

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES

Научная статья

УДК 597.552.511–19

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-407-422

EDN: JVEQIN

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS***
(SALMONIDAE, SALMONIFORMES)**В.Н. Долганов***Национальный научный центр морской биологии им. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. Предлагается новый взгляд на проблему происхождения и расселения гольцов рода *Salvelinus*, основанный на анализе формирования экологии и биологии размножения видов и форм в процессе климатической и геологической эволюции Земли. В результате анализа делается вывод, что предок гольцов сформировался в начале плиоцена в изолированной восточной части Арктики из наиболее холодноводных популяций филетической линии *Parasalmo clarki* — *Salmo trutta*. При усилении похолодания климата в восточной Арктике шла последовательная адаптация гольцов к более холодным условиям жизни, и ее этапы «фиксируются» во время изоляций предковых форм за пределами региона. Наиболее древний голец *Salvelinus leucomaenis* (около 4 млн лет назад). Большинство остальных видов сформировалось в конце плиоцена в период 1-го оледенения Северного полушария. Показано, что *Cristivomer namaycush* относится к тайменям подсемейства Huchoninae, а филогенетическая ветвь *Salvethymus svetovidovi* сформировалась независимо от гольцов рода *Salvelinus* в Тихом океане. Эволюция лососевых рыб с конца миоцена шла по направлению адаптации к прогрессирующему похолоданию климата Земли. Гольцы рода *Salvelinus* и *Cristivomer namaycush* имеют конвергентное сходство как наиболее холодноводные представители филетических линий Salmoninae и Huchoninae.

Ключевые слова: гольцы рода *Salvelinus*, происхождение, расселение, формирование ареалов, таксономический объем рода

Для цитирования: Долганов В.Н. Происхождение и расселение гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 407–422. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-407-422. EDN: JVEQIN.

Original article

Origin and dispersal of the chars of genus *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes)**Vladimir N. Dolganov**Institute of Marine Biology, National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Ac. Sci., 17, Palchevsky Str., Vladivostok, 690041, Russia
D.Biol., leading researcher, vndolganov@mail.ru, ORCID 0000-0002-7898-2521

Abstract. A new approach to the problem of origin and dispersal of genus *Salvelinus* is proposed, based on analysis of their ecology and reproductive biology forming in the process

* Долганов Владимир Николаевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, vndolganov@mail.ru, ORCID 0000-0002-7898-2521.

of climatic and geological evolution of the Earth. There was concluded that the ancestor of the char species formed from one of the coldest populations of phyletic line *Parasalmo clarki* — *Salmo trutta* that occurred in an isolated region of the East Arctic at the beginning of the Pliocene. With further cooling of climate in the East Arctic, the chars adopted consistently to colder living conditions, and the stages of these adaptations were fixed during isolation of the ancestral forms outside the region. The most ancient char species is *Salvelinus leucomaenis* evolved about 4 million years ago. Most other species of this genus were formed at the end of the Pliocene during the first glaciation of the Northern Hemisphere. *Cristivomer namaycush* is considered as the species belonged to subfamily Huchoninae, and the phylogenetic branch of *Salvelinus svetovidovi* as that formed independently from the chars in the Pacific Ocean. Evolution of salmon fishes developed since the late Miocene toward adaptation to progressive cooling of climate, so the chars of genus *Salvelinus* and *Cristivomer namaycush* acquired convergent similarity as the most cold-water representatives of the phyletic lines Salmoninae and Huchoninae.

Keywords: char, genus *Salvelinus*, origin of species, dispersal of species, habitat formation, taxonomic volume

For citation: Dolganov V.N. Origin and dispersal of the chars of genus *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 407–422. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-407-422. EDN: JVEQIN.

Введение

Гольцы рода *Salvelinus* имеют циркумполярный ареал от умеренных широт до высокоарктических вод северной части Канадского Арктического архипелага, Гренландии, островов Северного Ледовитого океана и являются самыми северными пресноводными рыбами. Они обладают большой морфоэкологической и генетической пластичностью, позволившей им к настоящему времени образовать огромное количество форм разной степени репродуктивной изоляции. Гольцы представлены проходными, полупроходными, ручьевыми, речными, озерно-речными и озерными экотипами, которые в зависимости от условий водоемов обитания имеют очень широкий спектр адаптаций к особенностям миграций, питания, размножения и роста [Берг, 1948; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002; и др.]. Вследствие уникального адаптивного полиморфизма гольцы рода *Salvelinus* являются одной из наиболее сложных для изучения групп рыб. Поэтому, несмотря на огромное количество публикаций, посвященных биологии, морфологии и генетике гольцов, до сих пор нет общего мнения о таксономическом объеме группы, родственных связях, происхождении и формировании современных ареалов видов и внутривидовых форм. Несоответствие взглядов наблюдается не только при сравнении морфоэкологических данных с генетическими, но и внутри каждого из этих направлений изучения гольцов.

Особенно слабо разработаны вопросы происхождения и расселения представителей этой группы, которые при отсутствии в анализе реальных данных о климатической и геологической истории Земли трактуются весьма разнообразно и противоречат друг другу. Так, Бенке [Behnke, 1992] считает, что лососевые ещё в олигоцене (30–40 млн лет назад) разделились на две ветви: *Hucho* + *Brahymystax* + *Salvelinus* и *Salmo* + *Oncorhynchus*, — и предки гольцов обитали в Азии и в восточной Арктике, откуда в конце миоцена они расселились в континентальные водоемы северо-западной Атлантики, а в плиоцене — по тихоокеанскому побережью Северной Америки. Родство гольцов и тайменей показало также «супердерево» Salmoniformes, построенное на основе 38 генетических, морфологических и экологических топологий из 34 публикаций [Wilson, Williams, 2010]. Эта же точка зрения поддержана в результате детального изучения палеонтологических данных [Stearley, Smith, 2016]. С другой стороны, на основе изучения остеологических признаков современных видов лососевых признано, что предок рода *Salvelinus* сформировался в плиоплейстоцене в бассейне Северного Ледовитого океана от общего предка с лососями рода *Salmo*, откуда в плейстоцене проник в бассейн Тихого океана

[Глубоковский, Черешнев, 1981; Глубоковский, 1995]. Однако согласно генетическим данным гольцы рода *Salvelinus* являются сестринской группой не атлантических, а тихоокеанских лососевых, от которых они отделились в конце олигоцена — начале миоцена, задолго до деления тихоокеанских лососей и форелей [Осинов, Лебедев, 2004; Crespi, Fulton, 2004; Шедько и др., 2012; Crete-Lafreniere et al., 2012; и др.].

