по крайней мере как об априорных филогенетических отношениях в этом филуме при использовании байесовских методов определения филогенетической топологии Salmoninae).

Сопоставление молекулярных и морфологических филогений. Филогенетические отношения между различными таксонами лососёвых рыб и таксономические схемы на протяжении последних десятилетий подвергались многочисленным ревизиям. При этом обнаруживались расхождения, иногда значительные, между «молекулярными» филогениями, построенными на основе разных фрагментов ДНК с использованием различных математических методов кластеризации и кладистского анализа. Заметим, что постепенно эти данные приводятся к определённому консенсусу. Такая же ситуация наблюдается и с «морфологическими» филогениями, построенными по морфологическим признакам, что подробно обсуждено в книге Глубоковского [1995]. Существуют также принципиальные, методологические различия между молекулярными и морфологическими филогениями в силу различного характера используемых признаков.

Чтобы прийти к консенсусу, Вилсон и Вильямс [Wilson, Williams, 2010] построили

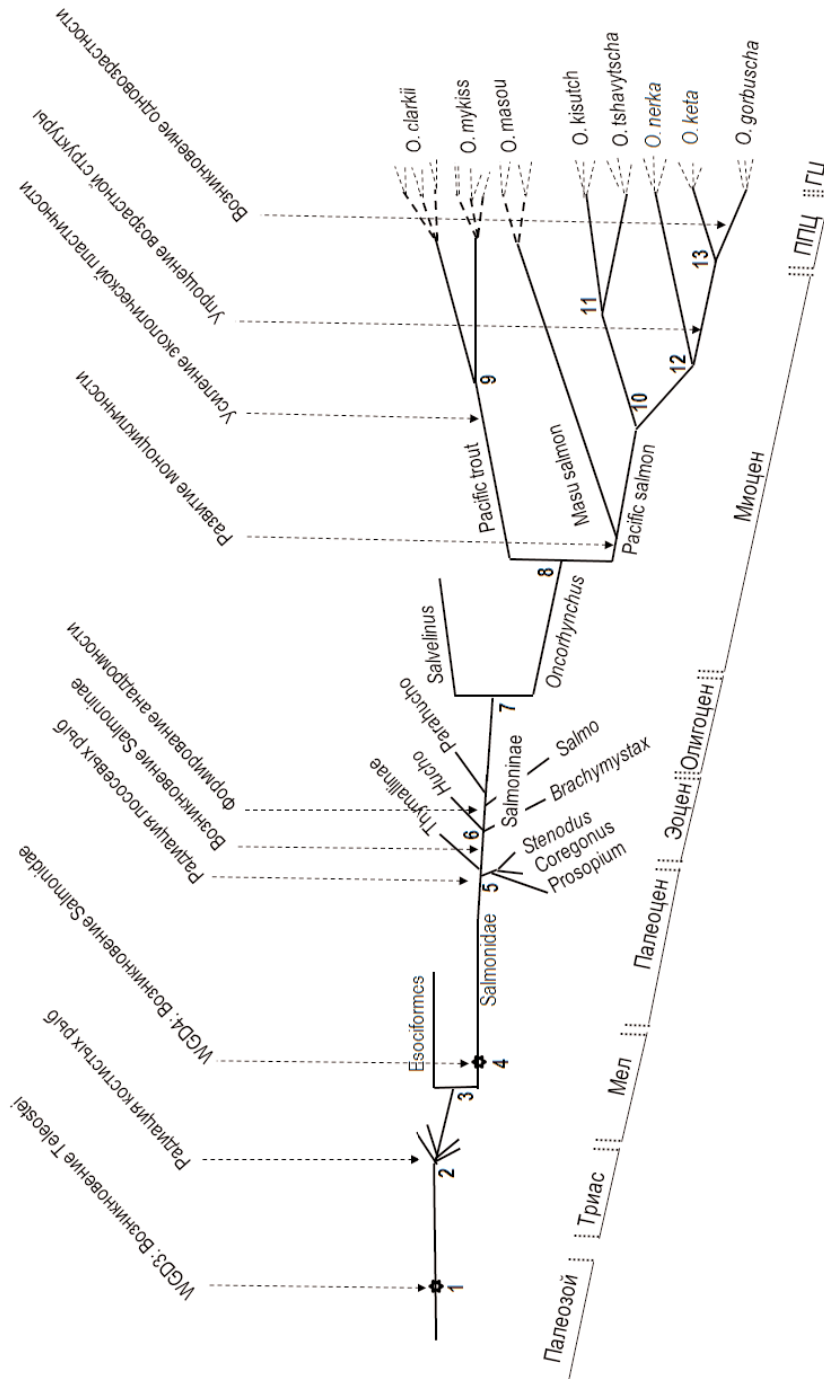


Рис. 3. Филогения лососёвых рыб и тонкая дифференциация тихоокеанских лососей и форелей: основные эволюционные события и датировки согласно молекулярным данным [Животовский, 2015, с изменениями]

Примечание.

Стратиграфическая шкала. Расположение и длины стратиграфических подразделений даны с различными масштабами для разных периодов и эпох, чтобы можно было осуществить привязку филогенетического дерева к палеонтологической шкале (использована схема периодизации Международной стратиграфической комиссии International Stratigraphic Chart 2009 г. <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2014-02.jpg>).

Сокращения: ППЦ — палеоцен+палеоэоцен, ПЦ — голоцен.

Нумерация, датировки и источники. Ниже цифры означают время в млн лет, в скобках — соответствующая ссылка: например, 270 (H) означает 270 млн лет назад, данные из [Hurley et al., 2007]. Приведены средние оценки времени; их доверительные интервалы или допуски даны в цитированных публикациях; некоторые даты получены из графиков и поэтому могут иметь небольшую погрешность. Все датировки округлены, чтобы не давать лишние неинформативных цифр, если они намного меньше доверительных интервалов.

Обозначения ссылок: ОЛ — Осинов, Лебедев [2004]; Ш — Шедько и др. [2012]; А — Alexandrou et al. [2013]; В — Berthelot et al. [2014]; С — Campbell et al. [2013]; Н — Hurley et al. [2007]; S — Santini et al. [2009]; C-L — Cr te-Lafreni re et al. [2012].

