

ДИСКУССИИ

УДК 597.553.2.
EDN GJOIX

DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-3-27-50

РОЛЬ МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ
В ФОРМИРОВАНИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ ДИАДРОМНЫХ ЛОСОСЕВЫХ

© 2025 г. А.Н. Строганов¹ (spin: 6178-0260), О.А. Булатов² (spin: 2222-6984),
Е.В. Пономарева¹ (spin: 5761-9521), К.И. Афанасьев³ (spin: 4726-2010),
Г.А. Рубцова³ (spin: 9028-4471)

1 – Московский государственный университет (МГУ),
Россия, Москва, 119234

2 – ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО», Россия, Москва, 105187

3 – Институт общей генетики РАН (ИОГен РАН), Россия, Москва, 127238
E.mail: andrei_str@mail.ru

Поступила в редакцию 11.07.2025 г.

Представлен обзор таксонов в рамках подсемейства лососевых, выполненный на основе рассмотрения морфо-биологических характеристик, палеонтологических, генетических данных, особенностей истории формообразования. Отмечается, что наряду с ветвями *Salmo* и *Salvelinus*, выделенная В.Д. Владыковым ветвь *Parasalmo* входит в состав основного макроэволюционного ствола в эволюции лососевых, учитывая диадромность и полицикличность в качестве основных признаков. При этом, используя преимущества полицикличности в плане устойчивости к изменениям факторов среды, они реализовали широкое расселение в северных акваториях Атлантического и Тихого океанов, циркумполярное распределение в Арктике. Высокочисленная группа моноциклических тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) превалирует в северотихоокеанских акваториях с достаточно стабильными (по сравнению с североатлантическими и арктическими водами) климато-океанологическими условиями в интерстадиалы и еще более стабильными условиями в стадиалы на фоне прекращения поступления арктических вод в регион при «осушении» Берингова пролива в ходе океанской регрессии. С использованием комплекса данных при рассмотрении специфики макроэволюционных процессов, на основе и в развитие взглядов исследователей (Парин и др., 2014; Животовский, 2015; Решетников, Котляр, 2022) на особенности формирования таксономического состава родов в рамках подсемейства *Salmoninae* обосновывается позиция с предложением по введению в дополнение к pp. *Parasalmo* и *Oncorhynchus* и p. *Masou*.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, тихоокеанские форели, сима, макроэволюционные процессы.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования в области эволюционной биологии предполагают привлечение комплекса биологических, генетических, климато-океанологических, палеогеографических данных при рассмотрении особенностей, основных закономерностей эволюции групп рыб на разных уровнях таксономической иерархии, анализе эволюционных сценариев, описывающих специфику расселения и форми-

рования во времени группировок различного систематического уровня, особенностей изменений демографических показателей.

Представители семейства Salmonidae – одна из наиболее широко и всесторонне изучаемых групп рыб, что, в том числе, обусловлено их большой народнохозяйственной ценностью. Изучение филогенетических отношений лососевых представляют собой один из ключевых моментов в познании эволюции

этой древней группы рыб, установлении важных этапов эволюции, истории становления отдельных групп таксонов и пути формирования биоразнообразия. Несомненно, все это способствует росту интереса исследователей к филогении и систематике лососевых (Викторовский и др., 1986; Мина, 1986; Глубоковский, 1995; Матишов и др., 2010; Kendal, Behune, 1981; Smith, Stearley, 1989 Stearley, Smith, 1993; Sanford, 1990; Cook, Tristem, 1997, Belyaev et al, 2025 и др.), накоплению исследовательского материала, полученного как на основе традиционных ихтиологических методов, так и с использованием современных, например, молекулярно-биологических исследований. При этом до сих пор существуют определённые сложности с формированием обобщающего представления о таких важных с биологической точки зрения вопросах, как система лососевых рыб, история расселения, систематическое положение отдельных родов и видов. Связано это, в том числе, с особенностями морфологической и генетической изменчивости, значительным уровнем полиморфизма, затрудняющими классификацию и формирующими противоречивые мнения исследователей по целому ряду вопросов.

Хотя изучение полиморфизма ДНК предоставляет большие возможности при рассмотрении вопросов эволюции и филогенеза для целей систематики, оценок времени дивергенции, выявлению возможных сокращений численности, генных потоков и др., важно учитывать, что могут быть отличия в филогенетических построениях, оценках времени дивергенции по разным фрагментам ДНК в связи со стохастичностью в филетических линиях эволюционного процесса, возникновения мутаций, темпах мутационного процесса и др. Это может оказывать влияние, например, на темпоральные характеристики оценок дивергенции между таксонами, выявлении особенностей действия отбора (Шайхаев, 2013; Животовский, 2015).

Применение различных методов анализа полученных данных также могут вносить

определенные разногласия. Так, например, классические методы исследования, способствующие существенной унификации процедуры филогенетических исследований, хотя и внесли большой вклад в обобщение многих данных и выяснение филогенетических отношений с позиции эволюционной истории группировок разного уровня, но в силу также formalизованного подхода вносили в определённой степени диссонанс в представления о классификации отдельных групп таксонов (Татаринов, 1984; Расницын, 2002; Шедько и др., 2013). Существуют различные мнения о составе подотряда лососевидных, валидности не только некоторых видов, но и родов (в том числе, *Oncorhynchus*, *Parasalmo*). Усложнению ситуации способствуют процессы снижения численности ряда видов и внутривидовых форм лососей. Даже формирование диадромности (Myers, 1949) лососевых с использованием преимуществ пресноводного и морского периодов жизненного цикла является поводом для многолетних разногласий исследователей. Так, например Г.В.Никольский (1971) отстаивал мнение о пресноводном происхождении проходных лососей, другие авторы считали их исходно морскими рыбами (Дэй, 1887; Риган, 1911, цит. по: Берг, 1948а). Согласно третьей, «промежуточной» точки зрения предковые формы унаследовали диадромность от своих предшественников (*Clupeiformes*, *Osmeriformes*) (Микулин; 2003; McDowall, 2002). Состав семейства *Salmonidae* подвержен значительным изменениям: если по Л.С. Бергу (1948б) в нём 7 родов (*Oncorhynchus*, *Salmo*, *Salvelinus*, *Hucho*, *Brachymystax*, *Stenodus*, *Coregonus*), то у А.П. Андрияшева (1954) пять родов *Oncorhynchus*, *Salmo*, *Salvelinus*, *Stenodus*, *Coregonus*, в статье А.П. Андрияшева и Н.В. Черновой (1994) четыре рода – *Oncorhynchus*, *Salmo*, *Salvelinus*, *Parasalmo*, а по Дж. Нельсону (2009) семейство содержит 11 родов.

Что касается рода *Oncorhynchus* (тихоокеанские лососи), то его можно назвать рекордсменом таксономических трансформаций. Будучи выделенными из *Salmo*, первона-

чально в нём были объединены восемь представителей диадромных лососевых бассейна Северной Пацифики (Suckley, 1861; Gunther, 1866). Более чем через век в род *Oncorhynchus* были включены тихоокеанские форели (Smith, Stearley, 1989), около двух десятилетий ранее выведенные из состава рода *Salmo* и получившие самостоятельный статус рода *Parasalmo* (Vladykov, 1963; Vladykov, Gruchy, 1972). Различаются современные представления исследователей о составе рода *Oncorhynchus*. Так, в сводках Н.В. Парина с соавторами (2014), Ю.С. Решетникова и А.Н. Котляра (2022) в составе семейства Salmonidae раздельно учитываются как род *Oncorhynchus*, так и род *Parasalmo* с входящими в них моноциклическими тихоокеанскими лососями и полициклическими тихоокеанскими форелями, соответственно. Напротив, в сводках Калифорнийской Академии наук (Fricke et al, 2025), Фишбейз (FishBase, <https://www.fishbase.se/summary/245> обращение 01 06 2025) в составе семейства лососевых род *Parasalmo* не учитывается, а тихоокеанские лососи и форели объединены в роде *Oncorhynchus*.

Цель данной публикации – рассмотреть на комплексной основе с привлечением разнородного научного материала (морфо-биологического, генетического, экологического, палеогеографического, эмбрио-физиологического и др.) макроэволюционные аспекты специфики формирования биоразнообразия и расселения диадромных лососевых в кайнозое (кайнозойская эра) с акцентом на таксономический состав в подсемействе Salmoninae.

Основные этапы в истории формирования состава семейства лососевых

Эволюция таксонов различного систематического уровня рассматривается как ветвящийся процесс, с развитием и отмиранием одних ветвей и появлением новых, филогенетические отношения родства между таксонами представляются в виде филогенетического дерева (Гельфанд др., 2001; Tessler et al., 2022). При этом, родственные связи между

таксонами определяют на основании изучения изменчивости признаков, варианты которых представлены в разных таксонах видового, под- и надвидового уровней. Филогенетические работы по лососеобразным, проведённые с использованием различных характеристик (морфологических, биологических, генетических) продемонстрировали определенное разнообразие как в полученных материалах, так и в интерпретации полученных данных. Для филогенетического анализа используют как фенотипические признаки (морфологические, физиологические, демографические, поведенческие), так и генотипические, 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 (Глубоковский, 1995; Медников и др., 1999; Животовский, 2015). При этом, при интерпретации полученных материалов привлекаются геологические, палеоклиматические, палеонтологические данные, позволяющие произвести оценку релевантности анализируемых данных (Майр, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Михайлова, Бондаренко, 2006).

В соответствии с основанными на данных палеолетописи и первоначально сформулированными П.Ю. Шмидтом (1947) и Л.С. Бергом (1948б) положениями центр происхождения лососеобразных рыб находился в северной части Тихого океана, где не позднее начала палеогена сформировался предок этой группы рыб. При этом представления о происхождении предковых форм лососевых от древних Корюшкообразных, у которых они «заимствовали» гидродинамичную форму тела и диадромность (что, в определённой степени, примиряет представителей «морской» и «пресноводной» теорий происхождения проходных лососей) и расселением в водах умеренной зоны в восточном направлении от моря Тетис,

охватывая побережье Лавразии, осваивая прибрежные акватории северной части Палео Тихого океана, хорошо согласуются и основываются на положениях теорий о периодизации развития, экологических групп при размножении, о зоогеографических комплексах у рыб (Микулин, 2003; McDowall, 2002). Формообразование в третичное время проходило в северотихоокеанском регионе, а расселение проходных лососевых в Полярный бассейн и Северную Атлантику состоялось, видимо, при образовании на рубеже миоцена и плиоценена Берингова пролива в результате сдвиговых взаимодействий Евроазиатской и Североамериканской литосферных плит (Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков, Гладенков, 2004). Там возникли вторичные центры видообразования (это, в частности, подтверждается отсутствием доплиоценовых остатков лососеобразных в Голарктике за исключением бассейна Тихого океана).