Все известные к настоящему времени эволюционные сценарии имеют декларативный характер без каких-либо обоснованных доказательств соответствия морфологии, экологии и генетики гольцов климатической и геологической истории Северного полушария. Регионы происхождения видов декларируются в местах их современного распространения [Олейник, 2013; Есин, Маркевич, 2018], однако в заявленное время формирования видов климат в них был намного теплее современного [Бискэ, Баранова, 1976; Петров, 1976], и, следовательно, свою видовую экологическую нишу они осваивали намного севернее. Причиной дивергенции видов считается «частичная» изоляция дальневосточных морей, хотя для мелководных прибрежных гольцов «частичная» изоляция морей означает ее полное отсутствие и причиной дивергенции видов служить не могла. При этом в плиоцене на фоне общего похолодания климата Земли в дальневосточных морях неоднократно происходили широтные подвижки фауны на тысячи километров [Долганов, 2024], которые при отсутствии изоляции также исключали формирование видов со столь дискретными характеристиками.

Согласно общему мнению, которое базируется на предположении Бенке [Behnke, 1989], общий ареал гольцов в восточной Арктике и Северной Пацифике в конце миоцена был разделен выхолаживанием Арктики. Часть популяций общего предка (или предков?) мигрировала в северо-западную Атлантику и сформировала там проходного американского гольца *Salvelinus fontinalis* и озерного гольца *Cristivomer namaycush*, а популяции гольцов Тихого океана дали начало всем остальным представителям рода. Это предположение не может соответствовать действительности, так как в конце миоцена (до 5,4–5,5 млн лет назад) Берингия была сушей и связь тихоокеанских вод с арктическими отсутствовала, а миграции на восток через Канадский Арктический архипелаг стали возможными только в середине плиоцена во время Берингийской трансгрессии [Петров, 1976; Кафанов, 1982; Свиточ, Талденкова, 1994; Кафанов, Кудряшов, 2000; Montgomery, 2000; Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков, Гладенков, 2004; и др.].

Однако это мнение до сих пор не оспаривается и *S. fontinalis* и *C. namaycush* считаются наиболее древними из ныне существующих видов гольцов [Есин, Маркевич, 2018]. Другая точка зрения предполагает, что наиболее морфологически архаичные гольцы сформировались в плиоцене в Арктическом бассейне («арктическая» группа видов, включая *Salvelinus alpinus* и *S. taranetzi*), откуда в плейстоцене они проникли в Тихий океан и дали начало «тихоокеанской» группе гольцов [Глубоковский, Черешнев, 1981; Глубоковский, 1995]. Согласно противоположному мнению [Дорофеева, 1989; Савваитова, 1989], арктические виды произошли от мальмоидных гольцов Тихого океана.

Самые большие затруднения вызывает интерпретация данных, полученных генетическими методами. Согласно им после дивергенции наиболее древних таксонов (*S. fontinalis*, *C. namaycush*, *Salvelinus leucomaenis*, *S. curilus* и *S. levanidovi*) ствол гольцов разделился на два филума: *S. malma* + *S. alpinus* (Берингово море) и *S. taranetzi* + *S. lordi* + *S. confluentus* (Арктика и тихоокеанское побережье Америки) [Олейник, 2013; Есин, Маркевич, 2018; и др.]. Причины, вызвавшие это деление, не обсуждаются, но условность формирования филумов с такими ареалами обитания очевидна, так как географически и климатически это невозможно.

Дальнейшее объяснение формирования видов и их ареалов также далеко от реальности. Например, северная мальма *S. malma* каким-то образом не только «раздвинула» у побережья Северной Америки ареал филума *S. taranetzi* + *S. lordi* + *S. confluentus* и образовала свой ареал между ареалами *S. taranetzi* и *S. lordi*, но и, проникнув в восточной Арктике через ареал давно адаптированного к холодным условиям *S. taranetzi*,

мигрировала на запад и обособилась там как *S. alpinus* [Олейник, 2013; Есин, Маркевич, 2018; и др.].

Почему это не сделал намного более холодноводный *S. taranetzi*, не обсуждается. Также большой вопрос вызывает отсутствие в генетических схемах миграций гольца *S. alpinus* рефугиума у Западной Европы, куда во время оледенений по ослабевающему Северо-Западному течению отходила ихтиофауна Северной Европы. Предполагаемая послеледниковая миграция *S. alpinus* к Европе и далее в сибирские моря Евразии от американского побережья [Brunner et al., 2001; Есин, Маркевич, 2018] не имеет биологического смысла и не соответствует действительности, так как фауна побережья Америки в межледниковья расселялась на север по системе течений, вытекающих из Северного-Ледовитого океана, не далее юго-восточной Гренландии.

Учитывая огромный массив разнообразных данных, полученных к настоящему времени, подобных несоответствий с реальностью излишне много. Поэтому, несмотря на значительный успех в изучении этой «модельной» группы рыб, до сих пор остаются актуальными следующие вопросы:

1. Кто является реальным предком гольцов рода *Salvelinus*?
2. Где, когда и в каких условиях сформировались виды рода?
3. Когда и как формировались современные ареалы видов гольцов?
4. Какой реальный таксономический объем рода *Salvelinus*?
5. Насколько родственны гольцы рода *Salvelinus*, паalia Световидова *Salvethymus svetovidovi* и озерная паalia *C. namaycush* и почему у кристивомера экотипы только хищные или хищные эврифаги, но нет планктофагов и бентофагов?
6. Почему самый древний тихоокеанский голец кунджа *S. leucomaenis* имеет амфиокеанский ареал с близким ему видом *S. confluentus*? Если кунджа сформировалась в Японском море, то как *S. confluentus* оказался наиболее южным видом у побережья Северной Америки?
7. Почему «активная» дивергенция гольцов началась в плиоцене [Радченко, 2005; Брыков и др., 2010; и др.], если группа дивергировала от общей ветви лососевых рыб на границе олигоцена и миоцена 25–16 млн лет назад [Grewé et al., 1990; Осин, Лебедев, 2004; Crete-Lafreniere et al., 2012; Животовский, 2015]?
8. Почему северная мальма *S. malma* по генетическим данным [Радченко, 2005] наиболее близка к евросибирской группе *S. alpinus*, а не к гольцам Чукотки, с которыми она обитает симпатрично?
9. Почему наиболее древним видом гольцов рода *Salvelinus* считается *S. fontinalis* атлантического побережья Северной Америки, хотя центром происхождения лососевых рыб является северная часть Тихого океана?
10. Почему северная мальма *S. malma* по генетическим расчетам является самым молодым видом гольцов Тихого океана?

Эти и большое количество других вопросов показывают, что для их решения применяемых в настоящее время морфоэкологических и генетических методов изучения гольцов недостаточно. Автор предлагает дополнить их методом исторической биогеографии, рассмотрев происхождение и расселение гольцовых рыб в процессе их эволюции.

Материалы и методы

Для решения поставленной задачи предлагается система доказательств, основанная на следующих известных данных или не вызывающих сомнения логических положениях.

Центром происхождения лососевых рыб семейства Salmonidae является северная часть Тихого океана, откуда они через Арктику расселились в Северную Атлантику [Шмидт, 1950; Долганов, 2022].

Освоение Арктики и Северной Атлантики началось после открытия Берингова пролива на границе миоцена и плиоцена [Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков,

Гладенков, 2004] в условиях значительного похолодания климата в конце неогена. Следовательно, эволюция вселенцев шла по направлению адаптации к постепенно усиливающемуся похолоданию вод и обеднению кормовой базы водоемов.