1 — геномная дупликация WGD3 в линии костистых рыб: 350 [цит. по: Guo et al., 2012], 270 (H); 2 — радиация костистых рыб: 193 (S), 219 (H); 3 — дивергенция лососеобразных и щукообразных: 113 (S), 94 (OΛ), 106 (Ш), 83 (A), 113–106 (C); 4 — геномная дупликация WGD4: 85–75 (OΛ), 80–70 (A), 96 (B); 5 — дивергенция лососёвых рыб: 69 (A), 54 (S), 59 (C-L), 46 (OΛ), 55–40 (C); 6 — дивергенция Salmoninae: 55 (A), 33–28 (C), 34 (C-L), 24 (Ш); 7 — разделение голавлов и тихоокеанских лососей/форелей: 31 (A), 32 (S), 25 (C-L), 16 (Ш), 18 (OΛ); 8 — разделение тихоокеанских форелей и лососей: 16 (C-L), 22 (A), 8 (OΛ); 9 — дивергенция тихоокеанских форелей: 11 (C-L), 13 (A); 10 — разделение линий нерка—горбуша—кета и кижуч—чавыча: 16 (A); 11 — дивергенция кижуч—чавыча: 9,5 (C-L), 11 (A), 5,5 (OΛ); 12 — дивергенция триады «нерка—кета—горбуша»: 11 (C-L), 10 (A); 13 — дивергенция кеты и горбуши: 7 (C-L), 6 (A).

Другие пояснения. Топология подсемейств хариусовых и сиговых следует данным по SINE-элементам [Matveev, Okada, 2009], а родов ленки и таймени, благородные лососи и сахалинский таймень даны как консенсусные по [Cr te-Lafreni re et al., 2012; Campbell et al., 2013; Alexandrou et al., 2013]. Подсемейство Salmoninae сформировалось в период между событиями 5 и 6; ископаемый род *Eosalmo*, вид *E. driftwoodensis* рассматривается как сестринская группа по отношению к остальным таксонам Salmoninae, датировка ~50 млн лет [Wilson, 1977. P. 54]; по используемой здесь стратификационной шкале эта датировка соответствует верхнему эоцену, хотя Вилсон отнёс её к среднему эоцену. Жирными штриховыми линиями схематически обозначено возникновение подвидов у тихоокеанских лососей и форелей, хотя ховка — дифференциация локальных популяций тихоокеанских лососей и форелей.

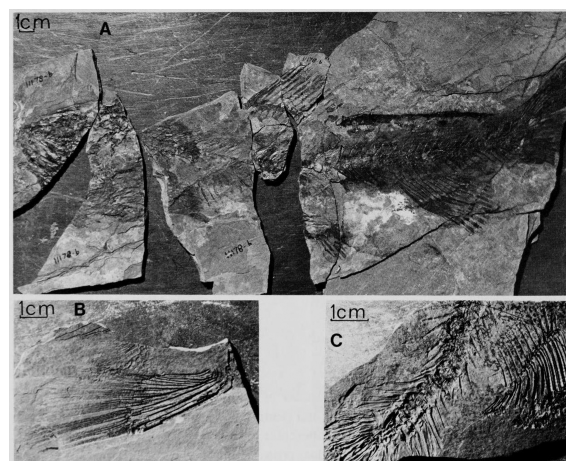


Рис. 4. Палеонтологические находки *Eosalmo driftwoodensis* Wilson, 1977. Разрешение на репродукцию рисунка любезно предоставили Dr. Nicola Woods (Royal Ontario Museum, Toronto, Canada; образец ROM 11178) и Dr. Kieran Shepherd (Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canada; образцы NMC 4571 и NMC J-45). Голотип вида (А) обнаружен в озёрных отложениях Дрифтвуд-парка в Британской Колумбии (Канада)

«супердерево» Salmoniformes и родственных отрядов, сведя воедино 38 топологий из 34 публикаций, полученных по разным группам признаков: фрагментам ядерной и митохондриальной ДНК, аллозимным маркерам, SINE-инсерциям, морфологическим (в основном остеологическим) признакам, миграционному поведению. Во многом это супердерево соответствует молекулярной филогении рис. 3, в т.ч. с объединением тихоокеанских лососей и форелей в один род — *Oncorhynchus*, но не во всём. Кардинальное отличие заключается в том, что *Salmo* оказывается сестринским по отношению к роду *Oncorhynchus* [см. также: Esteve, McLennan, 2007], в то время как согласно молекулярным данным именно *Salvelinus* является сестринским родом [Oakley, Phillips, 1999; Crespi, Teo, 2002; Осинов, Лебедев, 2004; Crespi, Fulton, 2004; Koop et al., 2008; Cr te-Lafreni re et al., 2012; Шедько и др., 2012 и др.].

Однако топология рода *Oncorhynchus* на супердереве [Wilson, Williams, 2010] полностью соответствует молекулярной классификации на рис. 3. А ведь ещё сравнительно недавно тихоокеанские форели считались представителями рода *Salmo*. Первая ревизия их систематического положения была сделана

В.Д. Владыковым в 1963 г.: он выделил форелей как подрод благородных лососей: *Parasalmo* Vladykov, 1972 [Богущая, Насека, 2004. С. 154]. Глубоковский и Глубоковская [1981] предложили придать тихоокеанским форелям родовую самостоятельность. Согласно этому микшижа была обозначена как *Parasalmo mykiss*, а лосось Кларка — как *P. clarkii*. Существенный шаг состоял в том, что они были объединены с тихоокеанскими лососями в один филум — тихоокеанский [Глубоковский, 1995]. Ввиду неполной монофилии *Parasalmo* и *Oncorhynchus* по отдельности, было предложено [Smith, Stearley, 1989] объединить их, оставив родовое название *Oncorhynchus* и обозначив указанные виды форелей, соответственно, как *Oncorhynchus mykiss* и *O. clarkii*. Дальнейшие исследования с привлечением более обширных данных по ядерному и митохондриальному геному подтвердили их объединение в рамках одного рода (см. ссылки к рис. 3).

Радикальным изменениям за последние десятилетия подверглось также положение сахалинского тайменя — раньше его относили к роду тайменей *Hucho*. В 1963 г. В.Д. Владыков по остеологическим особенностям выделил его в ранг подрода *Hucho*: *Parahucho* Vladykov, 1963 [Богущая, Насека, 2004. С. 153], с единственным представителем — сахалинским тайменем *P. perryi* Brevoort, 1856. Затем ему был придан статус рода на основе анализа краниологических и кариологических признаков [Глубоковский, Глубоковская, 1981]. В дальнейшем это было подтверждено генетическими данными: по разным типам маркёров различия между *Hucho* и *Parahucho* оказались больше, чем между *Hucho* и *Brachymystax* [Осинов, 1991; Phillips et al., 1995; Shed'ko et al., 1996], что привело к выделению последних как сестринских и тем самым к окончательному утверждению *Parahucho* в качестве рода; более того, *Hucho* и *Parahucho* характеризуют различные SINE-элементы [Matveev et al., 2007]. Однако положение его на филогенетическом дереве, построенном только по морфологическим признакам (в основании Salmoninae) [Глубоковский, 1995], отличается от такового по молекулярным данным, которые указывают на место *Parahucho* непосредственно перед отделением ветви *Oncorhynchus* (см. рис. 3) [Wi-

lson, Williams, 2010; Шедько, 2012; Cr t e- Lafreni re et al., 2012; Campbell et al., 2013; Alexandrou et al., 2013].