Таким образом, для рассматриваемых нами родов *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus* в различные моменты исторического периода Северная Пацифика (Палео Тихий океан) является регионом, в котором совместно проходила длительная их эволюция (по крайней мере проходных форм), что, в том числе, подтверждают находки в этом регионе вымерших представителей родов *Oncorhynchus*, *Paleolox*, *Smilodonichthys*, *Salmo* из мио-плейстоцена (Шмидт, 1947; Берг, 1948б; Шмальгаузен, 1983; Cavender, Miller, 1972, 1982; Ueno et al., 1975; Stearley, Smith, 2016). Это подтверждают и результаты палеонтологических исследований. Если ранее считалась самой древней находка представителя пресноводных лососей из эоцена *Eosalmo driftwoodensis* (по анатомическим характеристикам относимых к предковым формам подсемейства лососевых), то в 2025 г. опубликован палеонтологический материал по остаткам предположительно проходной лососевой рыбы *Sivulliusalmo alaskensis* с арктического побережья Аляски из позднего мела возрастом в пределах 73 млн лет (Wilson, 1996; Brinkman et al., 2025). Строение черепа *S.alaskensis* демонстрирует схожесть с совре-

менными представителями лососеобразных, например, микижи (*Oncorhynchus mykiss*) и сибирского хариуса (*Thymallus arcticus*). Данная находка подтверждает не только то, что Северная Пацифика явилась центром происхождения лососевых рыб, но также и то, что расселение уже в конце мезозойской эры предковых форм в охлаждённых водах умеренной зоны происходило именно в восточном направлении от моря Тетис, охватывая побережье Лавразии, с освоиванием прибрежных акваторий северной части Палео Тихого океана (Берг, 1948б).

Поэтапный анализ особенностей эволюционной истории лососевых с привлечением морфологических, биологических, генетических характеристик (Глубоковский, 1995; Животовский, 2015) демонстрирует, что важный этап, положивший начало эволюционной истории Salmonidae, связывается с дупликацией WGD4 во второй половине мелового периода (около 100 млн лет назад). Нельзя исключать, что одна из основных «эволюционных характеристик» проходных лососей – диадромность, заключающаяся в использовании преимуществ пресноводных (защитённость икры и личинок, обеспеченность кислородом) и морских (обширная кормовая база) акваторий на разных этапах онтогенеза досталась им «в наследство» от их предшественников (Clupeiformes, Osmeriformes) (Микулин, 2003; McDowall, 2002; Dolganov, 2022).

Кроме обеспечения экологической устойчивости диадромность дала лососёвым возможность расширения ареала, освоения новых пространств (в том числе с учётом масштабных морских миграций), создания высокочисленных группировок в морских акваториях Северного полушария. С сохранением диадромности идёт эволюция по направлениям, связанным с полицикличностью и моноцикличностью.

Полицикличные виды

Начиная с появления предковых форм *Salmo* (около 44 млн лет назад), с последую-

щим выделением *Salvelinus* в олигоцене (около 28 млн лет назад) и формированием филума «тихоокеанских форелей» *Parasalmo* (около 23 млн лет назад) в нижнем миоцене (Животовский, 2015), сохраняется приверженность итеропарной репродуктивной стратегии (boreальный комплекс, политипичность, полицикличность, нерестовая популяция второго типа, k-стратегия выживания, по экологии размножения литофильная группа с полилецитальной икрой и системой эмбриональных адаптаций) (Монастырский, 1953; Солбриг, Солбриг, 1982; Глубоковский, 1993; Павлов и др., 2001; Животовский, 2015; Young, 1990; Hughes, 2017).

Когорта таксонов с такими характеристиками, как диадромность и полицикличность, с формированием группировок как нерестовых, так и пополнения со сложной размерно-возрастной структурой, что вкупе с продолжительным пресноводным периодом и крупными размерами мигрирующих в море смолотов обеспечивает высокую выживаемость в морских условиях, а также высокую устойчивость к изменяющимся факторам среды (в том числе, в условиях ледниковых периодов плейстоцена). Все это позволяет эффективно существовать в условиях не только северных акваторий Тихого и Атлантического океанов, но и Арктики (Промысловые рыбы России, 2006).

Род *Salmo* (благородные лососи) – наиболее древний таксон из подсемейства лососевых, по результатам молекулярно-генетической датировки, отсоединившийся от генерального эволюционного направления («магистральная» линия макроэволюции) диадромных лососевых в эоцене (Животовский, 2015), включает несколько бореальных полициклических видов (в том числе диадромных), распространённых в северной части Атлантического океана. Проходные представители рода после достижения половозрелости заходят для нереста в реки, нерест происходит в осенний период на фоне прогрессирующего снижения температуры воды. Принадлежат к литофиль-

ной экологической группе с крупной, полилецитальной, неклейкой икрой, формируют в галечниковом субстрате гнёзда, где и проходит эмбрионально-личиночное развитие при близких к нулю температурах в зимний период. Весной молодь выходит из гнезда и активно питается. Продолжительность пресноводного периода от одного до семи лет, рост в пресной воде замедленный. После смолификации и ската в море темп роста значительно увеличивается. В связи с тем, что продолжительность пресноводного и морского периодов в различные годы и в различных популяциях подвержены изменениям, то нерестовая группировка и пополнение имеют сложный размерно-возрастной характер. Такой полиморфизм имеет важное значение в плане обеспечения популяционной устойчивости в условиях изменчивого (повреждающего) воздействия факторов среды (Расс, 1971; Промысловые рыбы России, 2006).

Позднее выделившийся из общего эволюционного ствола диадромных лососевых род *Salvelinus* (гольцы), также полициклический, диадромный, но принадлежит к арктическому комплексу и характеризуется циркумполярным распространением. Выходя в море, гольцы не совершают длинных миграций, предпочитают опреснённые акватории. Они также принадлежат к литофильной группе и нерест у них осенью и зимой, икра закапывается в грунт. Из гнёзд молодь выходит весной, пресноводный период продолжается от трёх до шести лет, темп роста даже в солёной воде невысокий. Гольцы имеют небольшое промысловое и спортивное значение, общий мировой вылов не достигает полутора тысяч тонн (Расс, 1971; Савваитова, 1989; Промысловые рыбы России, 2006).

Самый «молодой» таксон с характеристиками диадромности и полицикличности – род *Parasalmo* (тихоокеанские форели), возникновение которого датируют нижним миоценом (около 23 млн лет назад). Этот род также, как и благородные лососи является бореальным, но в отличие от них в Атлантике

отсутствует (нативный ареал), а распространён в Северной Пацифике по азиатскому (Камчатка) и североамериканскому (от Аляски до Калифорнии) побережьям. Виды рода относятся к литофилам и формируют гнёзда. В отличие от благородных лососей и гольцов, нерест у них, происходит весной – в начале лета. После выхода из гнёзд от одного до трёх лет молодь проводит в реке, а после смолтификации скатывается в море (Расс, 1971; Промыловые рыбы России, 2006). Филогения, выведенная с помощью кладистического анализа в сочетании с пятью различными морфологическими, биохимическими и ДНК-характеристиками, свидетельствует о том, что общий предок *Parasalmo* сформировал основу для последующего образования комплекса видов тихоокеанских лососей (McKay et al., 2011).

Таким образом, таксоны основного эволюционного ствола («магистральной» линии макроэволюции) диадромных лососевых, используя преимущества полицикличности, ответственной за формирование группировок нерестовых и пополнения со сложной структурой, с продолжительным пресноводным периодом и высоким уровнем выживаемости крупных смолотов в морских условиях (Гарлов и др., 2015; Бимиш, 2021), обеспечивают высокую популяционную устойчивость к изменчивости факторов среды как при их флюктуациях, так и при освоении новых ареалов, что подтверждается широким расселением полициклических лососевых в северных акваториях Атлантического и Тихого океанов, циркумполярным распределением в Арктике. Но при этом, эти диадромные, полициклические таксоны лимитируются в увеличении численности популяций олиготрофностью рек, в которых продолжительное время обитает и питается молодь до смолтификации и ската в море.

Моноциклические виды

Моноциклический род *Oncorhynchus* (тихоокеанские лососи) отделился от общего эволюционного ствола диадромных полицик-

лических лососевых приблизительно в тот же период времени, что и род *Parasalmo* (около 20 млн лет назад) (Глубоковский, 1995; Животовский, 2015). В отличие от предковой формы и ветви «тихоокеанских форелей», представители ветви «тихоокеанских лососей» относятся к семепарным животным с г-стратегией выживания, характеризующимся короткой продолжительностью жизни и одноразовым нерестом (Пузаченко, 1996; Точилина, Смирнов, 2015; Young, 1990; Hughes, 2017), отличаются новоприобретением важной адаптации – моноцикличности, обеспечившей радиацию тихоокеанских лососей в Северной Пацифике. Предположительно к этой группе относятся и вымершие миоплиоценовые таксоны *O. rastrosus*, *O. rastellus* (Claeson et al., 2024).

Современные диадромные моноциклические представители рода *Oncorhynchus* (чавыча, кижуч, кета, нерка, горбуша) населяют акватории бассейна Северной Пацифики и в некоторой степени бассейна Северного Ледовитого океана, нерестятся в верховьях рек и ручьев, на ключах, в местах выходов грунтовых вод в озёрах. Вылупление из икры происходит зимой – в начале весны. Пресноводный период молоди до смолтификации и ската в море у разных видов в значительной степени различается, что, соответственно, оказывает влияние на показатели численности. Молодь кижуча, чавычи проводят в реке в основном один-два года. Пресноводный период нерки может продолжаться до двух-трёх лет. Не задерживается на зимовку в реке молодь кеты и горбуши. При этом если молодь кеты живет и питается в реке до трёх месяцев, то молодь горбуши на стадии перехода к экзогенному питанию, не принимая русловой окраски, «серебрится», смолтифицируется и скатывается в море при длине до 30 мм и массе 270–300 мг (Расс, 1971; Промыловые рыбы России, 2006). Естественно, малые индивидуальные размеры молоди горбуши способствуют снижению выживаемости, что, однако, компенсируется кратным ростом численности на фоне отсутствия влияния пока-

зателей приемной ёмкости нерестовой реки. Значительно лучшие стартовые условия питания в приустьевых морских акваториях (по сравнению с рекой) оказывают положительное влияние на повышение темпа роста и полового созревания. В конечном счёте стартовые условия питания оказывают влияние и на численность возвращающихся на нерест в реки половозрелых особей и, соответственно, объёмы промышенного вылова. Так, если для моноциклических видов с длительным пресноводным периодом, объёмы мирового годового вылова достаточно скромны: кижуч от 17 до 22 тыс. т в разные годы, нерка от 120 до 180 тыс. т, то меньшая степень зависимости от кормовых условий реки значительно сказывается на показателях мирового вылова (кета от 284 до 360 тыс. т (https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%B5%D1%82%D0%B0#cite_ref-%D0%B3%D0%BA%D0%BB_6-2, обращение 26.06.2025)). Полученные значения объёмов вылова хорошо иллюстрируют эффективность эволюционных преобразований, направленных на увеличение популяций у представителей рода *Oncorhynchus*, путём снижения длительности пресноводного периода с максимальными показателями для горбуши.