Основную роль в формировании видового разнообразия гольцов рода *Salvelinus* играли неоднократные плиоплейстоценовые изоляции ареалов предковых видов в результате закрытия Берингова пролива [Свиточ, Талденкова, 1994; Гладенков, Гладенков, 2004] и выхолаживания Охотского моря и побережья юго-восточной части зал. Аляска [Долганов, 2024].

Эколого-морфологические характеристики видов и особенности биологии размножения вырабатывались и закреплялись при формировании видов в условиях регионов их происхождения.

Современный ареал гольцов рода *Salvelinus* сформировался в результате их расселения в голоцене после окончания последнего оледенения.

Материалами для работы послужили обширные литературные данные.

Результаты и их обсуждение

Как следует из климатических и геоморфологических условий миоцена и плиоцена [Бискэ, Баранова, 1976; Петров, 1976; и др.], формирование гольцов рода *Salvelinus* в Тихом океане было невозможно, хотя возраст наиболее древних современных видов генетиками уверенно датируется плиоценовым временем [Радченко, 2005; Олейник, 2013; и др.]. В палеолетописи бассейна Тихого океана в самом конце миоцена гольцы отсутствовали, но имелись представители двух филетических линий их предполагаемых предков: тайменей *Parahucho perryi* и симы *Oncorhynchus masou* у Азии и лосося Кларка *Parasalmo clarki* и микижи *Parasalmo mykiss* у Америки [Ueno et al., 1975; Behnke, 1992; Stearley, Smith, 2016; и др.], древность которых подтверждается и генетическими данными [Shed'ko et al., 1996; Животовский, 2015; и др.].

После открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена 5,5–5,4 млн лет назад лососевые получили возможность расширить свой ареал в Арктику, а затем в Северную Атлантику. Это подтверждает первое появление представителя рода *Salmo* в хорошо изученной палеолетописи Европы только в плиоцене [Владимиров, 1946].

Расширение ареалов лососевых в высокие широты при продолжении похолодания климата планеты привело к дальнейшей адаптации к обитанию в более холодных условиях, начавшейся в олигоцене-миоцене в Тихом океане [Долганов, 2024]. В результате освоения новых экологических ниш виды, нагуливающиеся до созревания в море (сима, микижа), стали отходить зимой еще дальше от побережья и, следовательно, не могут рассматриваться как предки гольцов.

Таймени — прибрежные хищники, зимующие в пресных водах и размножающиеся в верховьях рек, в Арктике освоили нерестилища рек от Печоры до Маккензи. Огромное расстояние от нерестилищ рек, впадающих в моря Северного Ледовитого океана до побережья, сделало миграции на нагул в море энергетически невыгодными, и большинство популяций тайменей в новых условиях стали пресноводными. Затем, в эпоху оледенений конца плейстоцена, прибрежный нагул прекратился практически полностью. Таким образом, филетическая линия тайменей в Арктике в плиоплейстоцене при дальнейшей адаптации к холоду была вынуждена перейти к пресноводному образу жизни и также не может рассматриваться в качестве предковой группы гольцов рода *Salvelinus*.

По мнению сторонников происхождения гольцов от линии тайменей, промежуточным таксоном между ними является озерный голец Северной Америки *C. namaycush*. При рассмотрении происхождения этого вида следует учитывать значительные различия обитания тайменей в реках Сибири и Северной Америки. Реки Сибири никогда не подвергались воздействию покровных оледенений в отличие от рек Северной Америки, которые многократно исчезали под покровом Лаврентийского ледового щита и восстанавливались в периоды межледниковий.

По данным палеолетописи [Smith et al., 1982; Stearley, Smith, 2016; и др.] ледниковые покровы, образующие по периферии приледниковые озера, уже в конце плиоцена оттесняли ихтиофауну на юг до уровня рек Колумбия и Снейк, а в плейстоцене — до верховий Миссури и Миссисипи [Миллер, 1969].

При таянии Лаврентийского ледникового щита образовывалось огромное количество озер с разнообразными условиями обитания, где происходила дальнейшая морфоэкологическая эволюция ихтиофауны приледниковых водоемов. В таких условиях в плиоплейстоцене из речной ихтиофауны сформировалась озерно-речная и озерная ихтиофауна Северной Америки, основу которой составляют плиоценовые вселенцы из Арктики: бычки семейства Cottidae, колюшки семейства Gasterosteidae, сиговые семейства Coregonidae, хариусы подсемейства Thymallinae и представитель подсемейства Huchoninae *C. namaycush*.

Несмотря на столь сложную эволюционную историю родство кристивомера с тайменями хорошо прослеживается. В отличие от гольцов рода *Salvelinus* у кристивомера имеются признаки древней «узкой» специализации тайменей как крупного хищника — уникальное строение зубного аппарата, когда зубы на сошнике и небных костях расположены в виде сплошной полосы. Это относится и к значительно дискретному количеству пилорических придатков у гольцов (14–69) и тайменей (сахалинский — 157, сибирский — 150–250, кристивомер — 93–208) [Behnke, 1980; Атлас..., 2002], отсутствию у тайменя и кристивомера в отличие от гольцов карликовых форм, а также к размерам этих рыб. Наиболее крупные виды гольцов в исключительных случаях достигают длины 120 см и массы 20 кг, в то время как кристивомеры известны до 126 см и 47 кг, а таймени достигают 2 м и 80 кг [Behnke, 1980; Атлас..., 2002]. Кроме этого, кристивомер в озерах образует обычно только хищные экотипы (до четырех в одном озере), переходя в олиготрофных водоемах к эврифагии, но никогда не образует планктонные экоформы [Zimmerman et al., 2006; Muir et al., 2015; и др.]. Общепринято, что ветвь *S. fontinalis* + *C. namaycush* разделилась в результате морфологической адаптации кристивомера к озерному образу жизни. Но почему у всех остальных озерных гольцов нет даже следов подобного направления эволюции? Это позволяет рассматривать отличительные признаки кристивомера не как приобретенные, а как наследственные от предковой линии.

Морфологическая близость кристивомера и сибирского тайменя хорошо показана при анализе остеологических признаков лососевых рыб [Глубоковский, 1995].

Одним из основных доказательств принадлежности кристивомера к тайменям является наличие у обоих весенне-летнего нереста [Atlas..., 1980; Атлас..., 2002], сохранившегося у этой филетической ветви при вселении в Арктику. Гольцы же относятся к ветви лососевых, которые при адаптации к более холодным условиям обитания перенесли размножение сначала на зимне-весеннее, а затем и на осенне-зимнее время [Долганов, 2024].