Таким образом, морфологические признаки могут приводить иногда к филогенетическим схемам, сильно отличающимся от представляемых на основе анализа ДНК-маркёров. Сказанное относится также и к поведенческим, демографическим и экологическим признакам, хотя их иногда успешно используют в филогенетических исследованиях (как, например, в филогении колюшек [цит. по: McDowall, 1997]. Однако последнее — это, скорее, исключение, чем правило. Проверка миграционного поведения как филогенетического маркёра (на примере анадромности) показала его ненадёжность: диадромные виды рыб возникали в разных филумах случайно, так же как и потеря диадромности [McDowall, 1997]. Яркий пример даёт озёрный подвид симы *Oncorhynchus masou* spp. (бива). Генетически бива удалена от проходных, более близких друг к другу форм симы Японских островов *O. m. masou* и *O. m. ishikawae*: судя по нуклеотидным различиям митохондриальной ДНК [Oohara, Okazaki, 1996], их дивергенция произошла около полумиллиона лет назад. За это время бива трансформировалась в пресноводную форму, утратив способность к секреции кортизола в жабрах и осморегуляции [Nakajima et al., 2014] и приобретя такие фенотипические особенности, которые ранее заставляли считать её другим видом [Kato, 1991]. В филогенетических исследованиях Глубоковского [1995] единственным случаем выпадения нерки из классической триады «нерка—кета—горбуша» была кластеризация по экологическим и поведенческим признакам. В исследовании [Esteve, McLennan, 2007] поведенческие и демографические признаки дали иную топологию филогенетического дерева тихоокеанских форелей и лососей, чем её дают генетические и морфологические признаки. Тихоокеанские форели заметно отличаются от тихоокеанских лососей по поведенческим и физиологическим особенностям: не совершают столь далёких морских миграций, не моноцикличны — выжившие после нереста особи могут повторно нереститься [Павлов, 1989], однако генетические критерии объединили их в один род.

Несоответствие между морфологическими и другими «не генетическими» филогениями, с одной стороны, и молекулярными филогениями — с другой, вызывается, вероятно, различным характером и разными темпами эволюционных изменений: более подвержены отбору сложные признаки, контролируемые комплексом взаимодействующих генов, а изменчивость на уровне ДНК является селективно более нейтральной и меняется медленней [Kimura, 1983; Животовский, 1984], тем самым точнее отражая родство. Так что прямое использование морфофизиологических, поведенческих, экологических и демографических признаков для построения филогенетических схем может столкнуться с проблемами интерпретации различий между таксонами вследствие возможной фенотипической лабильности этих признаков, их адаптивной природы, большой средовой вариабельности и, возможно, быстрых наследственных изменений в условиях меняющейся среды за эволюционно короткое время.

Тем не менее морфологические и другие фенотипические признаки сыграли огромную роль в становлении филогенетических исследований: на их основе были предложены базовые кладограммы основных таксонов. Они по-прежнему необходимы в палеонтологических исследованиях, важны для оценки качества молекулярных филогений, по ним можно проследить эволюционные преобразования, накладывая состояния признаков на ветви филогенетического дерева, построенного по молекулярным и/или комбинированным данным [Павлов, Осин, 2004; Wilson, Williams, 2010 и мн. др.].

АНАДРОМНОСТЬ: ПРЕСНОВОДНОЕ ИЛИ МОРСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ?

Многие виды лососёвых являются анадромными, обитая как в пресной, так и в солёной воде, меняя тип осморегуляции при пересечении границы этих двух сред. Например, тихоокеанские лососи после выклева из икры, отложенной на пресноводных нерестилищах, проводят первую часть жизни в реках и озёрах (от нескольких месяцев до нескольких лет — в зависимости от вида), затем скатываются весной в солоноватые воды побережья, а затем в конце лета — начале осени откочёвывают в места мор-

ского нагула на год или дольше, совершая порой тысячекилометровые миграции. Затем, достигнув больших размеров и половозрелого состояния, возвращаются в родные места на нерест, вновь заходя в пресные воды и поднимаясь вверх по рекам к речным и озёрным нерестилищам. Отсюда термин *анадромный* — от греческого *anadromos*, что означает «идущий вверх». Вместо «анадромный» в русскоязычной литературе обычно используют термин «проходной». Для обозначения остающейся в пресной воде формы анадромного вида используют термин *пресноводный*, или *жилой* (например, пресноводная форма, жилая форма).



Рис. 5. Нерестовый ход горбуши (р. Курилка, о. Итуруп, Курильские острова). Фото автора

Анадромность не является исключительным свойством тихоокеанских лососей и не все их особи до единой уходят в море. Если у горбуши и кеты вся молодь скатывается в море в первую же весну, т.е. в возрасте чуть более полугода, то у других видов некоторые особи могут оставаться в реке или озере на год или два, даже созревать там и участвовать в нересте, не выходя в море. Например, у нерки имеется обычная, проходная форма, а наряду с ней в том же стаде может существовать жилая форма — т.н. кокани. Особи проходной формы остаются в пресной воде до двух лет, затем уходят на нагул в океан ещё на несколько лет. Кокани остаются в пресной воде всю жизнь и принимают участие в нересте совместно с возвращающимися проходными рыбами. Генетическая природа кокани неясна, но известно, что в потомстве каждой из форм могут быть как кокани, так и проходные формы. Сестринская клада тихоокеанских форелей также включает анадромные ви-

ды, однако она имеет и внутривидовые жилые формы, весь жизненный цикл которых проходит в пресной воде [Павлов, Савваитова, 2001]. Сестринский к тихоокеанским лососям и форелям род гольцов является факультативно анадромным, как, например, *Salvelinus malma* Walbaum, 1792 и *S. leucomaenis* Pallas, 1814: имеются как проходные, так и жилые формы [FishBase, 2014].

Помимо анадромности, существует *катадромность* — антипод анадромности: нерест и раннее развитие в море, миграция в реки на нагул и повторное возвращение в море на нерест — как, например, у европейского угря *Anguilla anguilla* L., 1758.

