

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Научная статья

УДК 597.552.5**DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-245-254****EDN: AKKVVV****ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ (SALMONIFORMES):
МОРСКОЕ ИЛИ ПРЕСНОВОДНОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ?****В.Н. Долганов***

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. Длительная дискуссия о морском или пресноводном генезисе лососеобразных рыб актуальна и в настоящее время. До сих пор не найдены достаточно убедительные доказательства какой-либо точки зрения. Рассмотрено мнение о пресноводном происхождении Salmoniformes, основанное на «вероятностном» методе филогенетической реконструкции и генетическом подходе к этой проблеме. Показано, что предлагаемые доводы не могут служить доказательством пресноводного генезиса лососеобразных рыб. При отсутствии каких-либо реальных фактов и теоретических обоснований древней пресноводности Salmoniformes отпадает необходимость доказывать, что они приобретали пресноводность в мелу-палеоцене, чтобы в эоцене снова становиться анадромными.

Ключевые слова: лососеобразные, щукообразные, генезис, пресноводность, анадромность, «вероятностный» метод, генетический подход

Для цитирования: Долганов В.Н. Лососеобразные (Salmoniformes): морское или пресноводное происхождение? // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 245–254. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-245-254. EDN: AKKVVV.

Original article

Salmoniformes: marine or freshwater origin?**Vladimir N. Dolganov**

Institute of Marine Biology, National Scientific Centre of Marine Biology.
Far Eastern Branch. Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russia
D.Biol., leading researcher, vndolganov@mail.ru

Abstract. A long discussion about either marine or freshwater genesis of salmonids is still relevant today. So far, no convincing evidence of any point of view has been found. The arguments to freshwater origin of Salmoniformes are analyzed using the «probabilistic» method of phylogenetic reconstruction and genetic approach. The analysis shows that proposed arguments cannot be considered as evidences for freshwater genesis of this taxon. Real facts and theoretical substantiations of early freshwater Salmoniformes are absent, so there is no need to prove that they acquired freshwater dwell in the Cretaceous-Paleocene in order to become anadromous fish again in the Eocene.

Keywords: Salmoniformes, Esociformes, genesis, freshwater dwell, anadromous habit, probabilistic method of phylogenetic reconstruction, genetic approach

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

© Долганов В.Н., 2022

For citation: Dolganov V.N. Salmoniformes: marine or freshwater origin?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 245–254. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-245-254. EDN: AKKVVV.

Относительно происхождения лососеобразных рыб существуют противоположные точки зрения — оно морское или пресноводное. Выяснение этого вопроса необходимо для определения направления морфо-экологической эволюции этих рыб и для понимания закономерностей формирования их биологического разнообразия.

Из данных палеонтологии следует, что центром происхождения лососеобразных рыб является северная часть Тихого океана [Cavender, Miller, 1972; Ueno et al., 1975; Tomoda et al., 1977; Wilson, 1977; Сычевская, 1979, 1986, Smith et al., 1982; Cavender, 1986; Wilson, Williams, 1992; Stearley, Smith, 2016], где их предки уже в палеогене были проходными [Глубоковский, 1995; Долганов, в печати]. Доплиоценовые остатки лососеобразных в Голарктике отсутствуют, кроме бассейна Тихого океана. Нет их предков и среди видов, ныне живущих в пресных водах. С другой стороны, все родственные лососеобразным группы рыб (кроме щукообразных) являются морскими [Берг, 1940; Rosen, 1982; Johnson, Patterson, 1996; Нельсон, 2009; и др.]. Вследствие того, что в современной ихтиофауне генеративно пресноводные рыбы, освоившие нагул в морских водах, отсутствуют, предположение о переносе лососеобразными нагула в морскую среду неправдоподобно. Намного естественнее наличие у них изначально морского питания. Это подтверждает также и их обитание и нагул в море до наступления половозрелости, как и у других проходных рыб морского происхождения, в то время как рыбы пресноводного генезиса нагуливаются только в солоноватых водах и только сезонно. Освоение же рыбами сложно устроенных морских биоценозов более простых пресноводных обычно и естественно, в том числе и перенос в пресные воды не только питания, но и размножения. Все это позволяет считать точку зрения сторонников морского генезиса лососеобразных более предпочтительной. Однако эти результаты, полученные методом исторической биогеографии [Долганов, в печати], противоречат имеющимся в настоящее время представлениям о пресноводном генезисе представителей отряда Salmoniformes, полученным «вероятностным» методом филогенетической реконструкции [Dodson et al., 2009] и генетическим подходом к решению этой проблемы [Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015]. Вследствие этого появилась необходимость критического осмысления доказательств пресноводного генезиса лососеобразных, предложенных на основании данных методов.