Рассматривая результаты расселения тихоокеанских форелей после открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена, нетрудно заметить, что у единственного в Тихом океане вида с прибрежным нагулом — лосося Кларка *Parasalmo clarki* — в Европе есть экологический аналог — кумжа *Salmo trutta*, морфоэкологические изменения которой, полученные при адаптации к холодным водам Арктики, полностью соответствуют направлению и закономерностям экологической эволюции лососевых рыб [Долганов, 2024]. Сохранив прибрежный нагул, кумжа стала размножаться не только в притоках нижнего течения рек, но и намного выше, что удлинило нерестовые миграции. Длительное развитие икры в холодных водах привело к переносу нереста на более ранний срок (осенне-зимний), и в высоких широтах отнерестившиеся рыбы вследствие охлаждающегося к этому времени морского побережья были вынуждены зимовать в пресных водах. Следует также отметить изменение в структуре кариотипа, в котором по сравнению с тихоокеанским предком при значительном увеличении обще-

го числа хромосом акроцентрических хромосом стало больше, чем метацентрических [Behnke, 1992; Атлас..., 2002; и др.].

Однако кумжа обитает в зоне теплого Северо-Западного течения, которое при первом закрытии Берингова пролива в плиоцене и общем похолодании климата [Свиточ, Талденкова, 1994] не могло проникать восточнее п-ова Таймыр, объединенного с островами Северной Земли. Именно здесь, в морях восточной Арктики, изолированных от п-ова Таймыр, до Канадского Арктического архипелага из наиболее холодноводных популяций филетической линии *P. clarki* — *S. trutta* сформировался в начале плиоцена предок гольцов рода *Salvelinus*. Без отепляющего воздействия атлантических и тихоокеанских вод прибрежные рыбы этих популяций были вынуждены зимовать только в пресных водах. Необходимость нагуливаться в море в течение короткого летнего периода и осенний нерест исключали длительные нерестовые миграции. Обеднение кормовой базы рек способствовало формированию озерно-речных и озерных экоформ.

После окончания первой плиоценовой изоляции Арктики через вновь образовавшийся Берингов пролив предковая форма гольцов проникла в северную часть Тихого океана и расселилась вдоль побережий Азии и Америки. Следующее закрытие Берингова пролива, произошедшее около 4 млн лет назад [Свиточ, Талденкова, 1994], привело к обособлению тихоокеанских гольцов и формированию кунджи *S. leucomaenis*. Популяции гольцов восточной Арктики продолжили дальнейшую адаптацию к усиливающемуся похолоданию климата и к уменьшению кормовой базы. Вследствие этого гольцы стали активнее питаться зоопланктоном, что отразилось на увеличении количества жаберных тычинок и освоении более дальних, чем у кунджи, морских нагульных миграций. Уменьшение кормности рек привело также к более активному освоению кормовой базы озер и к увеличению количества озерно-речных популяций и экологических форм.

Наступившая в результате сильного потепления климата в середине плиоцена (3,6 млн лет назад) Берингийская трансгрессия вызвала подъем уровня вод Мирового океана на 30–60 м. Это было время массового расселения тихоокеанской и арктической фауны на запад к берегам Европы и Америки и на восток через Канадский Арктический архипелаг в северо-западную Атлантику [Петров, 1976; Свиточ, Талденкова, 1994; Кафанов, Кудряшов, 2000; и др.]. Сформировавшийся в восточной Арктике во время ее второй изоляции голец приобрел практически циркумарктический ареал, включая и Северную Памифику.

Основной этап видообразования у гольцов начался с наступлением первого оледенения Северного полушария в конце плиоцена [Эндрюс, 1982; Свиточ, Талденкова, 1994] и очередной длительной изоляции морей восточной Арктики, разделившей обширный циркумарктический ареал предкового гольца плиоцена на части. После осушения Канадского Арктического архипелага изолированные в северо-западной Атлантике популяции сформировали американскую палию *S. fontinalis*.

Наиболее сложная эволюция гольцов происходила в северной части Тихого океана, где вселившийся из Арктики в конце плиоценового оптимума голец широко расселился вдоль обоих побережий и разделил ареал кунджи на две части. Это привело к образованию амфипацифических видов: *S. leucomaenis* у Азии и *S. confluentus* у Америки.

Выхолаживание Охотского моря разделило ареал арктического вселенца у Азии на северную и южную группы популяций проходных гольцов. Значительным похолоданием климата проходные популяции с морским нагулом из Охотского моря были вытеснены, и гольцы бассейна р. Амур, нагуливающиеся в его обширном лимане, при усилении похолодания и уменьшении кормовой базы лимана стали речным амурским гольцом *Salvelinus krasheninnikovi*. Проходные гольцы обособившейся северной мальмы *S. malma* вытеснялись холодом не только из Охотского, но и из Берингова моря, и от берегов северо-восточной Камчатки, где выживали только озерно-речные популяции, использующие в основном кормовую базу озер и размножающиеся не только в реках, но часто и в прибрежье озер в местах выхода грунтовых вод.

Эти изоляты дали начало современным озерным гольцам верховьев р. Анадырь (*Salvelinus elgyticus*, *S. «boganidae»*), рек восточной Камчатки (*Salvelinus albus*) и озерно-речных систем севера Охотского моря (*Salvelinus neiva* и др.). Южные группы популяций мальмы во время оледенения конца плиоцена были обособлены в Японском море и у северо-восточного побережья Японии, а затем в плейстоцене произошло смешение ареалов этих форм и амурской мальмы *S. krasheninnikovi* аналогично формированию ареалов у красноперок рода *Tribolodon* [Долганов, 2021]. Из этого следует, что необходима таксонологическая и биогеографическая ревизия «южной» мальмы. Следует также заметить, что название *S. curilus* Pallas, 1814 дано гольцам из рек северных Курильских островов, где совместно обитают северная и южная формы мальмы [Омельченко, 2005]. Невозможность установить, к какой из форм относится данное название, делает его непригодным для употребления.

Одновременно с разделением гольцов у Азии на северную и южную формы у побережья Америки из-за невозможности размножаться в конце плиоцена в реках, стекающих с Берегового хребта в юго-восточную часть зал. Аляска, также происходило деление северной мальмы на 2 формы с образованием южной американской мальмы *S. lordi* [Долганов, 2024].

Выхолаживание Охотского моря в конце плиоцена не могло не разделить и ареал кунджи. Вследствие намного меньшей связи с пресными водами, чем у мальмы, кунджа жилых форм в Охотском море не образовала, и её немногочисленные проходные популяции сохранились только у юго-восточной Камчатки и обособились как голец Леванидова *S. levanidovi*.

В морях Северного Ледовитого океана после закрытия проливов Канадского Арктического архипелага и Берингова пролива отепляющее воздействие осуществлялось за счет вод Атлантики, влияние которых на климат сильно уменьшалось с запада на восток. Соответственно, существовала клинальная изменчивость экологии и биологии размножения предковой плиоценовой формы гольца. Наиболее холодноводные восточные популяции гольцов были озерно-речными с озерным размножением, так как кормовой базы в реках для личинок рыб было недостаточно. По направлению к западу возрастало количество полупроходных и проходных популяций с озерно-речным нерестом, а наиболее тепловодные атлантические популяции были проходными с размножением в реках. По мере ослабления Северо-Западного течения, усиления похолодания климата и понижения уровня Мирового океана в Арктике произошло несколько изоляций, в результате которых образовались новые таксоны. Восстановление Таймыро-Североземельского «барьера» полностью изолировало моря восточной Арктики, где в максимально холодных условиях обитания дивергировал озерно-речной голец Таранца *S. taranetzi*, нерестящийся только в озерах. Западнее оттесненные к Европе проходные популяции с речным, озерно-речным и озерным нерестом обособились в арктического гольца *S. alpinus*. Одновременно с этим из-за регрессии океанических вод произошла изоляция Белого моря, в постепенно опреснившихся водах которого из проходных и прибрежных морских рыб сформировались полностью пресноводные виды: бычки семейства Cottidae, европейская ряпушка *Coregonus albula*, сетки *Osmerus eperlanus* и паalia *Salvelinus lepechini*.