Ещё один вариант поведения — это *амфидромность*: жизнь и размножение проходят преимущественно в одной среде (например, в пресной воде), выход в другую среду может быть лишь кратким эпизодом; примером является сахалинский подкаменщик *Cottus amblystomopsis* Schmidt, 1904. Организмы, обитающие в обеих средах, имеют общее название — *диадромные*. Большинство диадромных — рыбы, хотя есть диадромные моллюски и ракообразные. Всего известно 227 диадромных видов рыб, из которых почти половина анадромных (110) и по четверти остальных: 56 катадромных и 61 амфидромных [McDowall, 1997].

Каково происхождение анадромности тихоокеанских лососей и других лососёвых рыб? Были ли их предки пресноводными, а их потомки эволюционно трансформировались в анадромную форму? Или, напротив, предки лососёвых были изначально морскими, т.е. и размножение, и весь остальной жизненный цикл проходил в море, а затем процесс размножения переместился в пресные воды?

Ещё в 1918 г. В.В. Чернавин предложил гипотезу пресноводного происхождения лососёвых [цит. по: Глубоковский, 1995]. Затем она была поддержана экологической гипотезой Гросса [Gross, 1987], согласно которой анадромность тихоокеанских лососей сформировалась как эволюционная стратегия в целях лучшего обеспечения пищей, ибо воды северной части Тихого океана являются более продуктивными, чем пресноводные водоёмы. Однако бóльшая продуктивность приарктических вод Тихого океана не является достаточным факто-

ром для возникновения анадромности: высокая смертность при смене среды обитания может свести на нет адаптивное преимущество кормовой обеспеченности. Тихоокеанские лососи, как и некоторые другие виды лососёвых (например, благородный лосось), смогли эволюционировать так, чтобы обеспечить как необходимый уровень выживаемости в обеих средах, так и репродуктивный успех (воспроизводство и выживаемость молоди). Такой стратегии, связанной со значительной физиологической перестройкой организма и приобретением новых функций, эволюционно достичь непросто, почему анадромных видов рыб не так уж и много: меньше 0,4% среди костистых рыб. Достигли этого проходные лососёвые через ускоренные темпы роста, достижение больших размеров тела, запасание энергии, увеличенный размер икринок и пр. [Gross et al., 1988]. Действительно, плодовитость самок анадромных лососей в среднем меньше плодовитости неанадромных лососёвых рыб, но зато выживаемость личинок у них гораздо выше за счёт большего размера икринок: $5,27 \pm 0,96$ мм в диаметре против $2,77 \pm 1,05$ мм у неанадромных видов [Gross, 1987]; малый размер икры является филогенетически предковым состоянием [Павлов, Осин, 2004]. Даже в пределах одного вида проходные формы превосходят жилых по признакам, обеспечивающим жизнеспособность и конкурентоспособность производителей и выживаемость их потомства: они больше по размеру, а их репродуктивный потенциал в два-пять раз выше [Gross, 1987]. Любопытно также, что аккумуляция в мышцах каротиноидов (обеспечивающих алый цвет мышц лососей и затем при половом созревании транспортируемых в кожу и икру), вероятно, также развилась как эволюционное преимущество: благодаря ей выше выживаемость икры и эмбрионов [Craik, 1985].

Сравнительно недавно был развит иной, чем у Гросса [Gross, 1987], взгляд на происхождение анадромности, названный гипотезой «безопасного места» (safe-site): рыбы морского происхождения становятся анадромными в поисках более безопасного места для развития икры [Dodson et al., 2009]. Авторы проверили свою гипотезу на корюшковых рыбах (*Osmeriformes*), включающих весь спектр форм мигра-

ционного поведения в отношении обеих сред обитания: морскую, пресноводную и диадромную. Доводы носят вероятностный характер и основаны на филогенетической реконструкции миграционного поведения у родственных видов: чем больше в данном филуме видов одного типа (например, формы миграционного поведения), тем более вероятно, что их общий предок того же типа. Этот же метод филогенетической реконструкции привёл авторов к выводу о пресноводном происхождении лососёвых [Dodson et al., 2009]. Аналогичный подход привёл Александру с соавторами [Alexandrou et al., 2013] к тому же выводу: вероятность того, что предковое состояние в основании как Salmoninae, так и всего филума Salmonidae — пресноводность, больше 0,95.

Приведём основные аргументы в пользу пресноводного происхождения лососёвых с учётом сведений об их миграционном поведении и схемы филогенеза, данной на рис. 3.

1. Наиболее древний обнаруженный представитель подсемейства Salmoninae — *Eosalmo driftwoodensis* предполагается пресноводным, поскольку в отложениях были обнаружены рыбы всех возрастов [Wilson, 1974]. Вероятностный метод филогенетической реконструкции также указывает на пресноводность предкового вида в корне Salmoninae и на возникновение анадромности в линии, ведущей к кладе (*Salmo* (*Parahucho* (*Salvelinus*, *Oncorhynchus*))) [Dodson et al., 2009; Alexandrou et al., 2013].

2. Вероятностный метод филогенетической реконструкции указывает на пресноводность предкового вида в корне семейства Salmonidae [Alexandrou et al., 2013]. Если бы предок был морского происхождения, то тогда необходимо было бы констатировать множественную трансформацию к пресноводному состоянию в дивергировавших ветвях, что в высшей степени маловероятно, поскольку переход между состояниями (например, от пресноводности к анадромии) занимает десятки миллионов лет [Alexandrou et al., 2013].

3. Все лососёвые ведут своё генетическое происхождение единым стволом от одной эволюционной точки — четвёртой полногеномной дупликации WGD4 (точки 4 на рис. 3). Если бы особи, несущие эту дупликацию, оказались представителями морского вида, то им надо бы-

ло бы претерпеть трансформацию к пресноводности до момента диверсификации (т.е. до точки 5 рис. 3). Такое событие теоретически не исключено с учётом довольно значительного имевшегося эволюционного времени. Однако оно маловероятно, ибо такой эволюционный сценарий требует, чтобы общий предок лососеобразных и щукообразных тоже был морским (т.к. точки 3 и 4 на рис. 3 разделяет мало времени), а значит, одновременно должна была бы произойти трансформация к пресноводности также и в линии Esociformes.