Резюмируя вышеизложенное можно отметить, что диадромные (проходные) лососевые, демонстрируя сходство по таким характеристикам, как биология нереста, полилецитальность крупных ооцитов, план эмбрионально-личиночного развития, на основе полициклической, реализовали новую, альтернативную, моноциклическую эволюционную стратегию с простой структурой нерестовой популяции и пополнения. Переход к моноциклическости открыл возможности для формирования высокочисленных популяций за счёт сокращения продолжительности пресноводного периода. В плиоцене за относительно короткий эволюционный период диадромная моноциклическая группировка тихоокеанс-

ких лососей в рамках адаптивной радиации сформировала «букет видов», отличающихся степенью сокращения продолжительности пресноводного периода с питанием за счёт небольших ресурсов олиготрофных нерестовых лососевых рек, что выразилось в росте численности популяций и увеличении объёмов вылова. Соответственно, горбуша приобрела наилучшие возможности формирования наиболее высокочисленных популяций в северотихоокеанском регионе, что хорошо иллюстрируется наиболее высокими из тихоокеанских лососей объёмами её вылова (Расс, 1971; Промысловые рыбы России, 2006).

Полициклические + моноциклические виды

Сима *Oncorhynchus masou* – самый малочисленный и наименее широко распространённый представитель лососевых, обитает только в азиатской части Тихого океана, в основном в бассейнах Японского и Охотского морей. У симы выявлены как погибающие после нереста группировки (моноциклические), так и совершающие повторный нерест (полициклические). При этом сима способна активно из популяций проходных образовывать жилые. Воспроизводится сима в реках п-ова Корея, северной части о. Кюсю и далее на север до Татарского пролива и нижнего течения р. Амур; в реках островов Хонсю, Хоккайдо, Курильских островов, Западной Камчатки. Хорошо известна группировка симы, обитающей в предгорных реках острова Тайвань (Правдин, 1940; Бирман, 1985; Волобуев, Марченко, 2011; Маркевич и др., 2011; Захарова, Бугаев, 2013; Животовский и др., 2017; Марченко, 2023; Kato, 1991).

Нерест у симы в осенний период, икра закапывается в субстрат. После выхода из гнёзд молодь остаётся в реке от одного до трёх лет, и только небольшая часть может скатываться сеголетками (Крыхтин, 1962; Воловик, 1963; Бугаев, 1978). Морской период жизни симы составляет один-два года, причём дольше задерживаются в море преимущественно рыбы из материковых рек (Семен-

ченко, 1984; Захарова, Бугаев, 2015). Сима – единственный вид из группы тихоокеанских лососей, у которого выделены на основе морфологических характеристик и особенностей распределения четыре подвида (Kato, 1991): *O. t. masou* (masu salmon), *O. t. ishikawai* (amago salmon), *O. masou* subsp. (Biwa salmon), *O. t. formosanus*. На российском Дальнем Востоке обитают популяции основной наиболее распространённой формы анадромной (диадромной) симы *O. masou masou*, хорошо отличающейся от *O. t. ishikawai* и *O. masou* subsp.

Существует альтернативное мнение о выделении двух основных генетических кластеров с объединением северных популяций подвида *O. t. masou* и популяций подвида *O. t. ishikawai* в южных районах Японского архипелага. При этом *O. t. formosanus* на о. Тайвань включается в группу *O. t. masou*, а *O. masou* subsp. в группу *O. t. ishikawai*. Отмечается значительный уровень дифференциации *O. masou* subsp. вследствие длительной изоляции в оз. Бива (Yamamoto et al., 2020). На альтернативной основе рассматриваются и вопросы о классификации симы как комплекса видов или системы таксонов подвидового уровня. Понимание генетической и фенотипической изменчивости в комплексе видов имеет важное значение для определения надлежащих критериев категоризации (Christensen et al., 2025), а также может создавать основу для формирования нового таксона родового уровня. В данном случае с учётом политипичности, например, в соответствии с позицией Л.А. Животовского (2015), может рассматриваться вопрос о выделении симы из рода *Oncorhynchus* и объединении группировок симы в рамках самостоятельного рода *Masou*. О перспективах определения таксономической самостоятельности симы отчасти свидетельствуют и исследования полиморфизма ДНК. Например, результатами молекулярно-генетических работ показано, что сима и подвид её амаго ближе к тихоокеанским форелям, чем к тихоокеанским лососям (McKay et al., 2011). Более того, филогенети-

ческие построения с использованием анализа особенностей полиморфизма ДНК демонстрируют ситуацию с неустойчивым филогенетическим положением: сима может локализоваться в кластерах с тихоокеанскими лососями, попадать к тихоокеанским форелям, а может занимать изменчивое положение вне тихоокеанских форелей и лососей (Шедько, 2012; Shed'ko et al., 1996; Crespi, Fulton, 2004; Crête-Lafrenière et al., 2012; Zhivotovsky, 2015). Оценивая ситуацию с явной сложностью определения систематического положения симы, Л.А. Животовский (2015) отмечает, что с учётом развития методологий генетических исследований возможно выделение трёх отдельных субъединиц: тихоокеанских форелей, тихоокеанских лососей и симы.

Возвращаясь к оценке макроэволюционной ситуации в рамках подсемейства лососевых нужно отметить, что имеющиеся данные биологические, морфологические, генетические свидетельствуют в пользу того, что предковые формы современной симы были промежуточным звеном, переходными формами, тем «переходным мостиком», который обеспечил в своё время возможность в рамках подсемейства лососевых перехода от таксонов полициклических к таксонам моноциклическим (но не в плане альтернативы, а в форме диверсификации) с последующим формированием «букета видов» в роде *Oncorhynchus*.

Проблема переходных форм, или временных видов представляет значительный исследовательский интерес, так как иллюстрирует особенности макроэволюционных процессов в «переломных» точках, когда происходят коренные преобразования, сопровождающиеся формированием качественно новых адаптаций, приводящих к новому состоянию организма. На интенсивность этих процессов существует два взгляда: изменения происходят достаточно постепенно с образованием промежуточных форм, и изменения имеют взрывной, революционный характер (Бляхер и др., 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Воронцов, 1999; Попов, 2006).

Так, например, некоторое время считали, что морфоструктура камбалообразных возникла внезапно в результате мутации. Однако, впоследствии появились палеонтологические свидетельства возникновения современных камбал постепенно в результате эволюционных процессов, доказательством чему явились палеонтологические формы с промежуточными морфологическими характеристиками. Так, у ископаемых *Heteronectes* при выраженной асимметричности черепа и смещении одной глазницы в дорсальном направлении, расположение глаз практически оставалось сходным с изначальным. У современных представителей рода *Psettodes* (примитивных представителем камбалообразных), «смещающий» глаз не достигает конечного положения на глазной стороне тела, а находится на верхнем ребре головы (Майр, 1971; Марков, Наймарк, 2014; Friedman, 2008).

Несмотря на существование мнения о том, что за последние более полутора столетий после Дарвина, исследователям удалось найти огромное число переходных форм, актуальность их выявления для конкретных ситуаций не снижается, не отменяется «правило редкости переходных форм в палеонтологической летописи». В настоящем контексте можно признать уникальным современное существование (хоть и в состоянии стагнации) симы, как ответвления той предковой формы, которая являлась переходным звеном при формирования на основе полицикличности мощной моноцикличной ветви в рамках подсемейства лососевых (Гринин и др., 2008; Марков, Наймарк, 2014).

Эволюционная специфика и механизмы макроэволюционных процессов

По результатам современных палеонтологических исследований показано, что первый по морфологическим признакам предок лососевых *Sivulliusalmo alaskensis* уже обитал в позднем мелу на арктическом побережье Аляски около 73 млн лет назад. Эта очень важная находка, сдвигающая ещё на 20 млн лет вглубь

время образования лососёвых, также поясняет некоторые аспекты их формирования и расселения. Так, этот материал подтверждает, отмеченное Микулиным (2003) предпочтение предковой формой прохладных вод бореальной зоны – приоритет расселения предковых форм вдоль побережья Лавразии, а не вдоль экваториальной области через море Тетис (Берг, 1953). Это свидетельствует в пользу наличия диадромности уже у ранних предковых форм лососёвых, обеспечивавшей именно такой путь расселения (рис. 1).

Как уже отмечалось выше, начало радиации лососёвых рыб с выделением ряда крупных таксонов (в том числе, *Salmoninae*) датируют рубежом палеоценена и эоценена. В эоцене в рамках основной эволюционной линии с диадромными (проходными) предковыми формами выделяется группа *Salmo*, в олигоцене (около 28 млн лет назад) *Salvelinus*, в начале середине миоцена (около 23 млн лет назад) *Parasalmo* (Животовский, 2015), сохраняющие приверженность итеропарной репродуктивной стратегии (бореальный комплекс, политипичность, полицикличность). При этом сохранение в основной макроэволюционной линии лососевых диадромности и полицикличности, видимо, явилось результатом действия стабилизирующего отбора.