«Вероятностный» метод филогенетической реконструкции. Практически у всех проходных и осваивающих пресные воды рыб есть пресноводные популяции и таксоны видового и родового уровня. Соотношение морских, проходных и жилых форм в какой-либо группе рыб зависит от большого количества факторов: древности группы; условий и времени начала процесса освоения пресных вод; количества таксонов, участвующих в освоении пресных вод; наличия свободных экологических ниш; экологической пластичности группы; изменения климата, вынуждающего виды мигрировать на юг или на север, оставляя в пресных водах жилые формы. И даже движения материков. Все эти факторы создают огромное разнообразие вариантов формирования соотношения морских и пресноводных форм. И вместо рассмотрения причин, времени и условий формирования количества таксонов с разным отношением к солености воды (что трудно и требует определенной квалификации), приверженцы «вероятностного» метода филогенетической реконструкции предлагают упрощенный вариант — подсчет морских, проходных и жилых форм с объявлением генезиса по простому большинству, что истинное происхождение группы показывает далеко не всегда.

Например, у осетрообразных рыб в современной фауне морских видов нет, лишь проходные и пресноводные. По «вероятностному» методу они имеют пресноводный генезис, однако в юрском периоде древнейшие осетровые были морскими [Никольский, 1971]. Многообразные также не имеют ныне морских форм, но предполагать

их пресноводное происхождение от неотенических пресноводных видов невозможно [Берг, 1948]. Если определять «вероятностным» методом генезис колюшковидных рыб подотряда Gasterosteidae, то преобладание пресноводных таксонов указывает на их пресноводное происхождение, хотя ископаемые и современные исходные формы морские [Зюганов, 1991; Нельсон, 2009]. В семействе Galaxiidae, распространенном в Австралии, Новой Зеландии, на юге Африки и Южной Америки, пресноводных форм в несколько раз больше, чем морских [McDowal, 1993]. Происхождение пресноводное? Но блок Австралия-Новая Зеландия откололся от Антарктиды около 60 млн лет назад и дрейфовал на север [Ушаков, Ясаманов, 1984], не имея современной пресноводной фауны рыб, кроме двоякодышащих Dipnoi [Дарлингтон, 1966]. Морские виды галаксиид, заселив пустующие экониши, создали большое количество пресноводных видов и форм.

Аналогичная ситуация и у корюшек Южного полушария — семейств Arlochitonidae, Retropinnidae и Prototroctidae. Проникнуть к Австралии и Новой Зеландии их предки могли только морским путем. Однако преобладание пресноводных видов «вероятностно» предполагает пресноводный генезис этих групп. У корюшек Северного полушария сем. Osmeridae также наблюдается преобладание пресноводных форм, но то, что они сформированы морскими и анадромными предками, сомнения не вызывает [Dodson et al., 2009; Долганов, в печати].