Поэтому если в эволюционной предыстории лососёвых рыб и был морской предок, то гораздо вероятнее, что он должен был существовать в филуме Euteleostei, а затем трансформироваться к пресноводному состоянию до разделения отрядов щукообразных и лососеобразных. Количественные оценки здесь делать трудно, поскольку надо знать, какие из суб-филумов Euteleostei ближе к Salmoniformes + Esociformes: в разных исследованиях сестринскими здесь выступают различные таксоны и потому этот вопрос нуждается в дальнейшем уточнении [Betancur-R. et al., 2013; Campbell et al., 2013]. Действительно, в одних исследованиях таковыми являются пресноводные галаккиды Galaxiidae [Betancur-R. et al., 2013], в других — морские аргентиниды Argentiniformes [Broughton et al., 2013], в третьих — сестринские комбинации этих и других отрядов [Осинов, Лебедев, 2004; Santini et al., 2009].

Что же касается предмета нашего внимания — лососёвых рыб, формирование которых инициировано полногеномной дупликацией WGD4, то с большой вероятностью можно утверждать, что происхождение Salmonidae — пресноводное.

В заключение этого раздела нельзя не затронуть всё ещё слабо разработанную тему эволюции моноцикличности тихоокеанских лососей. В отличие от других лососёвых рыб, они умирают вскоре после нереста; исключение составляют жилые формы сима, которые остаются в пресной воде, созревают и могут выжить после нереста; однако, если сима выходит на нагул в морскую воду, то по возвращении гибнет после нереста. Вероятно моноцикличность у тихоокеанских лососей развилась в ответ на анадромное поведение как решение эволю-

ционной дилеммы — что выбрать в условиях дальней миграции к океаническим ресурсам: полный расход энергии, оставшейся после преодоления тысячекилометровой дистанции на пути к нерестилищам, на продуцирование крупной икры в целях лучшего выживания личинок и, следовательно, с посленерестовой гибелью или же выживаемость производителей после нереста. Более выгодным эволюционным решением оказалось первое [Crespi, Teo, 2002; Bonnet, 2011], и потому ветвь тихоокеанских лососей эволюционировала в сторону моноцикличности, хотя у симы она неполная, а у других лососёвых, которых формально не относят к моноциклическим видам, таких как, например, атлантический лосось или гольцы, также наблюдается частичная гибель производителей после нереста. Эволюция моноцикличности ждёт своего более глубокого исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Терминальные ветви филогенетического дерева на рис. 3 представлены популяциями. Внутривидовая популяционная структура — эта обширная область исследования лососёвых рыб — не нашла своего отражения в данной лекции. Работы последних лет привнесли много нового в исследования как филогенеза видов, так и их популяционной организации. Это и расширение панели генетических маркёров — от традиционных до новых методов геномного секвенирования, и подходы к анализу транскриптов на ДНК-микрочипах, позволяющие исследовать функционально важную внутри- и межвидовую вариабельность, и биоинформатические методы анализа огромных массивов данных, и новые концепции одновременного учёта генетических, экологических, демографических, палеонтологических и других данных. При этом в анализе данных используют не только традиционные методы популяционной генетики и популяционной биологии, основанные на параметрических оценках генетических дистанций и других популяционно-генетических параметров, но и филогенетические методы анализа нуклеотидных последовательностей для оценки межпопуляционных различий, определения временных интервалов в жизни популяций, выявления родства популяционных группировок. Однако это тема другой лекции.

Благодарности

Работа проводилась по гранту Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов») и грантам РФФИ № НК 14-04-92005 и № 15-04-02511.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П. 1983. Генетические процессы в популяциях. 3-е издание. М: Наука. 278 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 288 с.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Шевляков Е.А., Заварина Л.О., Бачевская Л.Т., Черешнев И.А., Брыков В.А., Ковалёв М.Ю., Шевляков В.А., Сидорова С.В., Борзов С.И., Погодин В.П., Фёдорова Л.К., Животовский Л.А. 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 39–47.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: КМК. 389 с.
- Васильев В.П. 1977. О полиплоидии у рыб и некоторые вопросы эволюции кариотипов лососевых (Salmonidae) // Журнал общей биологии. Т. 38. С. 380–392.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука. 300 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 110 с.
- Викторовский Р.М., Макоедов А.Н., Шевчишин А.А. 1985. Хромосомные наборы ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых // Цитология. Т. 6. С. 703–709.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К. 1977. Механизмы и темпы видообразования у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Pisces) // ДАН СССР. Т. 235. С. 946–949.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 341 с.
- Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. 1981. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 5–66.
- Двинин П.А. 1959. Лососи Сахалина и Курил. М.: Рыбн. хоз-во. 37 с.
- Животовский Л.А. 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука. 183 с.
- Животовский Л.А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим

- маркёрам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопросы ихтиологии. Т. 53. С. 371–376.
- Животовский Л.А. 2015. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. Т. 51. С. 584–599.
- Зиничев В.В., Леман В.Н., Животовский Л.А., Ставенко Г.А. 2012. Теория и практика сохранения биоразнообразия при разведении тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО. 238 с.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука. 237 с.
- Олейник А.Г. 2000. О темпах эволюции митохондриального и ядерного геномов лососевых рыб семейства Salmonidae // Биология моря. Т. 26. С. 410–416.
- Осинов А.Г. 1991. Генетическая дивергенция и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachytystax* и тайменей родов *Hucho* и *Parahucho* // Генетика. Т. 27. С. 2127–2136.
- Осинов А.Г., Лебедев В.С. 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопросы ихтиологии. Т. 44. С. 738–765.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые: биология развития и воспроизводство. М.: Изд-во МГУ. 213 с.
- Павлов Д.А., Осинов А.Г. 2004. Основные особенности раннего онтогенеза лососеобразных рыб (Salmoniformes) и других представителей надотряда Protacanthopterygii в связи с филогенией // Вопросы ихтиологии. Т. 44. С. 293–312.
- Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. 2011 / Под ред. Д.С. Павлова, М.К. Глубоковского. М.: ВНИРО-ИПЭЭ РАН. 141 с.
- Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. 2001 / Под ред. Д.С. Павлова, К.А. Савваитовой. М.: Научный мир. 200 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 336 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 493 с.
- Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. 2014. Эволюция микросателлитных локусов лососевых рыб // Генетика. Т. 50. С. 967–974.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2012. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и её молекулярная датировка: анализ ядерного гена *RAG1* // Генетика. Т. 48. С. 676–680.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Ч. I. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Ч. II. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 473 с.
- Alexandrou M.A., Swartz B.A., Matzke N.J., Oakley T.H. 2013. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 69. P. 514–523.
- Allendorf F.W., Hohenlohe, P.A., Luikart G. 2010. Genomics and the future of conservation genetics // Nature Reviews Genetics. V. 11. P. 697–709.
- Allendorf F.W., Danzmann R.G. 1997. Secondary tetrasomic segregation of MDH-B and preferential pairing of homeologues in rainbow trout // Genetics. V. 145 (4). P. 1083–1092.
- Allendorf F.W., Thorgaard G.H. 1984. Tetraploidy and evolution of salmonid fishes // Evolutionary Genetics of Fish / Ed. B.J. Turner. Plenum Press. P. 1–53.
- Augerot X., Foley D.N. 2005. Atlas of Pacific Salmon. State of the Salmon. University of California Press. Berkeley. 150 p. [Перевод: Ожеро Э., Фули Д.Н. 2009. Тихоокеанские лососи: Атлас. Владивосток: Рея. 151 с.]
- Bernatchez L., Landry C. 2003. MHC studies in non-model vertebrates: what have we learned about natural selection in 15 years? // Journal of Evolutionary Biology. V. 16. P. 363–377.
- Betancur-R. R., Broughton R.E., Wiley E.O. et al. 2013. The tree of life and a new classification of bony fishes // PLoS Currents. V. 5. 45 p.
- Berthelot C., Brunet F., Chalopin D., Juanchich A., Bernard M. et al. 2014. The rainbow trout genome provides novel insights into evolution after whole-genome duplication in vertebrates // Nature Communications. V. 5. DOI: 10.1038/ncomms4657.
- Bonnet X. 2011. The evolution of semelparity // Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes / Ed. D.M. Sever. Science Publishers eBook. P. 645–672.
- Broughton R.E. 2010. Phylogeny of teleosts based on mitochondrial genome sequences // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds. J.S. Nelson, H.-P. Schultze, M.V.H. Wilson. Friedrich Pfeil, München, Germany. P. 61–76.
- Broughton R.E., Betancur-R. R., Li Ch. 2013. Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution // PLOS Currents Tree of Life. P. 1–33.
- Campbell M.A., Andrés Lopez J., Sado T., Miya M. 2013. Pike and salmon as sister taxa: detailed intraclade resolution and divergence time estimation of Esociformes + Salmoniformes based on whole mitochondrial genome sequences // Gene. V. 530. P. 57–65.
- Craig J.C.A. 1985. Egg quality and egg pigment content in salmonid fishes // Aquaculture. V. 47. P. 61–88.
- Crespi B.J., Fulton M.J. 2004. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 31. P. 658–679.
- Crespi B.J., Teo R. 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes // Evolution. V. 56. P. 1008–1020.
- Crte-Lafreniere A., Weir L.K., Bernatchez L. 2012. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // PLoS One 7: e46662.

- Danzmann R.C., Davidson E.A., Ferguson M.M., Gharbi K., Koop B.F., Hoyheim B., Davidson W.S. 2008. Distribution of ancestral proto-Actinopterygian chromosome arms within the genomes of 4R-derivative salmonid fishes (rainbow trout and Atlantic salmon) // BMC Genomics. V. 9. P. 557.
- Dodson J.J., Laroche J., Lecomte F. 2009. Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes // American Fisheries Society Symposium. V. 89. P. 63–77.
- Esteve M., McLennan D.A. 2007. The phylogeny of *Oncorhynchus* (Euteleostei, Salmonidae) based on behavioral and life history characters // Copeia. N 3. P. 520–533.
- FishBase. 2014. Version 06/2014. <http://www.fishbase.org>
- Gregory T.R. 2005. Animal genome size database. <http://www.genomesize.com>
- Gross M.R. 1987. Evolution of diadromy in fishes // American Fisheries Society Symposium. V.1. P. 14–25.
- Gross M.R., Coleman R.M., McDowall R.M. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration // Science. V. 239. P. 1291–1293.
- Guo B., Zou M., Wagner A. 2012. Pervasive indels and their evolutionary dynamics after the fish-specific genome duplication // Molecular Biology and Evolution. V. 29. P. 3005–3022.
- Hamada M., Kido Y., Himberg M., Reist J.D., Ying C., Hasegawa M., Okada N. 1997. A newly isolated family of short interspersed repetitive elements (SINEs) in coregonid fishes (whitefish) with sequences that are almost identical to those of the *SmaI* family of repeats: possible evidence for the horizontal transfer of SINEs // Genetics. V. 146. P. 355–367.
- Hendrix R., Hauswaldt J.S., Veith M., Steinfartz S. 2010. Strong correlation between cross amplification success and genetic distance across all members of True Salamanders (Amphibia: Salamandridae) revealed by *Salamandra salamandra* specific microsatellite loci // Molecular Ecology Resources. V. 10. P. 1038–1047.
- Hurley I.A., Mueller R.L., Dunn K.A., Schmidt E.J., Friedman M., Ho R.K., Prince V.E., Yang Z., Thomas M.G., Coates M.I. 2007. A new time-scale for ray-finned fish evolution // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 274. P. 489–498.
- Holland P.W., Garcia-Fernandez J., Williams N.A., Sidow A. 1994. Gene duplications and the origins of vertebrate development. Development (Supplement). P. 125–133.
- Kasahara M. 2007. The 2R hypothesis: an update // Current Opinion in Immunology. V. 19. P. 547–552.
- Kato F. 1991. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific Salmon Life Histories / Eds. C. Groot, L. Margolis. UBC Press. University of British Columbia, Vancouver. P. 449–520.
- Kimura M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 367 p. (Перевод: Кимура М. 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 394 с.).
- Koop B.F., Von Schalburg K.R., Leong J., Walker N., Lieph R., Cooper G.A., Robb A., Beetz-Sargent M., Holt R.A., Moore R., Brahmbhatt S., Rosner J., Rexroad III C.E., McGowan C.R., Davidson W.S. 2008. A salmonid EST genomic study: genes, duplications, phylogeny and microarrays // BMC Genomics. V. 9. P. 545.
- Lamaze F.C., Pavey S.A., Normandeau E., Roy G., Garant D., Bernatchez L. 2014. Neutral and selective processes shape MHC gene diversity and expression in stocked brook charr populations (*Salvelinus fontinalis*) // Molecular Ecology. V. 23. P. 1730–1748.
- Lu J., Eric Peatman, Haibao Tang, Joshua Lewis, Zhanjiang Liu. 2012. Profiling of gene duplication patterns of sequenced teleost genomes: evidence for rapid lineage-specific genome expansion mediated by recent tandem duplications // BMC Genomics. V. 13. P. 246.
- Matveev V., Nishihara H., Okada N. 2007. Novel SINE families from salmon validate *Parahucho* (Salmonidae) as a distinct genus and give evidence that SINEs can incorporate LINE-related 3'-tails of other SINEs // Molecular Biology and Evolution. V. 24. P. 1656–1666.
- Matveev V., Okada N. 2009. Retroposons of salmonoid fish (Actinopterygii: Salmonoidei) and their evolution // Gene. V. 434. P. 16–28.
- McDowall R.M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis // Reviews in Fish Biology and Fisheries. V. 7. P. 443–462.
- McKay Sh.J., Nakayama I., Smith M.J., Delvin R.H. 1998. Genetic relationship between masu and amago salmon examined through sequence analysis of nuclear and mitochondrial DNA // Zoological Science. V. 15. P. 971–979.
- Montgomery D.R. 2000. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim Topography // Geology. V. 28. P. 1107–1110.
- Murata S., Takasaki N., Saitoh M., Okada N. 1993. Determination of the phylogenetic relationships among Pacific salmonids by using short interspersed elements (SINEs) as temporal landmarks of evolution // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 90. P. 6995–6999.
- Murata S., Takasaki N., Saitoh M., Tashida H., Okada N. 1996. Details of retropositional genome dynamics that provide a rationale for a generic division: the distinct branching of all the Pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) from the Atlantic salmon and trout (*Salmo*) // Genetics. V. 142. P. 915–926.
- Murata S., Takasaki N., Okazaki T., Kobayashi T., Numachi K., Chang K.H., Okada N. 1998. Molecular evidence from short interspersed elements (SINEs) that *Oncorhynchus masou* (Cherry Salmon) is monophyletic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. P. 1864–1870.
- Nakajima T., Shimura H., Yamazaki M., Fujioka Y., Ura K., Hara A., Shimizu M. 2014. Lack of hormonal stimulation prevents the landlocked Biwa Salmon (*Oncorhynchus masou* subspecies) from adapting to seawater // The American Journal of Physiology — Regula-