Эта стратегия в силу двух важных ограничений (1. из-за необходимости продуцировать крупную икру (относительная невысокая плодовитость самок лососей); 2. ограничение численности молоди вследствие олиготрофности нерестовых лососевых рек, обеспечивающих низкий пресс хищников-потребителей икры, хорошие кислородные условия и омыляемость подрусловыми потоками, закопанной в галечниковом субстрате икры) с одной стороны не позволяли эффективно и быстро формировать группировки с высокой численностью. С другой стороны эти факторы дали возможность первоначально активно расселяться в северотихоокеанском бассейне, а при открытии Берингова пролива эффективно

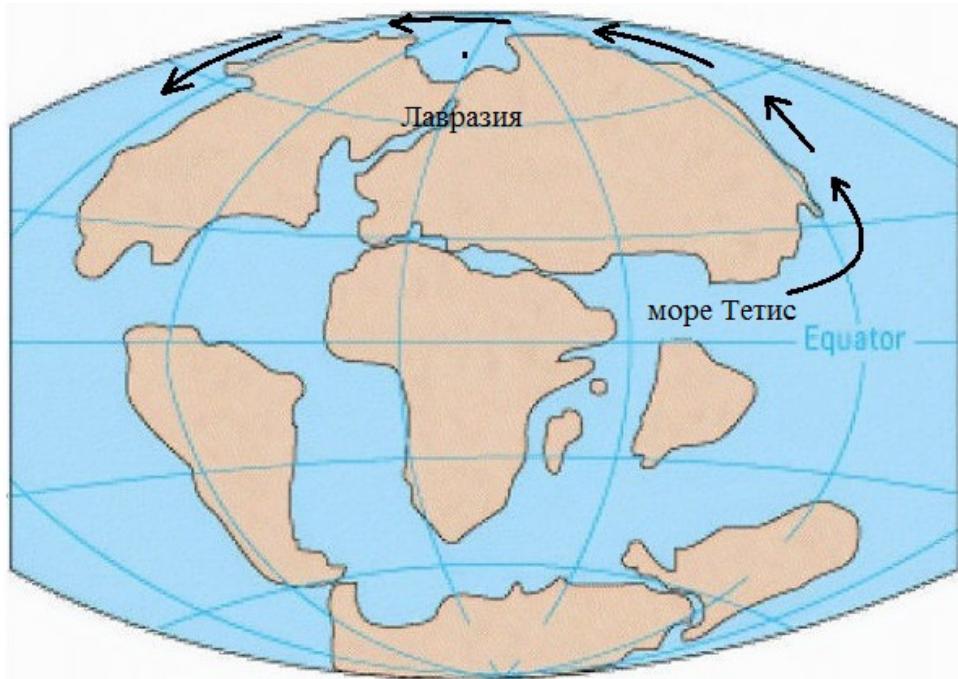


Рис. 1. Пути расселения предковых лососевых в верхнем кайнозое.

осваивать арктический и североатлантический бассейны.

В рамках эволюции Salmoninae, противоречие, с ограничением численности популяций кормностью рек, было разрешено дестабилизирующим отбором (видимо, в результате мутации) во второй половине миоцена, путём перехода к моноцикличности с тотальной посленерестовой смертностью производителей (диадромность сохраняется) и прогрессирующей минимизацией длительности пресноводного периода.

Так, с эволюционной точки зрения, сравнительно недавно сформировалось мощное ответвление от основного эволюционного ствола, в виде группы *Oncorhynchus*, в достаточно стабильных условиях Северной Пацифики, давшее в рамках адаптивной радиации «букет» видов, наиболее специализированным и обеспечившим наибольшую численность, является горбуша (уловы составляют более 80% в общих выловах дальневосточных лососей) (Волобуев, Марченко, 2011).

Таким образом, диадромные (проходные) лососевые в течение 50 млн лет в рамках

единого макроэволюционного ствола, следуя аддитивному, накопительному характеру биологической макроэволюции и последовательно формируя таксоны со специфическими адаптациями, позволяющими занимать новые экологические ниши (например, *Salvelinus* с холодоустойчивостью и зимним нерестом расширили ареал в арктические области), реализовали в Северном полушарии две эволюционные стратегии регуляции жизненного цикла (Гринин и др., 2008; Раутиан, 2006).

Более ранняя из них основана на полицикличности со сложной структурой нерестовой популяции и пополнения. При этом, стабильность численности и популяционной структуры обеспечивается высокой выживаемостью в море, но меньшим количеством крупной скатывающейся молоди.

Более молодая эволюционная стратегия базируется на моноцикличности с простой структурой нерестовой популяции и пополнения. Относительно низкая устойчивость в условиях изменчивости факторов среды компенсируется массовостью ската рано смолифицирующейся молоди, переходящей на

питание в морских северотихоокеанских водах (горбуша) (Микулин, 2003; Промысловые рыбы России, 2006), характеризующихся более стабильными условиями, в связи с относительно слабым воздействием вод арктического региона.

На фоне общей моноцикличности в группе тихоокеанских лососей макроэволюция шла по признаку минимизации продолжительности пресноводного периода. В результате действия движущего (направленного) отбора произошло сокращение времени обитания в пресной воде в постнатальный период до минимальных значений у кеты и горбуши (Haldane, 1959; Воловик, 1963; Солбриг, Солбриг, 1982). При этом у горбуши сокращение пресноводного периода произошло в максимальной степени, т.е. до времени перехода личинок на внешнее питание, когда потомство в высокой численности необходимым объёмом кормов (фактор, лимитирующий численность молоди в реке) могли обеспечить только морские прибрежные акватории.

Таким образом, горбуша в ходе эволюции приобрела наилучшие возможности формирования наиболее высокочисленных популяций в северотихоокеанском регионе. Это подтверждается данными промысловой статистики. В среднем в структуре выловов дальневосточных лососей, по данным 2011–2022 гг., горбуша составляет 64%, кета – 24%, нерка – 10%, на значительно меньших по численности кижуча и чавычу приходится 2% (Бугаев и др., 2023а,б). При этом, высокая численность горбуши – не только её достижение, но и необходимый фактор борьбы за существование, что обеспечивает как стабильное существование, так экспансию и расширения жизненных пространств. Некоторая неоднозначность ситуации может сводиться к тому, что в плане сокращения пресноводного периода тихоокеанскими лососями достигнут максимум, следствием которого, следуя правилу ароморфной «эстафеты», при исчерпании определенного направления адапта-

ции существует опасность биологического ретресса вследствие «тупика специализации» (Майр, 1974; Раутиан, 1988а; Раутиан, 2006; Гринин и др., 2008; Расницын, 2014). «Тупик», который может быть преодолён возникновением нового цикла адаптации.

Как отмечалось выше, в рамках подсемейства лососевых формированием моноциклических таксонов была эффективно решена задача как, не отказываясь от диадромности, и преодолевая ограничения по относительно невысокой плодовитости самок и олиготрофности, обеспечивающих пресноводную фазу онтогенеза рек, на фоне достаточно небольших адаптаций не затрагивающих морфологических характеристик, и ограничиваясь в основном адаптациями на физиологическом уровне, эффективно достичь высоких показателей численности.

Это было «выполнено» в три этапа. Первый, занявший время примерно в 5–10 млн лет и заключающийся в создании промежуточной формы в виде политипического таксона – симы, у которой существуют как полициклические, так и моноциклические популяции. Можно полагать, что в рамках дестабилизирующего отбора (возможно в результате мутации) возникла группировка, сохранившая диадромность, но дополнившая популяции полициклические популяциями моноциклическими (фактически расширение нормы реакции в рамках таксона). Однако, эта промежуточная группировка (сима) пока не решала главной задачи по высокой численности. Так, например, по данным промысловой статистики в общем улове дальневосточных лососей доля симы может составлять 0,003% (Синяков, 2006).

Допустим, что на втором этапе переход к облигатной моноцикличности происходил в рамках дизрективного отбора с формированием архаичных таксонов *Oncorhynchus*, например, кижуча и чавычи (Глубоковский, 1995). Адаптивная радиация на третьем этапе с использованием такого механизма, как движущий (направляющий) отбор, обеспечила

процесс формирования высокочисленных популяций, с сохранением диадромности с её атрибутами – крупной икрой и высокой выживаемостью потомства в реке и др. В результате ориентировано в плиоцене был сформирован наиболее молодой таксон – горбуша – с наилучшими показателями по темпу роста и полового созревания, реализацией единственного возможного способа решения проблемы олиготрофных малокормных рек в форме отказа молоди от питания в реке при ранней её смолтификации и переходе на экзогенное питание уже в морских условиях после ската в прибрежные морские акватории (Глубоковский, 1995; Карпенко и др., 2013; Зеленников и др., 2020).

При этом важна проблема формирования необходимой приёмной ёмкости прибрежных морских акваторий. Так, по представлению сотрудника Института биологии КарНЦ РАН Д.А. Ефремова (<https://dzen.ru/a/ZvKOPMTYZy-VY8fE>, обращение 03.07.2025), именно то, что Белое море не смогло прокормить огромное количество молоди горбуши от ската 2022 г., явилось препятствием прогнозировавшегося в 2023 г. массового возврата производителей в реки бассейна Белого моря.

Предположение о том, что посленерестовая гибель горбуши может способствовать росту биопродукционной способности нерестовых рек, повышению приёмной ёмкости прибрежных морских акваторий вследствие дополнительного вноса биогенных элементов (что характерно для условий бассейна Северной Пацифики) не работает в условиях европейского Севера России. Дело в том, что в подкислённых и холодных водах рек Мурманской области фауна микроорганизмов, беспозвоночных-детритофагов и позвоночных мусорщиков скучна, а разложение мёртвой рыбы идёт медленнее, чем в условиях Дальнего Востока. На фоне снижения интенсивности процессов минерализации, запускается процесс эвтрофикации рек (Иванов, 1988; Калюжин, 2004; Гаврилова, 2012).

В отличие от беломорского региона, в дальневосточных реках массово погибшие моноциклические производители после деградации трупов и процесса минерализации органических остатков являются источником высокой насыщенности биогенными элементами прибрежных морских вод в приустьевых акваториях с соответствующими последующими развитием фитопланктона и являющимися кормовой базой молоди рыб зоопланктона (Волобуев, Марченко, 2011; Зеленников и др., 2020; Тищенко и др., 2024).

Особенности и преимущества эволюционных стратегий отражаются на специфике формирования ареалов комплекса таксонов диадромных лососевых *Salmoninae* в Северном полушарии. Так, высокочисленная группа моноциклических тихоокеанских лососей с осенним нерестом (*Oncorhynchus*) преуспевает в северотихоокеанских акваториях с достаточно стабильными климато-океанологическими условиями в интерстадиалы и еще более стабильными и благоприятными условиями в стадиалы на фоне прекращения поступления арктических вод в регион при «осушении» Берингова пролива в ходе океанской регрессии.