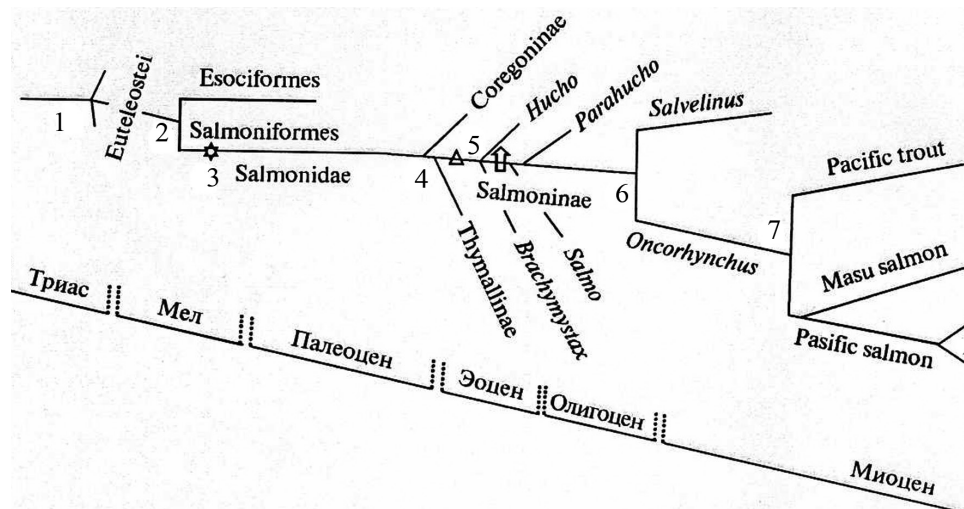
У лососеобразных, так же как у миногообразных и осетрообразных, морские виды уже отсутствуют, к настоящему времени остались только проходные и пресноводные. Согласно «вероятностному» методу генезис у них считается пресноводным [Dodson et al., 2009; Животовский, 2015]. Однако из центра своего происхождения, северной части Тихого океана, лососеобразные, бывшие уже в эоцене проходными рыбами, расселяясь морем в Арктику и Атлантику, создавали там пресноводные популяции, виды и роды [Глубоковский, 1995; Долганов, в печати]. И этих многочисленных пресноводных потомков, употребляя «вероятностный» метод филогенетической реконструкции, почему-то следует считать показателем их пресноводного генезиса.

Если исключить из анализа вторичнопресноводные таксоны, то рассматриваемый метод теряет смысл. Следует также заметить, что результаты этого метода зависят от объема рассматриваемого филума (семейство, отряд, надотряд), однако этот аспект его авторы не обсуждают и не аргументируют. Манипулируя объемом изучаемой группы рыб, можно получить разные результаты. Например, при рассмотрении проблемы генезиса на уровне семейств (Salmonidae, Osmeridae, Galaxiidae, Gasterosteidae, Cottinae и др.), он получается пресноводным, а если на уровне отрядов или надотрядов — морским. Если в пределах надотряда Protacanthopterygii анализировать лососеобразных только совместно с щукообразными [Dodson et al., 2009], то их генезис получается пресноводным, но при анализе всего надотряда он морской.

Результат метода зависит и от систематического положения таксона. При рассмотрении лососевых рыб в качестве отдельного отряда Salmoniformes их генезис получается пресноводным, однако при анализе отряда Salmoniformes, куда они входят в ранге подотряда вместе с корюшковидными [Johnson, Patterson, 1996] или в более расширенном составе [Nelson, 1984], он становится уже морским.

Из сказанного выше следует, что данный метод оправдывает себя только при рассмотрении таксонов, в которых пресноводных видов по сравнению с морскими явное меньшинство (Engraulidae, Gadiformes, Perciformes и др.), т.е. когда это и так очевидно. При анализе проходных и амфидромных групп рыб его применение неприемлемо.

Генетический подход к проблеме генезиса лососеобразных рыб заключается в определении времени дивергенции таксонов и распределении их на филогенетической схеме (см. рисунок) относительно предполагаемой «точки возникновения анадромности» [Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015]. Для доказательства пресноводного происхождения лососеобразных таксоны на шкале времени располагаются авторами в нужной им последовательности: пресноводные (по их мнению) до «точки появления анадромности», а проходные после нее. Искусственность такого подхода очевидна.



Филогения лососевых рыб, основные эволюционные события и датировки согласно данным о нуклеотидных последовательностях фрагментов митохондриальной ДНК и ядерных генов [по: Животовский, 2015, часть схемы]: 1 — радиация костистых рыб; 2 — дивергенция лососеобразных и щукообразных рыб; 3 — полногеномная дупликация в линии лососевых рыб; 4 — дивергенция лососевых рыб; 5 — дивергенция Salmoninae; 6 — разделение гольцов и тихоокеанских лососей/форелей; 7 — разделение тихоокеанских лососей и форелей. Треугольник между точками 4 и 5 — ископаемый вид *Eosalmo driftwoodensis*. Вертикальная стрелка после точки 5 — возникновение анадромности у видов Salmoninae

Phylogeny of salmonids, main evolutionary events and datings according to data on nucleotide sequences of mitochondrial DNA fragments and nuclear genes [from: Zhivotovsky, 2015]: 1 — radiation of Teleostei; 2 — divergence of Salmoniformes and Esociformes; 3 — genome-wide duplication in the salmonid line; 4 — divergence of salmonids; 5 — divergence of Salmoninae; 6 — separation of char and pacific salmon/trout; 7 — separation of pacific salmon and trout; triangle between points 4 and 5 — the fossil species *Eosalmo driftwoodensis*; vertical arrow after point 5 — anadromous habits appearance for Salmoninae

1. Нахождение в озере ископаемых *Eosalmo driftwoodensis* разного возраста не может служить доказательством пресноводности этого вида, как и широко известное нахождение разновозрастных лососеобразных рыб в современных озерах, так как жилые формы озер формируются проходными видами.