В это же время предковая форма плиоценового гольца изолировалась и в многочисленных крупных озерах плато Путоран (юг п-ова Таймыр), где экологические условия в озерно-речных системах рек Пясины и Хатанга были аналогичны условиям р. Анадырь и рек северного побережья Охотского моря. В результате этой изоляции дивергировали таймырский голец *Salvelinus taimyricus*, есейская паalia *S. tolmachoffi* и, возможно, некоторые экоформы других видов.

После окончания первого оледенения Северного полушария в начале плейстоцена вновь образовался Берингов пролив, пролив между п-овом Таймыр и островами Северной Земли, исчезли холодные барьеры Охотского моря и юго-восточной части

зал. Аляска. Общее потепление климата позволило озерно-речным популяциям гольцов нагуливаться не только в эстуариях рек, но и в морском побережье. Поступающие в Арктику тихоокеанские воды дали возможность северной мальме расселиться в бассейнах Чукотского, Бофорта и Восточно-Сибирского морей и из-за отсутствия конкуренции в использовании нерестилищ обитать симпатрично с *S. taranetzi*.

С усилением атлантических течений проходные популяции *S. alpinus* от берегов Европы смогли расселиться далеко на восток [Алексеев, 2016], вторично вселиться в озерно-речную систему п-ова Таймыр и рек бассейна моря Лаптевых (Лена, Яна, Индигирка), из которых они постепенно вытеснили *S. taranetzi*.

Кунджа из Японского моря вновь заселила Охотское море и восточную Камчатку, а голец Таранца из Арктики проник в Берингово море.

В эпоху оледенений второй половины плейстоцена происходила многократная «пульсация» ареалов проходных гольцов, которые во время оледенений полностью вытеснялись из Северного Ледовитого океана, Охотского моря и юго-восточного побережья зал. Аляска, а в период межледниковий заселяли их вновь.

В начале этого этапа эволюции гольцов наиболее холодноводные популяции *S. alpinus* из западного сектора Арктики через Гренландию вторично мигрировали в северо-западную Атлантику. Максимальные смещения ареалов были у арктического гольца, северной мальмы и гольца Таранца. По мере похолодания климата и ослабления атлантических и тихоокеанских течений из района их смешения в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море проходная форма *S. alpinus* мигрировала к северо-западной Европе, а проходная *S. malma* и голец Таранца — в Тихий океан. В пик оледенений проходная форма мальмы могла размножаться у Азии только у юго-восточной Камчатки и отсутствовала в Беринговом и Охотском морях, а голец Таранца расселялся до южной Камчатки и западной части зал. Аляска, создавая там не только проходные, но и озерные популяции [Олейник, Скурихина, 2007].

Многократная смена климата во второй половине плейстоцена вынуждала проходных гольцов Северного Ледовитого океана и северо-западного побережья Тихого океана (*S. alpinus*, *S. malma*, *S. taranetzi*) создавать огромное количество новых популяций, ускоряя процесс их эволюции. В регионах, где вынужденные миграции гольцов были менее значительными (тихоокеанское и атлантическое побережья Северной Америки, Японское море, бассейн р. Амур), темп эволюции гольцов увеличивался незначительно.

В современных морфологических и генетических исследованиях гольцов скорость их эволюции практически не рассматривается. Следовательно, датировка возраста, которая показывает возраст современных популяций, а не реальное время возникновения видов, без учета скорости эволюции не может служить критерием для создания реального эволюционного сценария происхождения и расселения гольцов рода *Salvelinus*.

Большое значение для формирования разнообразия гольцов имело образование в период оледенений приледниковых озер и крупных водоемов, образующихся в результате ледового запруживания рек Северного Ледовитого океана, в которых происходила совместная эволюция всех имеющихся в конкретном регионе гольцов. После окончания очередного оледенения эти крупные водоемы распадались на множество озер с разнообразными условиями обитания, в которых удивительно пластичные гольцы создавали широчайший спектр экологических и морфологических форм. Таким способом формировалось разнообразие гольцов в озерах европейского севера, п-ова Таймыр, озер Забайкалья [Алексеев, 2016] и верховьев рек Колыма и Анадырь на Чукотке.

Вне зоны максимального влияния оледенений разнообразие гольцов в водоемах достигалось адаптацией к совместному обитанию видов с различающейся экологией и биологией размножения. Наиболее интересный и сложный вариант симпатрии и формирования уникального экологического разнообразия наблюдается в оз. Кроноцком на Камчатке. Так как причин для вымирания вселенцев в это большое озеро с разнообразными биотопами не было, автор считает, что уникальное биоразнообразие

гольцов в озере сформировалось в результате последовательного вселения в него *S. albus*, *S. malma* и *S. taranetzi*, каждый из них дал несколько экоформ.

Приведенный эволюционный сценарий происхождения и расселения гольцов рода *Salvelinus* не объясняет наличие в оз. Эльгыгытгын, расположенном в верховьях р. Анадырь, длинноперой палии Световидова. Эту реликтовую рыбу, обладающую рядом уникальных морфоэкологических признаков, описали в качестве не только нового вида, но и рода — *Salvethymus svetovidovi* [Черешнев, Скопец, 1990], однако его родовой статус некоторые исследователи подвергают сомнению, рассматривая его в составе рода *Salvelinus*.

Происхождение этого таксона объясняется тем, что предковая форма гольцов рода *Salvelinus* — *Parasalmo clarki* — до миграции через Берингов пролив в Арктику должна была обитать в северной части Берингова моря и, следовательно, в р. Анадырь. После закрытия Берингова пролива в начале плиоцена и значительного похолодания климата эволюция их общего предка шла независимо в Арктике и в бассейне зал. Анадырь. В более теплых климатических условиях Тихого океана сохранился главный индикатор тихоокеанского происхождения гольцовых рыб — кариотип с небольшим количеством хромосом ($2n = 56$, $NF = 98$), в то время как в Арктике количество хромосом резко увеличилось ($2n$ около 80) и число акроцентрических хромосом стало больше, чем метацентрических [Атлас..., 2002]. Независимое происхождение двух ветвей гольцовых рыб подтверждает родовой статус палии Световидова. Кроме этого, если предком гольцовых рыб родов *Salvelinus* и *Salvethymus* является лосось Кларка, то и нахождение костей рыб, близких к роду *Salvelinus*, в штате Невада (Северная Америка) в миоцене около 10 млн лет назад [Cavender, 1980] может быть связано с их происхождением от предковой формы.