Полициклические представители лососевых с осенне-зимним нерестом, выигрывая у моноциклических в борьбе за существование в плане устойчивости к изменяющимся факторам среды, распределены в арктических (*Salvelinus*) и североатлантических (*Salmo*) акваториях, подвергающихся сильным изменениям в периоды оледенения, вызывающих коренные смещения ареалов у бореальных видов. В северотихоокеанском регионе в ограниченном объёме присутствуют также полициклические лососевые, но с весенним нерестом (*Parasalmo*), видимо, изменившие время нереста в связи с невозможностью конкуренции с массовыми моноциклическими лососевыми в реках в нерестовый период, а также *Salvelinus*, зимним нерестом не совпадающие с массовыми *Oncorhynchus*. Не исключено, что именно межвидовая конкуренция таксонов со сходными

чертами биологии (особенно в нерестовый период) также могла являться важным фактором, определившим особенности формирования современных ареалов лососевых. Так как время нереста *Oncorhynchus* и *Salmo*, в определённой степени, совпадает, то между ними, возможно, сформировался наивысший уровень конкурентных отношений, в которых, по причине значительно более высокой численности приоритет за *Oncorhynchus* (главным образом, горбуша). В связи с этим, открытие Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена могло сопровождаться «вытеснением» *Salmo* в Арктику и Северную Атлантику. Впоследствии плейстоценовые оледенения, видимо, завершили вытеснение *Salmo* из Арктики в Северную Атлантику.

Высокополиморфная группа подвидов (или видов) симы, «обеспечившая» с формированием переходной формы постепенный переход к моноцикличности, занимает небольшой смешённый в южном направлении ареал на границе boreальной и тропической зон (Волобуев, Марченко, 2011; Маркевич и др., 2011; Марченко, 2023). (рис. 2).

Таким образом, сформированная в ходе эволюции длиной в десятки миллионов лет система адаптаций (аддитивный характер) диадромных лососевых, позволила освоить практически все морские акватории Северного полушария (Северная Атлантика, Северная Пацифика, Арктика), в том числе образовав высокочисленные группировки.

О самостоятельном статусе таксонов родового уровня тихоокеанских лососей, тихоокеанских форелей, симы

В основу для придания самостоятельного родового статуса группам видов тихоокеанских лососей, тихоокеанских форелей, симы положены обсуждения и мнения исследователей, в том числе, относительно таксономического статуса рода *Oncorhynchus*.

Так, построенная на основе морфологических и кариологических характеристик с учётом принципов последовательности дивер-

генции, расположения таксонов в порядке от примитивных к продвинутым, схема М.К. Глубоковского (1995) имеет следующий вид: подсем. Salmoninae (триба Salmonini – род *Salmo*) – подсем. Oncorhynchinae (род *Parasalmo*, род *Oncorhynchus*). По изменчивости анатомических признаков из публикаций Глубоковских, а также Смита и Стерли (Глубоковский, Глубоковская, 1981; Smith, Stearley, 1989; цит. по: Глубоковский, 1995) предлагается следующий порядок возникновения видов: 1. сима; 2. кижуч и чавыча; 3. кета; 4. горбуша и нерка. Варианты эволюционного дерева, построенные на основе поведенческих и жизненных характеристик (Esteve, McLennan, 2007), комплекса характеристик краинологических, осевого скелета, биологических (Stearley, Smith, 1993) формируют структуры кладограммы в направлении от древних таксонов к более молодым в таком составе и последовательности: 1.благородные лососи; 2. тихоокеанские форели (микижа, лосось Кларка); 3. сима; 4. тихоокеанские лососи (кижуч, чавыча, кета, горбуша, нерка). Смит и Стирли (Smith, Stearley, 1989), инициировавшие присоединение тихоокеанских форелей к роду *Oncorhynchus*, немногим позднее с учётом анализа морфологических и генетических исследований для целей соблюдения принципа монофилетичности (Майр, 1971) предложили в рамках рода *Oncorhynchus* выделить подрод *Oncorhynchus* в составе: кижуч, чавыча, кета, горбуша, нерка (Stearley, Smith, 1993), отделив их от тихоокеанских форелей.

Более поздние исследования на основе анализа полиморфизма ДНК отстаивают позицию рассмотрения тихоокеанских лососей и тихоокеанских форелей в составе объединённого рода *Oncorhynchus*, куда, соответственно включается и сима (Животовский, 2015). Одной из основных причин этого является формализованный подход при кладистических построениях, демонстрирующих неустойчивое филогенетическое положение симы с изменяющейся локализацией то с тихоокеанскими лососями, то с тихоокеанс-

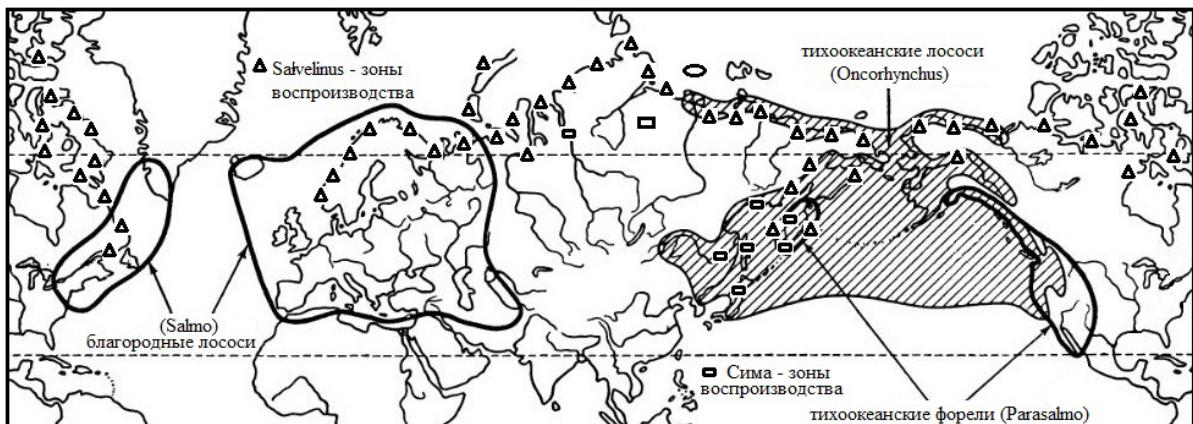


Рис. 2. Ареалы диадромных лососей (по: Расс, 1971, с изменениями).

кими форелями, либо вне их (Crespi, Fulton, 2004; Crête-Lafrenière et al., 2012; Zhivotovsky, 2015). При этом, как правило, традиционно принимая относительно невысокую полиморфность популяций тихоокеанских лососей, возможно, не учитывается факт использования материала различных популяций симы. Как показали расширенные исследования Л.А. Животовского с соавторами (2017) полиморфизма ДНК в группировках симы Приморья, о-вов Сахалин, Итуруп, а также о. Тайвань, сима на относительно небольшой территории, с учетом её диадромности и морских миграций, демонстрирует высокую изменчивость уровня генной дифференциации от менее 1% до почти 10%, т. е. от отсутствия различий и до различий на уровне не только подвида, но, возможно, и вида. Это вполне соглашается с разногласиями в вопросах классификации симы: как комплекса видов или системы таксонов подвидового уровня (Christensen et al., 2024).

С точки зрения оценки особенностей эволюции и филогении лососёвых рыб с акцентом на тихоокеанских лососей и форелей несомненно важными являются результаты масштабных исследований М.К. Глубоковского (1994), М. Вилсона и Р. Вильямса (Wilson, Williams, 2010), Л.А. Животовского (2015) и др. Интерпретации на основе анализа комплекса данных, полученных по раз-

ным группам признаков: морфологическим (остеологическим), фрагментам ядерной и митохондриальной ДНК, аллозимным маркёрам, миграционному поведению и др., построенное на основе системы топологии «супердерево» (Wilson, Williams, 2010) с представлением в виде хронограммы Л.А. Животовским (2015), позволяют достаточно эффективно и адекватно оценивать представленные в литературных источниках суждения относительно особенностей эволюции и формообразования лососёвых.

Применительно к теме нашего обзора важной является высокая степень соответствия молекулярной классификации топология, в том числе, рода *Oncorhynchus*. Как уже отмечалось выше, в рамках основного ствола эволюции диадромных полициклических лососевых сформировались ветви *Salmo*, *Salvelinus* и впоследствии *Parasalmo* (тихоокеанские форели), соответственно являющейся более древней и предковой для последующего образования филума *Oncorhynchus*. При этом, как свидетельствует хронограмма, немногим позже начался процесс образования филума *Oncorhynchus* (т. е. образование новой монотипической ветви). Такие значительного уровня ароморфозы (в данном случае, если не с коренными морфологическими изменениями, но физиологическими перестройками) обеспечивают соответствующими измене-

ниями биологических параметров. Как следует из эволюционных правил, такие коренные перестройки проходят не одномоментно революционным путём, а последовательно с образованием целого спектра промежуточных форм, таксонов (например, временные виды), следы, существования которых довольно редки (Майр, 1974; Гринин и др., 2008). Как следует из хронограммы, также незадолго после формирования диадромной полицикличной с древними морфологическими признаками ветви *Parasalmo*, в первой трети миоцена происходит формирование ветви *Masou*, также диадромной, также с древними архаичными морфологическими признаками (Глубоковский, 1994; Wilson, Williams, 2010), но уже к полицикличным характеристикам получившая и моноцикличность (по крайней мере об этом можно судить по современной политической группировке симы).

Таким образом, с выполненной визуализацией большого спектра разнородных данных (Wilson, Williams, 2010), с признаком им темпоральной составляющей (Животовский, 2015), с использованием данных по биологии, поведению, миграциям, физиологии тихоокеанских форелей и лососей выполнена ретроспективная реконструкция последовательности эволюционных событий при формировании современной таксономической структуры в подсемействе лососевых (рис. 3).

При этом, принимая во внимание представления Л.А. Животовского (2015) о трихотомии тихоокеанских лососей, симы, тихоокеанских форелей, используя мнение исследователей о таксономическом статусе *Parasalmo* и *Oncorhynchus* (а также целого спектра параметров, обсуждавшихся выше), базируясь на правилах эволюции, есть основания для следования уже известным таксономическим разработкам с определенной коррекцией. Это сопровождается предложением по формированию следующего комплекса таксонов в подсемействе лососевых, основываясь, в том числе, на имеющихся в литературных источниках материалах:

Род *Parasalmo*: *P. mykiss*, *P. clarkii* (по: Парин и др., 2014; Решетников, Котляр, 2022);

Род *Masou*: *M. m. masou*, *M. m. ishikawai* (по: Животовский, 2015; Zhivotovsky, 2015; Yamamoto et al., 2020);

Род *Oncorhynchus*: *O. kisutch*, *O. tshawytscha*, *O. nerka*, *O. keta*, *O. gorbuscha* (по: Парин и др., 2014; Решетников, Котляр, 2022 – с выделением симы в отдельный род).