2. Сиги подсемейства Coregoninae также считаются пресноводными [Животовский, 2015], хотя они являются экологическим аналогом гольцов рода *Salvelinus*, помещенных в группу анадромных рыб. Сиги, как и гольцы, полупроходные рыбы, которые нагуливаются в основном в эстуарно-прибрежной зоне. Омули даже не имеют речных форм и нагуливаются вне Арктики в морских водах с соленостью до 32 ‰ [McPhail, 1966; Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002]. Отсутствие дальнего морского нагула у полупроходных сигов связано с холодными условиями Арктики, так же как у горбуши и кеты, которые в Арктическом бассейне вынуждены вести полупроходной образ жизни [Кириллов, Книжин, 2014]. Ярким подтверждением этому служит экология нельмы, проникшей в плейстоцене в Каспийское море. В отсутствие пресса холода нельма снова стала проходной формой, которая, как и все проходные рыбы, всю жизнь до наступления половозрелости проводит не в эстуарно-прибрежной зоне, а в открытом море [Никольский, 1971; Атлас..., 2003].

3. Также для доказательства пресноводного происхождения лососеобразных рыб пресноводные ныне таймени рода *Hucho* и ленки рода *Brachymystax* помещены на филогенетической схеме до «точки появления анадромности». Таким образом, они оказались древнее проходного сахалинского тайменя *Parahucho perryi*, хотя на основании морфологических данных М.К. Глубоковский [1995] убедительно показал, что

сахалинский таймень является древнейшей лососевой рыбой в современной фауне, а пресноводные таймени и ленки — очень молодыми. Можно, конечно, сослаться на несоответствие морфологических и генетических данных, но Шедько с коллегами [Shed'ko et al., 1996] генетическими методами выводы М.К. Глубоковского полностью подтвердили. Возраст Parahucho составляет 40 млн лет, а роды Hucho и Brachymystax сформировались всего 2–3 млн лет назад. Вольное обращение с датировками не единолично. Из филогенетической схемы следует, что первыми анадромность сформировали европейские лососи рода *Salmo*, которые уже в олигоцене дали тихоокеанскую ветвь лососевых [Stearley, 1992; Животовский, 2015]. Это не может соответствовать действительности, так как Берингов пролив был закрыт с мелового периода до границы миоцена и плиоцена [Marincovich, Gladenkov, 2001; А. Гладенков, Ю. Гладенков, 2004], а представители рода *Salmo* появились в палеолетописи Европы только в плиоцене [Владимиров, 1946; Яковлев, 1961].

Таким образом, из «пресноводных» таксонов на схеме остались лишь хариусы рода *Thymallus*, которые вряд ли могут претендовать на роль предка всех анадромных лососевых. К тому же все немногочисленные виды рода легко выводятся из единственного полупроходного предка в результате его миграции из Тихого океана в Арктику.

Из приведенного выше следует, что наиболее древние из существующих ныне лососеобразных рыб не пресноводные, а проходные. Следовательно, предполагаемую «точку формирования анадромности» следует перенести на более раннее время, в котором пресноводными должны были быть неизвестные нам предки. Отсутствие пресноводных лососеобразных до «точки возникновения анадромности» делает выводы Л.А. Животовского [2015] о времени появления у них анадромности бездоказательными. Как и его мнение о том, что если и был у лососей морской предок, то в филуме *Euteleostei*, который трансформировался к пресноводному состоянию до разделения *Salmoniformes* и *Esociformes*, т.е. что эти группы были изначально пресноводными.