- tory, Integrative and Comparative Physiology. V. 307: R414–425.
- Oohara I., Okazaki T. 1996. Genetic relationship among three subspecies of *Oncorhynchus masou* determined by mitochondrial DNA sequence analysis // Zoological Science. V. 13. P. 189–198.
- Oakley T.H., Phillips R.B. 1999. Phylogeny of salmonine Fishes Based on growth hormone introns: Atlantic (*Salmo*) and Pacific (*Oncorhynchus*) salmon are not sister taxa // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 11. P. 381–393.
- Ohno S. 1970. Evolution by gene duplication. New York: Springer-Verlag. 160 p. (Перевод: Оно. С. 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир. 362 с.)
- Osinov A.G., Lebedev V.S. 2000. Genetic divergence and phylogeny of the Salmoninae based on allozyme data // Journal of Fish Biology. V. 57. P. 354–381.
- Pacific salmon life histories. 1991 / Eds. C. Groot, L. Margolis. UBC Press. University of British Columbia. Vancouver. 564 p.
- Phillips R.B., Oakley T.H., Davis E.L. 1995. Evidence supporting the paraphyly of *Hucho* (Salmonidae) based on ribosomal DNA restriction maps // Journal of Fish Biology. V. 47. P. 956–961.
- Quinn Th.P. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. UBC Press. American Fishery Society. Bethesda. 362 p.
- Robinson J., Waller M.J., Fail S.C. et al. 2009. The IMGT/HLA database // Nucleic Acids Research. V. 37. D1013–D1017.
- Santini F., Harmon L.J., Carnevale G., Alfaro M.E. 2009. Did genome duplication drive the origin of teleosts? A comparative study of diversification in ray-finned fishes // BMC Evolutionary Biology. V. 9. P. 194.
- Samon M., Wolfe K.H. 2007. Consequences of genome duplication // Current Opinions Genet. Dev. V. 17. P. 505–512.
- Shed'ko S.V., Ginatulina L.K., Parpura I.Z., Ermolenko A.V. 1996. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // Journal of Fish Biology. V. 49. P. 815–829.
- Smith G.R., Montgomery D.R., Peterson N.P., Crowley B. 2007. Spawning sockeye salmon fossils in Pleistocene lake beds of Skokomish Valley, Washington // Quaternary Research (Orlando). V. 68. P. 227–238.
- Smith G.R., Stearley R.F. 1989. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts // Fisheries. V. 14. P. 4–10.
- Spurgin L.G., Richardson D.S. 2010. How pathogens drive genetic diversity: MHC, mechanisms and misunderstanding // Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences. V. 277. P. 979–988.
- Stearley R.F. 1992. Historical ecology of Salmoninae, with special reference to *Oncorhynchus* // Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes / Ed. R.L. Mayden. Stanford Univ., California. P. 622–658.
- Waples R.S., Pess G.R., Beechie T. 2008. Evolutionary history of Pacific salmon in dynamic environments // Evolutionary Applications. V. 1. P. 189–206.
- Wilson M.V.H. 1977. Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia // Life Sciences Contributions. Royal Ontario Museum. V. 113. P. 1–61.
- Wilson M.V.H., Li G.-Q. 1999. Osteology and systematic position of the Eocene salmonid *Eosalmo driftwoodensis* Wilson from western North America // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 125. P. 279–311.
- Wilson M.V.H., Williams R.G. 2010. Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds. J.S. Nelson, H.-P. Schultze, M.V.H. Wilson. Friedrich Pfeil, München, Germany. P. 379–409.
- Yang Z., Rannala B. 2012. Molecular phylogenetics: principles and practice // Nature Reviews Genetics. V. 13. P. 303–314.
- Zhivotovskiy L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D., Safonov S.N., Shitova M.V., Zolotukhin S.F., Makeev S.S., Weiss S., Rand P.S., Semenchenko A.Yu. 2015. Ecogeographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // Conservation Genetics. V. 16. P. 431–441.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Сведения о тихоокеанских лососях и форелях

Тихоокеанские лососи и форели — одни из самых быстрорастущих, крупных и в основном короткоживущих рыб пресных вод, достигающие в длину 50–90 см за 2–6 лет. Все лососёвые рыбы — хищники, питаются насекомыми, личинками, мелкой рыбой. Представители Salmoninae, а в их числе тихоокеанские лососи и форели, характеризуются большими челюстями с хорошо развитыми зубами, сравнительно мелкой чешуёй, большими размерами тела, крупной икрой и, соответственно, сравнительно небольшим числом икринок (до нескольких тысяч), выраженной заботой самок о потомстве (зарыванием оплодотворённой икры в создаваемые нерестовые гнёзда в грунте водоёмов), относительно длинным инкубационным периодом (несколько месяцев).