Совмещение ареалов лососевых: практическая польза и возможные трудности

Как было отмечено выше, диадромные лососевые, создав систему адаптаций, эффективно освоили морские акватории Северного полушария: включая Северную Атлантику, Северную Пацифику и Арктику, в том числе, образовав высокочисленные группировки, с максимальными показателями у кеты и горбушки.

В основе продуктивного расселения лежит принцип снижения межвидовой конкуренции, потенциально достигающей у диадромных лососевых максимальных значений в нерестовый период при занятии репродуктивных акваторий в реках. В историко-эволюционном аспекте эта проблема была решена, видимо, главным образом, путём изменения времени нереста у таксонов с совмещёнными (в различной степени) нативными ареалами. Так, например, у горбушки нерест с конца июня по сентябрь (в зависимости от региона), у кеты – в августе–октябре (региональные и популяционные отличия), у арктического гольца – зимой, у микижи – в весенний период (Промысловые рыбы России, 2006).

Не исключено, что, практически, совпадение времени нереста и, соответственно, усиление соперничества за нерестовые участки с галечниковым субстратом, представителей *Oncorhynchus* и *Salmo* могло формировать наивысшее напряжение конкурентных отношений, в которых, по причине значительно более высокой численности, приоритет был на стороне *Oncorhynchus* (главным образом – горбуша). Именно высокая численность на фоне

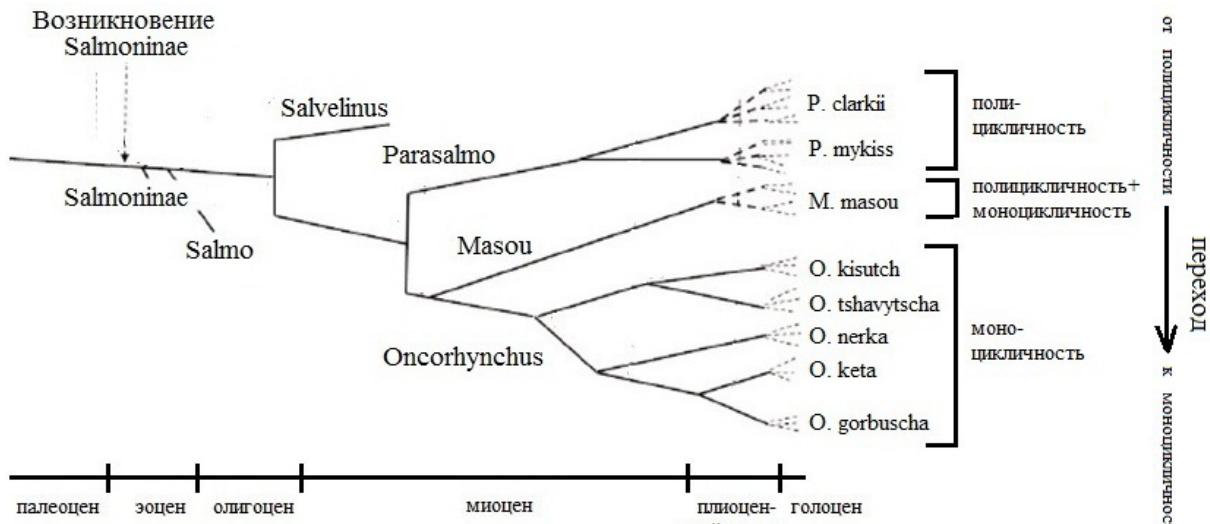


Рис. 3. Филогения лососевых (по: Животовский, 2015, с изменениями).

предельно простой структуры популяций у горбуши является одним из важных механизмов обеспечения стабильного существования, экспансии и расширения жизненных пространств (Гриценко, Бакштанский, 1975; Зубченко и др., 2004; Зубченко, 2006; Строганов и др., 2023).

Создавая высокую численность, горбуша использует её в качестве инструмента, не только на популяционном уровне нивелирующего последствия неблагоприятных экологических условий (слишком низкие, либо слишком высокие температуры воды в реке, паводки, в отдельные годы землетрясения), но и для повышения выживаемости потомства, например, за счёт поддержания необходимого гидрологического режима на нерестилищах (перекапывание и мелиорация), повышения биопродуктивности морских прибрежных акваторий при насыщении биогенными элементами, снижения численности и элиминация конкурирующих пресноводных и проходных рыб и др. В отличие от атлантического лосося, опираясь на комплекс из тотальной посленерестовой смертности и сокращенного до минимума пресноводного периода, горбуша получила возможность высокую популяционную численность эффективно использовать в качестве таких факторов эволюции,

как естественный отбор и борьба за существование (Шмальгаузен, 1983).

Не исключено, что явный приоритет высокочисленной горбуши является причиной отсутствия в настоящее время в Северной Пацифике представителей рода *Salmo*. При этом высокая уязвимость группировок горбуши с простой размерно-возрастной структурой от значительной степени флюкутирующих, изменчивых климато-океанологических характеристик Арктики и Северной Атлантики не позволяют её природным популяциям активно осваивать эти регионы. Так, например, практика показывает, что отличающийся от дальневосточного гидрологический, гидрохимический режим рек беломорского бассейна в определенной степени препятствует необходимости для молоди горбуши повышению приемной ёмкости приусыревых морских акваторий.

Вышеизложенное может служить основой для оценки особенностей взаимодействия атлантического лосося и горбуши в акваториях с искусственным совмещением их ареалов в результате многолетнего вселения горбуши в бассейнах Белого и Баренцева морей. Последствия такого совмещения их ареалов могут быть в достаточной степени очевидны. При невысокой численности горбуша не сможет, скорее всего, длительное время самовос-

производиться. При высокочисленных подходах горбуши на нерестилища, популяции её будут устойчивы, но это нанесёт (возможно, непоправимый) вред популяциям атлантического лосося.

С точки зрения развития рыбохозяйственного сектора экономики российского Севера, для улучшения социально-экономической ситуации представляется важным проведение работ, как по поддержанию и эффективному восстановлению популяций атлантического лосося, так и развитию аквакультуры горбуши в беломоре-баренцевоморском регионе (Афанасьев, 2022). Конкретные направления такой деятельности достаточно хорошо известны и базируются на постоянном мониторинге эксплуатируемых запасов. По атлантическому лососю необходимы охрана от различного уровня браконьерства, рекультивация и восстановление нерестовых рек, заводское воспроизводство, расселение в реки с утраченными популяциями. По горбуше – раздельный мониторинг группировок больших и малых рек, заводское разведение горбуши с полным изъятием без пропуска на нерестилища в малые и средние реки (Мартынов, 2007; Алексеев и др., 2023; Новоселов, Дворянкин, 2023; Мухина, Карасева, 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В представленном обзоре данных из литературных источников рассматриваются на комплексной основе с привлечением разнородного материала (морфо-биологического, генетического, экологического, палеогеографического, эмбрио-физиологического и другого) – макроэволюционные аспекты специфики формирования биоразнообразия и расселения диадромных лососевых в кайнозое (кайнозойская эра) с акцентом на таксономический состав в подсемействе *Salmoninae*.

Отмечается, что в соответствии с основанными на данных палеолетописи и первоначально сформулированными П.Ю. Шмидтом (1947) и Л.С. Бергом (1948) положениями, центр происхождения лососеобразных рыб

находился в северной части Тихого океана, где не позднее начала палеогена сформировался предок этой группы рыб от древних Корюшкообразных, у которых они «заимствовали» гидродинамичную форму тела и диадромность. Опубликованные в 2025 г. результаты палеонтологических исследований предположительно проходной лососевой рыбы *Sivulliusalmo alaskensis* с арктического побережья Аляски из позднего мела, возрастом в пределах 73 млн лет, свидетельствуют о расселении в конце мезозойской эры предковых форм в охлажденные воды умеренной зоны в восточном направлении от моря Тетис с охватыванием побережья Лавразии и заселением прибрежных акваторий северной части ПалеоТихого океана.

Макроэволюция на основе диадромности по направлениям, связанным с полицикличностью и моноцикличностью, обеспечила лососевым экологическую устойчивость, возможность расширения ареала, создания высокочисленных группировок. Предположительно к моноцикличным семепарным лососям с г-стратегией выживания рода *Oncorhynchus* относятся и такие вымершие миоплиоценовые таксоны, как *O. rastellus* и гигантский саблезубый *O. rastrosus*.

Имеющиеся в литературных источниках данные биологические, морфологические, генетические свидетельствуют в пользу того, что в качестве «переходного мостика», промежуточных форм, которые обеспечили в форме диверсификации возможность перехода в рамках подсемейства лососевых от таксонов полициклических к таксонам моноциклическим, послужили предковые формы современной симы, обладающие по сравнению с тихоокеанскими лососями, архаичными морфологическими признаками и характеризующиеся бивалентностью, с точки зрения наличия в рамках политипической группы, форм полициклических и моноциклических.

Особенности и преимущества эволюционных стратегий отражаются на специфике формирования ареалов комплекса таксонов

диадромных лососевых *Salmoninae* в Северном полушарии. Так высокочисленная группа моноциклических тихоокеанских лососей с летне-осенним нерестом (*Oncorhynchus*) преуспевает в северотихоокеанских акваториях с достаточно стабильными климато-океанологическими условиями в интерстадиалы и еще более стабильными и благоприятными условиями в стадиалы на фоне прекращения поступления арктических вод в регион при «осушении» Берингова пролива в ходе океанской регрессии. Полициклические представители лососевых с осенне-зимним нерестом распределены в арктических и североатлантических акваториях, подвергающихся сильным изменениям в периоды оледенения, вызывающих коренные смещения ареалов у boreальных видов.

Таким образом, сформированная в ходе эволюции длиной в десятки миллионов лет система адаптаций (аддитивный характер) диадромных лососевых, позволила освоить практически все морские акватории Северного полушария (Северная Атлантика, Северная Пацифика, Арктика), в том числе образовав высокопродуктивные высокочисленные группировки.

Следуя подходу, включавшему анализ на основе морфо-биологических характеристик, палеонтологических, генетических данных, особенностей истории формообразования с учётом темпоральной составляющей (Smith, 1988; Wilson, Williams, 2010; Глубоковский, 1995; Животовский, 2015) выполнен критический обзор таксонов в рамках подсемейства лососевых. Из вышеизложенного следует, что наряду с ветвями *Salmo* и *Salvelinus*, выделенная В.Д. Владыковым (Vladykov, 1963; Vladykov, Gruchy, 1972) ветвь *Parasalmo* входит в состав основного макроэволюционного ствола в эволюции лососевых, учитывающего диадромность и полициклическость в качестве основных (примитивных) признаков (Smith, 1988). В противовес Смиту, Стирли (Smith, Stearley, 1989) и Каталогу рыб Эшмайра (Fricke et al., 2025) это позволяет следовать принятому в сводках

Н.В. Парина с соавторами (2014) и Ю.С. Решетникова, А.Н. Котляра (2022) положению о признании *Parasalmo* в качестве отдельной субъединицы, при этом являющейся основой для формирования новой ветви *Oncorhynchus* с моноциклическостью в качестве продвинутого (производного) признака.