Для обоснования пресноводности предкового вида в корне семейства *Salmonidae* приводится также мнение, что если бы он был морским, то независимое приобретение пресноводного состояния одновременно во всех подсемействах (*Coregoninae*, *Thymallinae*, *Salmoninae*) в высшей степени невероятно, поскольку переход между состояниями (например, от пресноводности к анадромии) занимает десятки миллионов лет [Животовский, 2015]. Действительно, приобретение анадромности и особенно перенос размножения из более простых пресноводных экосистем в намного более сложные морские — процесс довольно долгий и трудный. Однако вселение из морских экосистем в пресноводные более естественное и быстрое. А затем при наличии полного спектра экотипов (от проходных до озерных и речных) исчезновение проходных форм во время значительного похолодания климата одновременно делает виды всех подсемейств *Salmonidae* «пресноводными».

По генетическим представлениям филум *Esociformes*+*Salmoniformes* дивергировал от основного ствола *Euteleostei* около 150 млн лет назад и около 100 млн лет назад образовал сестринские монофилетические линии шукообразных и лососеобразных, четко отделенных от ближайших таксонов *Euteleostei* [Ishiguro et al., 2003; López et al., 2004; Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015]. При этом полученные результаты и причины сходства этих групп не обсуждаются и, кроме филогенетических схем, никакой аргументации не приводится. И в дальнейшем наиболее близкие к лососеобразным экологически, морфологически и ареалом формирования представители отряда *Osmeriformes* в качестве родственной лососеобразным группы рыб не рассматриваются. Следовательно, предлагается считать, что сходство рыб отрядов *Osmeriformes* и *Salmoniformes* сформировалось конвергентно.

С другой стороны, при рассмотрении палеолетописи отрядов *Esociformes* и *Salmoniformes* видно, что они произошли и формировались в разных регионах. Лососеобразные (вместе с корюшковидными) возникли и эволюционировали до плиоцена

в северной части Тихого океана [Долганов, в печати], а древнейшие шукообразные обнаружены в пресных водах североатлантического бассейна [Сычевская, 1976; Grande, 1999]. Морфологическое строение шукообразных не позволяет выводить их непосредственно из протосальмоидов, давших начало *Osmeriformes* и *Salmoniformes*, а сближает с гладкоголовами сем. *Alepocephalidae* [Nelson, 1970; Rosen, 1974; Сычевская, 1976; Patterson, 1994]. Уже самые ранние палеогеновые находки представителей отрядов *Esociformes* и *Salmoniformes* показывают, что их морфология не была ближе друг к другу, чем в настоящее время, что также не подтверждает их близость, тогда как родственность *Osmeriformes* и *Salmoniformes* в палеогене не оспаривается. Родственность последних следует и из того, что кариотип лососеобразных выводится от корюшек, а не от шукообразных [Ohno, 1970; Васильев, 1985; Фролов, 2000].

Исходя из монофилетичности надотряда *Protacanthopterygii* шукообразные внутри него могут иметь только морской генезис. Морфологическое сходство шукообразных с гладкоголовами, которые ныне являются глубоководными морскими рыбами, также позволяет предполагать их морское происхождение, так как других родственных групп у них не имеется. Время и место палеонтологических находок шукообразных указывают на их обособление и эволюцию в условиях распресненных мелководных эпиконтинентальных морей северной Атлантики и Паратетиса, который неоднократно изолировался от Мирового океана [Монин, 1980; Кафанов, Кудряшов, 2000]. И в этом нет ничего необычного. Аналогичное освоение пресных вод и расселение в Голарктике, по-видимому, было у окунеобразных, давших в условиях Паратетиса и Сарматского моря пресноводных окуней, ершей и судаков, один вид из которых еще морской. Происхождение от глубоководных ныне представителей рода *Molva* прослеживается и у единственного пресноводного вида отряда *Gadiformes* — налима *Lota lota*. В северной части Тихого океана таких благоприятных условий для освоения пресных вод не было и лососеобразные к настоящему времени только проходные рыбы, способные образовывать жилые формы.

Из изложенного выше следует, что система доказательств пресноводного генезиса, предлагаемая «вероятностным» методом филогенетической реконструкции и генетическим подходом к этой проблеме, не соответствует фактическим данным и не может служить опровержением мнения о морском происхождении лососеобразных рыб. При отсутствии каких-либо реальных фактов и теоретических обоснований древней пресноводности *Salmoniformes* отпадает необходимость доказывать, что они (единственные среди проходных рыб!) приобретали пресноводность в мелу-палеоцене, чтобы в эоцене снова становиться анадромными.