Заключение

Основной причиной разных взглядов исследователей на происхождение этой сложной группы рыб является отсутствие восприятия реальной предковой формы гольцов, места и времени формирования видов и их расселения.

Центром происхождения гольцов рода *Salvelinus* была восточная Арктика (от п-ова Таймыр до Канадского Арктического архипелага), откуда они в плиоплейстоцене расселялись в Тихий и Атлантический океаны. Предковой формой гольцов рода *Salvelinus* и кумжи является лосось Кларка, обитающий ныне у тихоокеанского побережья Северной Америки.

При непрерывном похолодании климата в восточной Арктике шла последовательная адаптация гольцов к более холодным условиям существования (филетическая эволюция), а ее этапы «фиксировались» во время изоляций за пределами региона их формирования.

Предковая форма гольцов рода *Salvelinus* обособилась в начале плиоцена во время первой изоляции морей восточной части Арктики, затем после открытия Берингова пролива проникла в Тихий океан, где в результате второй изоляции Арктики около 4 млн лет назад сформировался наиболее древний из современных видов гольцов — кунджа *S. leucomaenis*. Оставшиеся в Арктике популяции их общего предка сформировали еще более холодноводную форму, которая в период наступившей около 3,6 млн лет назад Берингской трансгрессии широко расселилась в Голарктике, образовав практически циркумарктический ареал.

Основное время дивергенции гольцов — конец плиоцена, когда плиоценовый оптимум сменился первым оледенением Северного полушария, и восточные моря Арктики изолировались вновь. В отделившейся северо-западной Атлантике обособился *S. fontinalis*, в северной Пацифике — комплекс мальмоидных гольцов, западнее п-ова Таймыр — *S. alpinus*, а в морях восточной Арктики сформировался наиболее холодноводный вид гольцов *S. taranetzi*. Одновременно с этими проходными видами

«плиоценовый» предковый вид дал и множество жилых озерных форм в бассейнах Северного Ледовитого океана и северо-западной части Тихого океана. В результате выхолаживания Охотского моря в конце плиоцена произошло деление предковой линии кунджи на *S. leucomaenis* и *S. levanidovi* и предковой линии мальмоидных гольцов на северную мальму *S. malma*, амурскую мальму *S. krashenninnikovi* и южные формы мальмы, изолированные в Японском море и у восточной Японии. У Америки вследствие выхолаживания побережья юго-восточной части зал. Аляска отделилась южная американская мальма *S. lordi*.

Каждый из этих «базовых» видов в зависимости от условий обитания сформировал определенный набор экотипов: проходных, полупроходных, речных, ручьевых, озерно-речных и озерных.

На основании анализа формирования ареала, сложной экологической эволюции и своеобразной морфоэкологической характеристики признается, что *C. namaycush* является максимально адаптированным к холоду видом подсемейства Huchoninae. Гольцы рода *Salvelinus* и *C. namaycush* имеют конвергентное сходство как наиболее холодноводные представители филетических линий Salmoninae и Huchoninae.

Паalia *Salvethymus svetovidovi* является отдельной филогенетической ветвью гольцовых рыб, независимо сформировавшейся от общего предка с гольцами рода *Salvelinus* в Тихом океане.

Предлагаемый сценарий формирования фауны гольцовых рыб позволяет сделать следующие уточнения в таксономии и систематике: «боганидская» паalia озер верховий р. Анадырь не может считаться идентичной *S. boganidae* Berg, 1926 из таймырских озер. Полагаю, что будет справедливо дать ей название в честь большого знатока гольцов И.А. Черешнева — *S. chereshevi* — и при описании взять диагноз из его работ. Необходимо также убрать непригодное для употребления название *S. curilus* и провести таксономическую ревизию южной мальмы из Японского моря и северо-восточного побережья Японии. Длинноперая паalia Световидова *Salvethymus svetovidovi* не может рассматриваться в качестве представителя рода *Salvelinus*, а является монотипичной родовой структурой. После того как оказалось, что кристивомер принадлежит к тайменям, семейство Salmonidae естественно делится на 3 подсемейства: Thymallinae, Huchoninae и Salmoninae.

Используемые в настоящее время методы датировки гольцов показывают возраст современных популяций, а не видов и без учета сильно различающейся скорости эволюции разных видов непригодны для создания реального эволюционного сценария происхождения и расселения гольцов. Не расчетные, а «прямые» палеонтологические данные, использующиеся для изучения геологической и климатической истории Земли, являются основой для предлагаемого эволюционного сценария формирования биоразнообразия гольцов рода *Salvelinus* и исключают какую-либо реальную альтернативу. Только этот сценарий объясняет направление и скорость эволюции гольцов, причину дискретности видов и последовательность их адаптации к прогрессирующему похолоданию климата. Поэтому базовые положения данного сценария будут полезны для переосмысления огромного массива морфологических и генетических данных, полученных к настоящему времени, и совершенствования методической основы изучения лососевых рыб.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен рецензентам за интерес, проявленный к работе.
The author is grateful to the reviewers for their interest to the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

The author declares no conflict of interest.

Список литературы

Алексеев С.С. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : МГУ, 2016. — 48 с.

Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. — М. : Наука, 2002. — Т. 1. — 379 с.

Берг Л.С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти академика С.А. Зернова. — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — С. 159–172.

Бискэ С.Ф., Баранова Ю.П. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое // Берингия в кайнозое. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 121–128.

Брыков В.А., Олейник А.Г., Полякова Н.Е. и др. Неравномерность дивергентной эволюции у рыб Северной Пацифики // Генетика. — 2010. — Т. 46, № 7. — С. 967–973.

Владимиров В.И. Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // ДАН АрмССР. — 1946. — Т. 4, № 4. — С. 123–128.

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

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.

Глубоковский М.К., Черешнев И.А. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. I. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, № 5. — С. 771–786.

Долганов В.Н. Генезис рыб отряда Salmoniformes // Биол. моря. — 2022. — Т. 48, № 5. — С. 291–297. DOI: 10.31857/S0134347522050047.

Долганов В.Н. Формирование биологического разнообразия дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Биол. моря. — 2021. — Т. 47, № 6. — С. 369–380. DOI: 10.31857/S013434752106005X.

Долганов В.Н. Экологическая эволюция лососеобразных рыб // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 276–294. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-276-294. EDN: IHZJCV.

Дорофеева Е.А. Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonidae) // Биология и филогения рыб. — Л. : ЗИН АН СССР, 1989. — С. 5–15.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Формирование и расселение видов // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 161–178. DOI: 10.7868/S0042875218020066.

Животовский Л.А. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. — 2015. — Т. 51, № 5. — С. 584–599. DOI: 10.7868/S0016675815050100.

Кафанов А.И. Кайнозойская история малакофаун шельфа Северной Пацифики // Морская биогеография (предмет, методы, принципы районирования). — М. : Наука, 1982. — С. 134–176.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.