В рамках диадромности переход от полигибридичности происходил не одномоментно, но как это предполагает теория эволюции постепенно, поэтапно, с формированием (в течение миллионов лет) промежуточной формы (временные виды) (Майр, 1971; Тимофеев-Ресовский, 1977; Гринин и др., 2008). Комплекс морфологических, генетических, биологических характеристик свидетельствует в пользу того, что эту роль предположительно выполнили предковые группы симы, образующей как полициклические, так и моноциклические формы.

Основываясь на изменчивости признаков морфологических, генетических, демонстрирующих порой переменное положение полигибридической группировки симы (окончательно пока не решён вопрос, что это комплекс подвидов или видов) в филогениях с приближением либо в пользу тихоокеанских форелей, либо тихоокеанских лососей, следуя мнению Л.А. Животовского (2015) о трихотомии в системе тихоокеанские форели – тихоокеанские лососи, обосновываем выделение симы в качестве самостоятельного таксона родового уровня (р. *Masou*).

Таким образом, с использованием комплекса данных морфо-биологических, генетических, экологических, палеогеографических и др., на основе мнений и взглядов исследователей на особенности формирования таксономического состава родов в рамках подсемейства лососевых представляется перспективным формирование позиции с предложением по следующему комплексу таксонов в составе подсемейства лососевых: р. *Parasalmo* (*P. mykiss*, *P. clarkii*); р. *Masou* (*M. m. masou*, *M. m. ishikawai*); р. *Oncorhynchus* (*O. kisutch*, *O. tshawytscha*, *O. nerka*, *O. keta*, *O. gorbuscha*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев М.Ю., Зубченко А.В., Потуткин А.Г. Воспроизводство атлантического лосося в малых реках кандалакшского берега Мурманской области // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: материалы всероссийской научно-практической конференции (г. Мурманск, 23–24 марта 2023 г.). Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 2023. С. 5–10.

Андряшев А.П., Чернова Н.В. Анnotated список рыболовных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 4. С. 435–456.

Афанасьев П.К. Развитие воспроизводства рыбных запасов – мощный ответ санкциям // Рыбоводство. 2022. № 3–4. С. 15–17.

Берг Л.С. О происхождении форелей и других лососевых // Памяти академика С.А. Зернова. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948а. С. 159–172.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948б. 466 с.

Берг Л.С. Об амфибoreальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 7–18.

Бимии Р.Д., Невилл К.-Э.М. Доказательства зависимости численности тихоокеанских лососей от роста молоди в первые месяцы жизни в океане // Вопросы рыболовства. 2021. Т. 22. № 4. С. 5–15. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-5-15

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.

Бляхер Л.Я., Быховский Б.Е., Микулинский С.Р. История биологии с древнейших времен до начала XX века. М: Изд-во «Наука», 1972. 563 с.

Бугаев А.В., Зикунова О.В., Шпигальская Н.Ю. и др. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 1 (горбуша, кета) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023а. Вып. 68. С. 5–41. doi:10.15853/2072-8212.2023.68.5-41

Бугаев А.В., Зикунова О.В., Артюхина Н.Б., Шубкин С.В. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 2 (нерка, кижуч, чавыча) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023б. Вып. 68. С. 42–62. doi:10.15853/2072-8212.2023.68.42-62

Бугаев В.Ф. О возрасте симы // Биол. моря. 1978. № 5. С. 40–46.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты Северо-востока СССР и проблемы рационального использования её запасов // Биология моря. 1986. № 2. С. 41–49.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел): моногр. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. 303 с.

Воловик С.П. Материалы по биологии молоди симы (*Oncorhynchus masou*. (Brevoort) в некоторых реках Сахалина // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3. Вып. 3. С. 506–512.

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция. 1999. 640 с.

Гаврилова Г.С. Приёмная ёмкость аквакультурной зоны залива Петра Великого (Японское море). Аватореф.докт.дис. Владивосток: Тинро-Центр. 2012. 38 с.

Гарлов П.Е., Янбухтин Д.А., Титаренко К.А. Повышение эффективности выращивания молоди балтийского лосося в морской среде // Изв. СПбГАУ. 2015. Т. 39. С. 181–191.

Гельфанд М.С., Вьюгин В.В., Любецкий В.А. Об одном способе построения деревьев эволюции видов по множественным генетическим данным // Информационные процессы, 2001. Т. 1. № 1. С. 64–77.

Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б. Начало формирования межокеанических связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 2. С. 72–89.

Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода

- Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 5–66.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб М.: Наука, 1995. 343 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с. ISBN 5-03-001432-2.
- Гринин Л.Е., Марков А.В., Коротаев А.В. Макроэволюция в живой природе и обществе. М.: Издательство ЛКИ, 2008. 248 с.
- Грищенко О.Ф., Бакштанский Э.Л. Перспективы акклиматизации тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 114–122.
- Долганов В.Н. 2022. Генезис рыб отряда Salmoniformes // Биол. моря. Т. 48. № 5. С. 291–297.
- Дорофеева Е.А. Морфологические особенности озерных форм лососевых рыб родов *Salmo* и *Oncorhynchus* (Pisces: Salmonidae) // Труды Зоологического института РАН. 2008. Т. 312. № 1/2. С. 114–126.
- Животовский Л.А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей // Труды ВНИРО. 2015. Т. 157. С. 4–23.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Никишин В.Д. и др. Генетическая дифференциация и вопросы сохранения популяций симы *Oncorhynchus masou* Brevoort, 1856 (Pisces: Salmonidae) // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 1. С. 70–78.
- Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Лососевые рыболовные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. 268 с.
- Захарова О.А., Бугаев В.Ф. О продолжительности пресноводного периода жизни западно-камчатской симы *Oncorhynchus masou* // Известия ТИНРО. 2013. Т. 175. С. 110–126.
- Захарова О.А., Бугаев В.Ф. Возрастная структура западнокамчатской симы *Oncorhynchus masou* // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2015. Вып. 38. С. 39–48. DOI 10.15853/2072-8212.2015.38.39–48.
- Зелеников О.В., Прокуряков К.А., Рудаков Г.С., Мякишев М.С. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) при её естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биология моря, 2020. Т. 46. № 1. С. 14–23. DOI: 10.31857/S0134347520010118
- Зубченко А.В. Особенности биологии, состояние и управление запасами атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ. 2006. 48 с.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.
- Иванов А.П. Рыбоводство в естественных водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 367 с.
- Калюжин С.М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Автореф.докт.дис. Петрозаводск: КНЦ РАН. 2004. 65 с.
- Карпенко В.И., Андреевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. 304 с.
- Крыхтин М.Л. Материалы о речном периоде жизни молоди симы // Изв ТИНРО. 1962. Т. 48. С. 84–132.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Маркевич Г.Н., Ивашин Е.Г., Павлов Е.Д. Явление посленерестового выживания у озёрной нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Известия РАН. Сер.Биол. 2011. № 5. С. 619–624.
- Марков А., Наймарк Е. Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий. Москва: ACT: CORPUS, 2014. 656 с.
- Мартынов В.Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 414 с. ISBN 5-7691-1641-2.
- Марченко С.Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Разнообразие жизненных форм // Известия ТИНРО. 2023. Т. 203. Вып. 4. С. 770–786.

Матишиов Г.Г., Берестовский Е.Г., Мартынов В.Г., Балыкин П.А. Перспективные методы сохранения популяционного разнообразия проходных видов лососевых рыб в северных и дальневосточных регионах России // Вестник МГТУ. 2010. Т. 13. № 4/1. С. 647–654.

Микулин А.Е. Зоогеография рыб. М.: ВНИРО. 2003. 436 с.

Мина М.В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука. 1986. 207 с.

Монастырский Г.Н. О типах нерестовых популяций у рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 295–305.

Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 14–21.

Микулин А.Е. Зоогеография рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 435 с.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. М.: Изд-во МГУ, 2006. 598 с.

Мухина И.Н., Карасева Т.А. Современное состояние аквакультуры на Кольском полуострове // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: Материалы всероссийской научно-практической конференции (г. Мурманск, 23–24 марта 2023 г.). Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 2023. С. 286–292.

Нельсон Дж. Рыбы мировой фауны. М.: Изд-во ЛИБРОКОМ, 2009. 880 с.

Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высш. Школа, 2009. 472 с.

Новоселов А.П., Дворянкин Г.А. Экологические особенности и возможности хозяйственного использования пресноводной ихтиофауны Соловецкого архипелага // Биология внутренних вод. 2023. № 3. С. 372–381.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. Мир, 2001. 199 с.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 733 с.

Попов И.Ю. Идея направленной эволюции: история и современность // Вестник СПбГУ. 2006. Сер.7. Вып.4. С. 13–19.

Правдин И.Ф. Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв.ТИНРО. 1940. Т.18. С. 105–117.

Пузаченко Ю.Г. Основы общей экологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. 133 с.

Промысловые рыбы России. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. Т. 1. 656 с.

Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. о-ва. 2002. Т. 73. СПб. 107 с.

Расс Т.С. Жизнь животных. Рыбы. Т. 4. Москва: Просвещение, 1971. 656 с.

Раутиан А.С. Букет законов эволюции // Эволюция биосфера и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК, 2006. С. 20–38.

Решетников Ю.С., Котляр А.Н. Словарь названий рыб на шести языках. Москва: КМК, 2022. 838 с.

Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.

Семенченко А.Ю. Экологическое изучение западнокамчатской симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort) в период нерестовой миграции // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 4. С. 620–627.

Синяков С.А. Рыбная промышленность и промысел лососей в сравнении с другими отраслями экономики в регионах Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2006. 64 с.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.

Строганов А.Н., Беляев В.А., Пономарева Е.В. О взаимоотношениях горбуши и сёмги в беломорских реках в нерестовый период (обзор) // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. «Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел». Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2023. С. 406–411.

Татаринов Л.П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. 1984. Т.3. С. 3–16.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.