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

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.
- Берг Л.С.** Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. ЗИН АН СССР. — 1940. — Т. 5, № 2. — С. 85–517.
- Васильев В.П.** Эволюционная кариология рыб : моногр. — М. : Наука, 1985. — 300 с.
- 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.
- Дарлингтон Ф.** Зоогеография. Географическое распространение животных : моногр. — М. : Прогресс, 1966. — 520 с.
- Долганов В.Н.** О генезисе рыб отряда Salmoniformes // Биол. моря (в печати).
- Животовский Л.А.** Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. — 2015. — Т. 51, № 5. — С. 584–599. DOI: 10.7868/S0016675815050100.
- Зюганов В.В.** Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны : моногр. — Л. : Наука, 1991. — 261 с. (Фауна СССР. Рыбы; Т. 5, вып. 1.)
- Кафанов Л.И., Кудряшов В.А.** Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.
- Кириллов А.Ф., Книжин И.Б.** Современный состав и история формирования ихтиофауны реки Лена (бассейн моря Лаптевых) // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 4. — С. 413–425. DOI: 10.7868/S0042875214040031.
- Монин А.С.** Популярная история Земли : моногр. — М. : Наука, 1980. — 224 с.
- Нельсон Д.С.** Рыбы Мировой фауны : моногр. : пер. с англ. — М. : КД Либроком, 2009. — 876 с.
- Никольский Г.В.** Частная ихтиология : моногр. — М. : Высш. шк., 1971. — 472 с.
- Сычевская Е.К.** Ископаемые щуковидные СССР и Монголии : моногр. — М. : Наука, 1976. — 116 с. (Тр. Палеонтологич. ин-та АН СССР, т. 156.)
- Сычевская Е.К.** Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии : моногр. — М. : Наука, 1986. — 157 с. (Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции, вып. 29.)
- Сычевская Е.К.** Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // Тез. докл. 14-го Тихоокеан. науч. конгр. Комитет В. — Хабаровск, 1979. — Т. 2. — С. 113.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.** Дрейф материков и климаты Земли : моногр. — М. : Мысль, 1984. — 206 с.
- Фролов С.В.** Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2000. — 227 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.
- Яковлев В.Н.** Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиол. — 1961. — Т. 1, № 2. — С. 209–220.
- Alexandrou M.A., Swartz B.A., Matzke N.J., Oakley T.H.** Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // Mol. Phylogenet. and Evol. — 2013. — Vol. 69. — P. 514–523. DOI: 10.1016/j.ympev.2013.07.026.
- Cavender T.M.** Review of the fossil history of North American freshwater fishes // The zoogeography of North American freshwater fishes / C.H. Hocutt & E.O. Wiley (eds). — N.Y. : Wiley, 1986. — P. 699–724.
- Cavender T.M., Miller R.R.** *Smilodonichthys rastrosus*: a new Pliocene Salmonid fish from western United States : Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon. — 1972. — № 18. — 44 p.
- Dodson J.J., Laroche J., Lecomte F.** Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes // Challenges for Diadromous Fishes, in a Dynamic Global Environment: Amer. Fish. Soc. Simpos. — 2009. — Vol. 69. — P. 63–77.
- Grande L.** The first *Esox* (Esocidae: Teleostei) from the Eocene Green River Formation, and a brief review of esocid fishes // J. Vert. Paleontol. — 1999. — Vol. 19, Iss. 2. — P. 271–292.
- Ishiguro N.B., Miya M., Nishida M.** Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the «Protacanthopterygii» // Mol. Phyl. Evol. — 2003. — Vol. 27. — P. 476–488.