Миллер Р. Четвертичные пресноводные рыбы Северной Америки // Четвертичный период в США : пер. с англ. — М. : Мир, 1969. — Т. 2. — С. 174–192.

Олейник А.Г. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и биогеографические аспекты : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2013. — 48 с.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А. Генетическая дивергенция симпатричных гольцов рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) // Генетика. — 2007. — Т. 43, № 8. — С. 1097–1106.

Омельченко В.Т. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): генетическая дивергенция популяций Северо-Востока и Дальнего Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 492–509.

Осинов А.Г., Лебедев В.С. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопр. ихтиол. — 2004. — Т. 44, № 6. — С. 738–765.

Петров О.М. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 28–32.

Радченко О.А. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2005. — 153 с.

Савванитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1989. — 224 с.

Свиточ А.А., Талденкова Е.Е. Новейшая история Берингова пролива // Океанол. — 1994. — Т. 34, № 3. — С. 439–443.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.

Черешнев И.А., Скопец М.Б. *Salvelinum svetovidovi* gen. et sp. nova — новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгтыг (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, № 2. — С. 201–213.

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

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1950. — 370 с.

Эндрюс Дж. Современный ледниковый период: кайнозойский // Зимы нашей планеты : пер. с англ. — М. : Мир, 1982. — С. 220–281.

Atlas of North American freshwater fishes / Lee D.S., Gilbert C.R., Hocutt C.H. et al. — North Carolina Mus. Nat. Hist., 1980. — 867 p.

Behnke R.J. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / ed. Balon E.K. — The Hague : Dr. W. Junk Publ., 1980. — P. 441–480.

Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. Spec. — 1989. — Vol. 1. — P. 35–48.

Behnke R.J. Native trout of Western North America. — Amer. Fish. Soc., 1992. — 275 p.

Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. — 2001. — Vol. 55, № 3. — P. 573–586.

Cavender T.M. Systematics of *Salvelinus* from the north Pacific basin // Charrs: Salmonid fishes of genus *Salvelinus* / ed. Balon E.K. — The Hague : Dr. W. Junk Publ., 1980. — P. 295–322.

Crespi B.J., Fulton M.J. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Mol. Phylogen. Evol. — 2004. — Vol. 31. — P. 658–679.

Crete-Lafreniere A., Weir L.K., Bernatchez L. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more comprehensive picture from increased taxon sampling // PLoS ONE. — 2012. — Vol. 7, № 10. E46662.

Grewe P.M., Billington N., Hebert P.N.D. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1990. — Vol. 47, Iss. 5. — P. 984–991.

Marincovich L., Gladenkov A.Y. New evidence for the age of Bering Strait // Quaternary Sci. Rev. — 2001. — Vol. 20, Iss. 1–3. — P. 329–335. DOI: 10.1016/S0277-3791(00)00113-X.

Montgomery D.R. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography // Geology. — 2000. — Vol. 28, Iss. 12. — P. 1107–1110.

Muir A.M., Hansen M.J., Bronte C.R., Krueger C.C. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is ‘the most diverse vertebrate’, what is the lake charr *Salvelinus namaycush*? // Fish and Fisheries. — 2015. — Vol. 17, Iss. 4. — P. 1194–1207. DOI: 10.1111/faf.12114.

Shed'ko S.V., Ginatulina L.K., Parpura I.Z., Ermolenko A.V. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // J. Fish. Biol. — 1996. — Vol. 49. — P. 815–829.

Smith G.R., Swirychuk K., Kimmel P.G., Wilkinson B.H. Fish biostratigraphy of Late Miocene to Pleistocene sediments of the Western Snake river plain, Idaho // Cenozoic geology of Idaho : Idaho Bureau Mines Geol. Bull. — 1982. — № 26. — P. 519–541.

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. — Vol. 204, № 1. — 43 p.

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.

Wilson M.V.H., Williams R.G. Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / eds Nelson J.S., Schultze H.-P., Wilson M.V.H. — München, Germany : Friedrich Pfeil, 2010. — P. 379–409.

Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. Phenotyping diversity of Lake Trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2006. — Vol. 135, Iss. 4. — P. 1056–1067. DOI: 10.1577/T05-237.1.

References

Alekseev, S.S., Distribution, diversity and diversification of arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) of Siberia, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: MGU, 2016.

Atlas presnovodnykh ryb Rossii (Atlas of Freshwater Fishes in Russia), Reshetnikov, Yu.S., ed., Moscow: Nauka, 2002, vol. 1.

Berg, L.S., On the origin of trout and other freshwater salmonids, *Pamyati akademika S.A. Zernova* (In memory of Academician S.A. Zernov), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1948, pp. 159–172.

Bishe, S.F. and Baranova, Yu.P., Main features of the paleogeography of Beringia in the pre-Quaternary Cenozoic, in *Beringia in Cenozoic*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1976, pp. 121–128.

Brykov, V.A., Oleinik, A.G., Polyakova, N.E., Skurikhina, L.A., Semina, A.V., Podlesnykh, A.V., and Kухlevsky, A.D., Punctuate divergent evolution in fish from the Northern Pacific, *Russ. J. Genet.*, 2010, vol. 46, no. 7, pp. 861–866. doi 10.1134/S1022795410070112

Vladimirov, V.I., Trout from diatom deposits of the Pliocene of Armenia, *Dokl. Armyanskoy Akad. Nauk SSSR*, 1946, vol. 4, no. 4, pp. 123–128.

Gladenkov, A.Yu. and Gladenkov, Yu.B., Onset of connections between the Pacific and Arctic Oceans through the Bering Strait in the Neogene, *Stratigraphy and Geological Correlation*, 2004, vol. 12, no. 2, pp. 175–187.

Glubokovsky, M.K., *Evolutsionnaya biologiya lososevykh ryb* (Evolutionary Biology of Salmonid Fishes), Moscow: Nauka, 1995.

Glubokovskij, M.K. and Chereshev, I.A., Debatable questions of the phylogeny of the Holarctic chars of the genus *Salvelinus*. 1. A study of anadromous chars from the basin of the East Siberian Sea, *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 5, pp. 771–786.

Dolganov, V.N., The genesis of fishes from the order Salmoniformes, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2022, vol. 48, no. 5, pp. 303–308. doi 10.1134/s1063074022050157

Dolganov, V.N., The formation of biological diversity of far eastern redfins of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2021, vol. 47, no. 6, pp. 413–424. doi 10.1134/S1063074021060055

Dolganov, V.N., The ecological evolution of Salmoniformes, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2024, vol. 50, no. 7, pp. 357–368. doi 10.1134/S1063074024700329

Dorofeyeva, E.A., The basic principles of classification and phylogeny of the salmonid fishes (Salmoniformes, Salmonidae), in *Biology and phylogeny of fishes*, Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR, 1989, pp. 5–15.