Филогенетические отношения и, соответственно, систематика лососёвых рыб на протяжении последних десятилетий подвергались многочисленным ревизиям. В приведённой нами упрощённой схеме не указаны роды *Salmothymus* и *Salvethymus*, поскольку они близки к *Salmo* и *Salvelinus* соответственно, и некоторые другие, присутствующие в ряде классификаций [Глубоковский, 1995; Осинов, Лебедев, 2004 и др.]. В ряде классификаций ранги подсемейств повышены до семейств [Решетников и др., 1989, 2002; Черешнев и др., 2002]. Тихо-

океанских форелей прежде относили к роду *Salmo*, затем выделили в отдельный род *Parasalmo* [Глубоковский, Глубоковская, 1981], а потом присоединили к *Oncorhynchus* [Smith, Stearley, 1989]. Ряд ихтиологов придерживается прежней классификации с отнесением тихоокеанских лососей и тихоокеанских форелей к разным родам — *Oncorhynchus* и *Parasalmo*.

Систематика лососёвых рыб. Не вдаваясь в детали, даём следующую упрощённую схему:

- Отряд Salmoniformes (Лососеобразные)
- Семейство Salmonidae (Лососёвые)
 - Подсемейство Coregoninae (Сиговые)
 - Род *Coregonus* — сиги
 - Род *Prosopium* — вальки
 - Род *Stenodus* — нельмы
 - Подсемейство Thymallinae (Хариусовые)
 - Род *Thymallus* — хариусы
 - Подсемейство Salmoninae (Лососёвые)
 - Род *Brachymystax* — ленки
 - Род *Hucho* — таймени
 - Род *Parahucho* — сахалинский таймень
 - Род *Salmo* — настоящие лососи
 - Род *Salvelinus* — гольцы
 - Род *Oncorhynchus* — тихоокеанские лососи и форели

Видовой состав тихоокеанских лососей (Pacific salmon) и тихоокеанских форелей (Pacific trout)

К тихоокеанским лососям относят следующие шесть видов:

- горбуша (англ.: pink salmon) *O. gorbuscha* Walbaum (1792);
- кета (англ.: chum salmon) *O. keta* Walbaum (1792);
- нерка, или красная (англ.: sockeye salmon) *O. nerka* Walbaum (1792);
- чавыча (англ.: chinook salmon, king salmon) *O. tshawytscha* Walbaum (1792); иногда *tschawytscha*;
- кижуч (англ.: coho salmon, silver salmon) *O. kisutch* Walbaum (1792);
- сима (англ.: masu salmon, cherry salmon) *O. masou* Brevoort (1886).

Тихоокеанским лососям посвящена обширная литература. Укажем среди них общую сводку [Groot, Margolis, 1991], популярный обзор [Augerot, Foley, 2005], книги по биологии видов [Двинин, 1959; Павлов, 1989], филогении и систематике [Глубоковский, 1995], таксономии [Черешнев и др., 2002], морскому периоду жизни [Шунтов, Темных, 2008, 2011], заводскому разведению [Смирнов, 1975], структуре популяций [Коновалов, 1980; Алтухов и др., 1997], природоохранным аспектам [Павлов, Глубоковский, 2011; Зиничев и др., 2012], и многие другие; множество публикаций посвящены частной биологии видов.

Базовых видов тихоокеанских форелей существует два: микижа *Oncorhynchus mykiss* Walbaum (1792) и лосось Кларка *O. clarkii* Richardson (1836), в обиходе «лосось — перерезанное горло» (от англ. cutthroat trout). В основном обитают в водоёмах тихоокеанского побережья Северной Америки, где имеются и другие их представители: *gilae*, *apache*, *chrysogaster*. Единственный представитель тихоокеанских форелей в Азии — камчатская микижа [Павлов, Савваитова, 2001]. Микижа имеет две формы — проходную (называемую на Камчатке камчатской сёмгой, а в Америке — стальноголовым лососем, англ.: steelhead trout) и пресноводную (радужная форель, англ.: rainbow trout). Проходная камчатская сёмга и пресноводная микижа Азии, американские стальноголовый лосось и радужная форель — это один вид [Павлов, Савваитова, 2001]. В Азии дифференциация локальных форм и популяций микижи низка, а в Америке, где этот вид предположительно и возник, гораздо выше. В целом внутривидовая структура микижи сложна: выделено пять подвидов — четыре на американском континенте (*mykiss gairdnerii*, *m. aquabonita*, *m. irideus*, и *m. gilbertii*) и один на азиатском (*m. mykiss*); имеются проходная и жилая формы, выделено большое число генетически различных популяций более низкого ранга. Азиатские и американские популяции этого вида заметно дифференцированы. Детальное описание азиатских форелей и их популяционной структуры дано в книге Павлова и Савваитовой [2001].

Поступила в редакцию 15.06.2015 г.

Принята после рецензии 17.07.2015 г.

Evolutionary history of Pacific salmon and trout

L.A. Zhivotovsky

N.I. Vavilov Institute of General Genetics; Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)

The lecture presents genetic data on the evolution and phylogeny of salmonids (Salmonidae), with emphasis on Pacific salmon and trout. Published material on nucleotide sequences of various fragments of mitochondrial and nuclear DNA as well as on mobile genetic elements (SINE elements) are attracted; the arguments for autopolyploidy origin of salmonid fishes are given. The role of genomic changes in the evolution, particularly whole-genome tetraploidy, is discussed. The natural origin of the genetic history of Salmonidae is whole-genome duplication, WGD4, that had occurred soon after separation from Esociformes (from 70 to 96 billion years, according to different estimates). A phylogenetic tree of Salmonidae is presented, as a compromise of different partial phylogenetic schemes, with time estimates of the events based on molecular data and with ties to a stratigraphic scale. Here is presented a more detailed phylogeny of the subfamily Salmoninae, which suggests that *Salvelinus* is a sister genus to Pacific salmon and trout. The mutual status of Pacific salmon and trout and systematic position of masu salmon *Oncorhynchus masou* is considered. The morphological and molecular phylogenies are compared to each other, and their incomplete correspondence is discussed. The arguments are considered in favor of freshwater origin of the branch leading to Salmonidae, which goes back to the time before the separation between Esociformes and Salmonidae. The detailed structure of the material, characterization of major phylogenetic events in the history of salmonid fishes, discussion of 'pluses' and 'minuses' of different phylogenetic methods, a brief general description of Pacific salmon and trout, and a large list of literature makes this review useful for students and graduate students in various areas: ichthyology, paleontology, evolution, genetics.

Key words: salmonid fishes, Salmonidae, Salmoninae, evolution, tetraploidy, phylogeny, genetics, freshwater origin, molecular data, morphology.