- Johnson G.D., Patterson C.** Relationships of lower euteleostean fishes // Interrelationships of fishes / ed. M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson. — San Diego : Academic Press, 1996. — P. 251–332.
- López J.A., Chen W.-J., Orti G.** Esociform phylogeny // Copeia. — 2004. — № 3. — P. 449–463. DOI: 10.1643/CG-03-087R1.
- 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.
- McDowal R.M.** A recent marine ancestry for diadromous fishes? Sometimes yes, but mostly no! // Environ. Biol. Fish. — 1993. — Vol. 37. — P. 329–335.
- McPhail J.D.** The *Coregonus autumnalis* complex in Alaska and north-western Canada // J. Fish. Res. Board Can. — 1966. — Vol. 23, № 1. — P. 141–148. DOI: 10.1139/f66-010.
- Nelson G.J.** Gill arches of some teleostean fishes of the families Salangidae and Argentinidae // Jap. J. Ichthyol. — 1970. — Vol. 17, № 2. — P. 61–66. DOI: 10.11369/JJI1950.17.61.
- Nelson J.S.** Fishes of the World. — N.Y. : Wiley, 1984. — 523 p. DOI: 10.1002/iroh.19880730122.
- Ohno S.** The enormous diversity in genome size of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1970. — Vol. 99, № 1. — P. 120–132.
- Patterson C.** Bony fishes // Short Courses in Paleontology. — 1994. — Vol. 7. — P. 57–84. DOI: 10.1017/S2475263000001264.
- Rosen D.E.** Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1974. — № 153. — P. 265–326.
- Rosen D.E.** Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference // Amer. Zool. — 1982. — Vol. 22. — P. 261–273.
- 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., Swirydchuk 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.** Historical ecology of Salmonidae, with special reference to *Oncorhynchus* // Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes / ed. R.L. Mayden. — Stanford : Stanford Univ. Press, 1992. — P. 622–658.
- 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.
- Tomoda Y., Kodera H., Nakajima T., Yasu N.** Fossil freshwater fishes from Japan // Tisicigarcuronaja. — 1977. — № 14. — P. 221–243.
- 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.** Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia: Life Sciences Contributions : Royal Ontario Mus. — 1977. — Vol. 113. — 61 p.
- Wilson M.V.H., Williams R.R.G.** Phylogenetic, biogeographic and ecological significance of early fossil records of North American freshwater teleostean fishes // Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes / ed. R.L. Mayden. — Stanford : Stanford Univ. Press, 1992. — P. 224–244.

References

- 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.
- Berg, L.S.,** The system of pisciformes and fishes, now living and fossils, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1940, vol. 5, no. 2, pp. 85–517.
- Vasiliev, V.P.,** *Evolutsionnaya kariologiya ryb* (Evolutionary karyology of fish), Moscow: Nauka, 1985.
- 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.