Тищенко П.Я., Семкин П.Ю., Тищенко П.П. и др. Лосось как основа функционирования экосистемы залива Академии (Охотское море). Возможные угрозы её деградации // Вестн. ДВО РАН. 2024. № 2. С. 90–106. <http://dx.doi.org/10.31857/S0869769824020098>, EDN: ldbvzv

Точилина Т.Г., Смирнов Б.П. Половозрелые сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в прибрежных водах о. Итуруп (Южные Курильские острова) // Труды ВНИРО, 2015. Т. 153. С. 105–120.

Шайхаев Е.Г. Сравнительное изучение микросателлитной изменчивости лососевых рыб. Автограф.канд.дис. М.: ИОГен РАН, 2013. 23 с.

Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и её молекулярная датировка: анализ ядерного гена RAG1 // Генетика. 2012. Т. 48. №. 5. С. 676–680.

Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и её молекулярная датировка: анализ mtДНК-данных // Генетика. 2013. Т. 49. №. 6. С. 718–734.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.

Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 362 с.

Belyaev V.A., Ponomareva E.V., Malyutina A.M. et al. On the Origins of the Negative Impact of Invasive Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* on Natural Populations of Atlantic Salmon *Salmo salar* (Salmonidae) // Journal of Ichthyology. 2025. V. 65. №.1. P. 113–125.

Brinkman D.B., López J. A., Erickson G.M. et al. Fishes from the Upper Cretaceous Prince Creek Formation, North Slope of Alaska, and their palaeobiogeographical significance // Papers in palaeontology, 2025. V.11. Issue 3. P. 1–29. <https://doi.org/10.1002/spp2.70014>.

Cavender T.M. Development of the North American Tertiary freshwater fish fauna with a look

at parallel trends found in the European record, Italian Journal of Zoology. 1998. V. 65:S1. P. 149–161. DOI: 10.1080/11250009809386807.

Cavender T.M., Miller R.R. Smilodonichthys rastrosus – A new Pliocene salmonid fish from western United States. University of Oregon Museum of Natural History Bulletin. 1972. V. 18. P. 1–44.

Cavender T.M., Miller R.R. *Salmo australis*, a new species of fossil salmonid from southwestern Mexico. University of Michigan Museum of Paleontology Contribution. 1982. V. 26. P. 1–17.

Christensen K.A., Flores A.-M., Joshi J. et al. Masu salmon species complex relationships and sex chromosomes revealed from analyses of the masu salmon (*Oncorhynchus masou masou*) genome assembly// G3 Genes|Genomes|Genetics, 2024. jkae278, <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkae278>.

Claeson K.M., Sidlauskas B.L., Troll R. et al. From sabers to spikes: A newfangled reconstruction of the ancient, giant, sexually dimorphic Pacific salmon, *Oncorhynchus rastrosus* (Salmoninae: Salmonini) // PLoS ONE. 2024. V.19. № 4. P. 1–30. e0300252. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0300252>.

Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling, PLOS One, 2012. V. 7. Issue 10. P. 1–19. doi 10.1371/journal.pone0046662.

Crespi B.J., Fulton M.J. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V. 31 №2. P. 658–679. DOI: 10.1016/j.ympev.2003.08.012.

Dolganov V.N. Salmoniformes: A Marine or Freshwater Origin?// Russ. J. Mar. Biol. 2022. V. 48. P. 541–546. <https://doi.org/10.1134/S1063074022070033>.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism // Models in Paleobiology, 1972. P. 82–115.

Esteve M., McLennan D.A. The Phylogeny of *Oncorhynchus* (Euteleosteii: Salmonidae) Based on Behavioral and Life History Characters // Copeia, 2007. №.3. P. 520–533. DOI:

- 10.1643/0045-8511(2007)2007(520:TPOOES)2.0.CO;2
- FishBase* <https://www.fishbase.se/summary/245> обращение 01 06 2025.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R.* Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. 2025. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).
- Friedman M.* The evolutionary origin of flatfish asymmetry // *Nature*. 2008. V. 454. P. 209–212. <https://doi.org/10.1038/nature07108>.
- Gunther A.* Catalogue of fishes in the British Museum. London: British Museum of Natural History, 1866. V. 6. 366 p.
- Gyllesten U., Wilson A.C.* Mitochondrial DNA of salmonids // Population Genetics and Fishery Management. Seattle: University of Washington Press. 1987. P. 301–318. DOI: 10.1017/s0016672300026690.
- Haldane J.* The Theory of Natural Selection To-Day // *Nature*. 1959. V. 183. P. 710–713. <https://doi.org/10.1038/183710a0>.
- Hughes P.W.* Between semelparity and iteroparity: Empirical evidence for a continuum of modes of parity // *Ecology and Evolution*; Bognor Regis. 2017. V.7. №.20. P. 8232–8261. DOI:10.1002/ece3.3341.
- Kato F.* Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *O. rhodurus*) // Pacific salmon life histories. Vancouver: Univ. British Columbia Press, 1991. P. 447–520.
- Kettle A.J., Morales-Muñiz A., Roselló-Izquierdo E. et al.* Refugia of marine fish in the northeast Atlantic during the last glacial maximum: concordant assessment from archaeozoology and palaeotemperature reconstructions // *Clim. Past*. 2011. V. 7. № 1. P. 181–201. <https://doi.org/10.5194/cp-7-181-2011>
- Marincovich L., Gladenkov A.Y.* New evidence for the age of Bering Strait// *Quaternary Science Reviews*. 2001. V. 20. Issues 1–3. P. 329-335. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(00\)00113-X](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(00)00113-X).
- McDowall R.M.* The origin of the salmonid fishes: marine, freshwater or neither? // *Rev. Fish Biol. Fish.* 2002. V. 11. P. 171–179.
- McKay S.J., Devlin R.H., Smith M.J.* The phylogeny of Pacific salmon and trout based on growth hormone type-2 (GH2) and mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 3 (ND3) DNA sequences // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2011. V. 53. № 5. P. 1165–1176. DOI.10.1139/cjfas-53-5-1165.
- Myers G.S.* Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes // *Copeia*. 1949. № 2. P. 89–97.
- Shed'ko S.V., Ginatulina I.Z., Parpura I.Z., Ermolenko A.V.* Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // *J. of Fish Biology*. 1996. V. 49. P. 815–829.
- Smith C.L.* Minnows First, Then Trout // *Fisheries*. 1988. V.13. Issue 4. P. 4–8.
- Smith G.R., Stearley R.F.* The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts // *Fisheries*. 1989. V. 14. P. 4–10.
- Stearley R.F., Smith G.R.* Phylogeny of the Pacific trouts and salmons (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // *Transactions of the American Fisheries Society*, 1993. V. 122. P. 1–33. DOI:10.1577/1548-8659(1993)122<0001:POPTA>2.3.CO;2.
- Stearley R.F., Smith G.R.* Salmonid fishes from Mio-Pliocene lake sediments in the western Snake river plain and the Great basin: Fishes of the Mio-Pliocene western Snake river plain and vicinity: Mus. Zool. Univ. Michigan, 2016. V. 204. №.1. 43 p.
- Suckley G.* Notices of certai/*n new species of North American Salmonidae from the north-west coast of America. *Annals of the Lyceum of Natural History (New York)*. 1861. V. 7. P. 306–313.
- Tessler M., Neumann J.S., Kamm K. et al.* Phylogenomics and the first higher taxonomy of Placozoa, an ancient and enigmatic animal phylum // *Front. Ecol. Evol.* 2022. V.10. P. 1–18. DOI=10.3389/fevo.2022.1016357.
- Ueno T., Kimura S., Hasegawa Y.* Freshwater fishes from the Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan, *Mem. Nat. Sci. Mus.*, 1975. № 8. P. 57–70.
- Vladikov V.D.* A review of Salmonid genera and their broad geographical distribution // *Trans. Roy. Soc. Canada*. 1963. V. 1. Ser. 4. Sec. 3. P. 459–504.

- Vladkov V.D., Gruchy C.G. Comments on the nomenclature of some subgenera of Salmonidae // J. Fish Res. Board of Canada. 1972. V. 29. № 11. P. 1631–1632.
- Wilson M.V.H. The Eocene Fishes of Republic, Washington // Washington Geology. 1996. V. 24. № 2. P. 30–31.
- Wilson M.V.H., Williams R.G. 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, Munchen, Germany, 2010. P. 379–409.
- Yamamoto S., Morita K., Kikko T. et al. Phylogeny of a salmonid fish, masu salmon *Oncorhynchus masou* subspecies-complex, with disjunct distributions across the temperate northern Pacific // Freshwater Biology. 2020. V. 65. P. 698–715. <https://doi.org/10.1111/fwb.13460>.
- Young T.P. The evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias // Evolutionary Ecology. 1990. V. 4. № 2. P. 157–171.

DISCUSSIONS

ROLE OF MACROEVOLUTIONARY PROCESSES IN THE FORMATION OF THE TAXONOMIC STRUCTURE OF DIADROMOUS SALMONS

© 2025 y. A.N. Stroganov¹, O.A. Bulatov², E.V. Ponomareva¹,
K.I. Afanasyev³, G.A. Rubtsova³

1 – Moscow State University (MSU), Russia, Moscow, 119234

2 – State Scientific Center of the Russian Federation «VNIRO»,
Russia, Moscow, 105187

3 – Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences (IGG RAS),
Russia, Moscow, 127238

The paper presents a review of taxa within the salmon subfamily, based on consideration of morpho-biological characteristics, paleontological, genetic data, and features of the history of morphogenesis. It is noted that along with the *Salmo* and *Salvelinus* branches, the *Parasalmo* branch identified by Vladkov is part of the main macroevolutionary trunk in the evolution of salmon, taking into account diadromy and polycyclicity as the main features. At the same time, using the advantages of polycyclicity in terms of resistance to changes in environmental factors, they realized a wide settlement in the northern waters of the Atlantic and Pacific oceans, and a circumpolar distribution in the Arctic. A large group of monocyclic Pacific salmon (*Oncorhynchus*) prevails in the North Pacific waters with fairly stable (compared to the North Atlantic and Arctic waters) climatic and oceanographic conditions in interstadials and even more stable conditions in stadials against the background of the cessation of Arctic waters entering the region during the “drying up” of the Bering Strait during the ocean regression. Using a set of data when considering the specifics of macroevolutionary processes, based on and in development of the views of researchers on the features of the formation of the taxonomic composition of genera within the subfamily *Salmoninae*, a position is substantiated with a proposal to introduce in addition to the g. *Parasalmo* and *Oncorhynchus* and the g. *Masou*.

Keywords: Pacific salmon, Pacific trout, masu, macroevolutionary processes.