Esin, E.V. and Markevich, G.N., evolution of the charrs, genus *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Origins and expansion of the species, *Vopr. Ikhtiol.*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 187–203. doi 10.1134/S0032945218020054

Zhivotovsky, L.A., Genetic history of Salmonid fishes of the genus *Oncorhynchus*, *Russ. J. Genet.*, 2015, vol. 51, no. 5, pp. 491–505. doi 10.1134/S1022795415050105

Kafanov, A.I., Cenozoic history of the malacofaunas of the northern Pacific shelf, in *Morskaya biogeografiya (predmet, metody, printsipy rayonirovaniya)* (Marine biogeography (subject, methods, principles of regionalization)), Moscow: Nauka, 1982, pp. 134–176.

Kafanov, A.I. and Kudryashov, V.A., *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.

Miller, R.R., Quaternary freshwater fishes of North America, *The Quaternary of the United States*, A review volume for the VII Congress of the International Association for Quaternary Research, Wright Jr., H.E. and Frey, D.G., editors, Princeton: New Jersey Princeton University Press, 1965, pp. 569–582.

Oleynik, A.G., Molecular evolution of chars of the genus *Salvelinus*: phylogenetic and phyloge-

graphic aspects, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2013.

Oleinik, A.G. and Skurichina, L.A., Genetic divergence of sympatric charrs of the genus *Salvelinus* from Nachikinskoe Lake (Kamchatka), *Russ. J. Genet.*, 2007, vol. 43, no. 8, pp. 910–917. doi 10.1134/S1022795407080133

Omelchenko, V.T., Charrs of genus *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): genetic divergence of populations of Russian North East and Far East, in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, Vladivostok: Dal'nauka, 2005, vol. 3, pp. 492–509.

Osinov, A.G. and Lebedev, V.S., Salmonid fish (Salmonidae, Salmoniformes): position in the suborder Protacanthopterygii, basic evolutionary history, molecular dating, *Vopr. Ikhtiol.*, 2004, vol. 44, no. 6, pp. 738–765.

Petrov, O.M., Geological history of the Bering Strait in the late Cenozoic, in *Beringia in Cenozoic*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1976, pp. 28–32.

Radchenko, O.A., *Izmenchivost' mitokhondrial'noy DNK gol'tsov roda Salvelinus* (Variability of mitochondrial DNA of charrs of the genus *Salvelinus*), Magadan: Sev.-Vost. Nauch. Tsentr, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2005.

Savaitova, K.A., *Arkticheskiye gol'tsy (struktura populyatsionnykh sistem, perspektivy khozyaystvennogo ispol'zovaniya)* (Arctic char (structure of population systems, prospects for economic use)), Moscow: Agropromizdat, 1989.

Svitoch, A.A. and Taldenkova, E.E., Recent Bering Strait History, *Oceanology*, 1994, vol. 34, no. 3, pp. 439–443.

Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V., *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

Chereshnev, I.A. and Skopets, M.B., *Salvethymus svetovidovi* gen. et sp. n., a new endemic of the subfamily Salmoninae from Lake Elgygytyn (central Chukotka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1990, vol. 30, no. 2, pp. 201–213.

Shedko, S.V., Miroshnichenko, I.L., and Nemkova, G.A., Phylogeny of Salmonids (Salmoniformes, Salmonidae) and Its Molecular Dating: Analysis of Nuclear *RAG1*, *Russ. J. Genet.*, 2012, vol. 48, no. 5, pp. 575–579. doi 10.1134/S1022795412050201

Schmidt, P.Yu., *Ryby Okhotskogo morya* (Fishes of the Sea of Okhotsk), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1950.

Andrews, J., The Present Ice Age: Cenozoic, in *The Winters of the World: Earth under the Ice Ages*, New York: John Wiley and Sons, 1979, pp. 179–218.

Atlas of North American freshwater fishes, Lee D.S., Gilbert C.R., Hocutt C.H., Jenkins R.E., McAllister D.E., Stauffer, Jr. J.R., North Carolina Mus. Nat. Hist., 1980.

Behnke, R.J., A systematic review of the genus *Salvelinus*, *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus*, ed. Balon E.K., The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1980, pp. 441–480.

Behnke, R.J., Interpreting the phylogeny of *Salvelinus*, *Physiol. Ecol. Japan. Spec.*, 1989, vol. 1, pp. 35–48.

Behnke, R.J., Native trout of Western North America, *Amer. Fish. Soc.*, 1992.

Brunner, P.C., Douglas, M.R., Osinov, A., Wilson, C.C., and Bernatchez, L., Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences, *Evolution*, 2001, vol. 55, no. 3, pp. 573–586.

Cavender, T.M., Systematics of *Salvelinus* from the north Pacific basin, *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus*, ed. Balon E.K., The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1980, pp. 295–322.

Crespi, B.J. and Fulton, M.J., Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004, vol. 31, pp. 658–679.

Crete-Lafreniere, A., Weir, L.K., and Bernatchez, L., Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more comprehensive picture from increased taxon sampling, *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, no. 10, e46662.

Grewe, P.M., Billington, N., and Hebert, P.N.D., Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1990, vol. 47, no. 5, pp. 984–991.

Marincovich, L. and Gladenkov, A.Y., New evidence for the age of Bering Strait, *Quaternary Sci. Rev.*, 2001, vol. 20, no. 1–3, pp. 329–335. doi 10.1016/S0277-3791(00)00113-X

Montgomery, D.R., Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography, *Geology*, 2000, vol. 28, no. 12, pp. 1107–1110.

Muir, A.M., Hansen, M.J., Bronte, C.R., and Krueger, C.C., If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is 'the most diverse vertebrate', what is the lake charr *Salvelinus namaycush*?, *Fish and Fisheries*, 2015, vol. 17, no. 4, pp. 1194–1207. doi 10.1111/faf.12114

Shed'ko, S.V., Ginatulina, L.K., Parpura, I.Z., and Ermolenko, A.V., Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence, *J. Fish. Biol.*, 1996, vol. 49, pp. 815–829.

Smith, G.R., Swirydchuk, K., Kimmel, P.G., and Wilkinson, B.H., Fish biostratigraphy of Late Miocene to Pleistocene sediments of the Western Snake river plain, Idaho, *Cenozoic geology of Idaho: Idaho Bureau Mines Geol. Bull.*, 1982, no. 26, pp. 519–541.

Stearley, R.F. and 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, vol. 204, no. 1.

Ueno, T., Kimura, S., and Hasegawa, Y., Freshwater fishes from the Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan, *Mem. Nat. Sci. Mus.*, 1975, no. 8, pp. 57–70.

Wilson, M.V.H. and Williams, R.G., Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies, in *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*, eds Nelson, J.S., Schultze, H.-P., and Wilson, M.V.H., München, Germany: Friedrich Pfeil, 2010, pp. 379–409.

Zimmerman, M.S., Krueger, C.C., and Eshenroder, R.L., Phenotyping diversity of Lake Trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2006, vol. 135, no. 4, pp. 1056–1067. doi 10.1577/T05-237.1

Поступила в редакцию 21.05.2025 г.

После доработки 16.07.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

*The article was submitted 21.05.2025; approved after reviewing 16.07.2025;
accepted for publication 8.09.2025*