- Darlington, P.J.**, *Zoogeography: the geographical distribution of animals*, Wiley, 1957.
- Dolganov, V.N.**, On the genesis of fish of the order Salmoniformes, *Russ. J. Mar. Biol.* (in press).
- 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
- Zyuganov, V.V.**, The family of sticklebacks (Gasterosteidae) of the world fauna, in *Fauna SSSR. T. 5: Ryby* (Fauna USSR, vol. 5: Fishes), Leningrad: Nauka, 1991, no. 1.
- Kafanov, L.I. and Kudryashov, V.A.**, *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.
- Kirillov, A.F. and Knizhin, I.B.**, Ichthyofauna of the Lena River (Laptev Sea basin): modern composition and historical formation, *J. Ichthyol.*, 2014, vol. 54, no. 7, pp. 433–445. doi 10.1134/S0032945214040031
- Monin, A.S.**, *Populyarnaya istoriya Zemli* (Popular Earth History), Moscow: Nauka, 1980.
- Nelson, J.S.**, *Fishes of the World*, Fourth edition, Hoboken: John Wiley & Sons, 2006.
- Nikolsky, G.V.**, *Chastnaya ikhtiologiya* (Private ichthyology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1971.
- Sychevskaya, E.K.**, *Iskopayemyye shchukovidnyye SSSR i Mongolii* (Fossil pike-like USSR and Mongolia), Moscow: Nauka, 1976.
- Sychevskaya, E.K.**, *Presnovodnaya paleogenovaya ikhtiofauna SSSR i Mongolii* (Freshwater Paleogene ichthyofauna of the USSR and Mongolia), Moscow: Nauka, 1986.
- Sychevskaya, E.K.**, Freshwater fish from the Neogene deposits of Primorye, in *Tezisy dokl. 14-go Tikhookean. nauch. kongr. Komitet V* (Proc. 14th Pacific. Sci. Congr., Committee V), Khabarovsk, 1979, vol. 2, p. 113.
- Ushakov, S.A. and Yasamanov, N.A.**, *Dreyf materikov i klimaty Zemli* (Continental drift and climates of the Earth), Moscow: Mysl', 1984.
- Frolov, S.V.**, *Izmenchivost' i evolyutsiya kariotipov lososevykh ryb* (Karyotype variability and evolution in Salmonidae), Vladivostok: Dalnauka, 2000.
- 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.
- Yakovlev, V.N.**, Distribution of freshwater fishes of the Neogene Holarctic and zoogeographic zoning, *Vopr. Ikhtiol.*, 1961, vol. 1, no. 2, pp. 209–220.
- Alexandrou, M.A., Swartz, B.A., Matzke, N.J., and Oakley, T.H.**, Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae, *Mol. Phylogenet. and Evol.*, 2013, vol. 69, pp. 514–523. doi 10.1016/j.ympev.2013.07.026
- Cavender, T.M.**, Review of the fossil history of North American freshwater fishes, *The zoogeography of North American freshwater fishes*, Hocutt, C.H., Wiley, E.O., eds., New York: Wiley, 1986, pp. 699–724.
- Cavender, T.M. and Miller, R.R.**, *Smilodonichthys rastrosus*: a new Pliocene Salmonid fish from western United States, *Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon*, 1972, no. 18.
- Dodson, J.J., Laroche, J., and Lecomte, F.**, Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes, *Challenges for Diadromous Fishes, in a Dynamic Global Environment: Amer. Fish. Soc. Simpos.*, 2009, vol. 69, pp. 63–77.
- Grande, L.**, The first *Esox* (Esocidae: Teleostei) from the Eocene Green River Formation, and a brief review of esocid fishes, *J. Vert. Paleontol.*, 1999, vol. 19, no. 2, pp. 271–292.
- Ishiguro, N.B., Miya, M., and Nishida, M.**, Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the «Protacanthopterygii», *Mol. Phyl. Evol.*, 2003, vol. 27, pp. 476–488.
- Johnson, G.D. and Patterson, C.**, Relationships of lower euteleostean fishes, *Interrelationships of fishes*, Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D., ed., San Diego: Academic Press, 1996, pp. 251–332.
- López, J.A., Chen, W.-J., and Orti, G.**, Esociform phylogeny, *Copeia*, 2004, no. 3, pp. 449–463. doi 10.1643/CG-03-087R1
- 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
- McDowal, R.M.**, A recent marine ancestry for diadromous fishes? Sometimes yes, but mostly no!, *Environ. Biol. Fish.*, 1993, vol. 37, pp. 329–335.
- McPhail, J.D.**, The *Coregonus autumnalis* complex in Alaska and north-western Canada, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, vol. 23, no. 1, pp. 141–148. doi 10.1139/f66-010
- Nelson, G.J.**, Gill arches of some teleostean fishes of the families Salangidae and Argentinidae, *Jap. J. Ichthyol.*, 1970, vol. 17, no. 2, pp. 61–66. doi 10.11369/JJI1950.17.61
- Nelson, J.S.**, *Fishes of the World*, New York: Wiley, 1984. doi 10.1002/iroh.19880730122

Ohno, S., The enormous diversity in genome size of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, no. 1, pp. 120–132.

Patterson, C., Bony fishes, *Short Courses in Paleontology*, 1994, vol. 7, pp. 57–84. doi 10.1017/S2475263000001264

Rosen, D.E., Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides*, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1974, no. 153, pp. 265–326.

Rosen, D.E., Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference, *Amer. Zool.*, 1982, vol. 22, pp. 261–273.

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., Historical ecology of Salmonidae, with special reference to *Oncorhynchus*, *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*, Mayden, R.L., ed., Stanford: Stanford Univ. Press, 1992, pp. 622–658.

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.

Tomoda, Y., Kodera, H., Nakajima, T., and Yasu, N., Fossil freshwater fishes from Japan, *Tsichigarcuronaja*, 1977, no. 14, pp. 221–243.

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., Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia: Life Sciences Contributions, *Royal Ontario Mus.*, 1977, vol. 113.

Wilson, M.V.H. and Li, G.-Q., Osteology and systematic position of the Eocene salmonid *Eosalmo driftwoodensis* Wilson from western North America, *Zool. Journ. Linnean Soc.*, 1999, vol. 125, no. 3, pp. 279–311.

Wilson, M.V.H. and Williams, R.R.G., Phylogenetic, biogeographic and ecological significance of early fossil records of North American freshwater teleostean fishes, *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*, Mayden, R.L., ed., Stanford: Stanford Univ. Press, 1992, pp. 224–244.

Поступила в редакцию 16.02.2022 г.

После доработки 7.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 16.02.2022; approved after reviewing 7.04.2022;
accepted for publication 20.05.2022