

**РЕЦЕНЗИИ
REVIEWS****РЕЦЕНЗИЯ НА СТАТЬЮ В.Н. ДОЛГАНОВА
(ИЗВЕСТИЯ ТИНРО. 2022. Т. 202, ВЫП. 2. С. 245–254)****Л.А. Животовский^{1, 2*}**

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19;

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
119991, г. Москва, ул. Губкина, 3

Основная тема статьи В.Н. Долганова [2022] — происхождение лососевых рыб, многие из которых являются анадромными — размножающимися в пресной воде рек и озер и нагуливающимися в море. Наличие анадромных и диадромных видов рыб, т.е. обитающих в двух средах — солоно- и пресноводной, завязано на важные проблемы: эволюцию миграций у рыб, перенос биологически важных веществ между средами, функционирование экосистем, оценки запасов водных биологических ресурсов, их промысла, воспроизводства и охраны и др. Теоретически нерешенным остается, в частности, дискуссионный вопрос о генезисе лососеобразных (отряд Salmoniformes, часть видов из которых — пресноводные, а часть — анадромные): является ли их общий предок морского или пресноводного происхождения?

В статье В.Н. Долганова [2022] критикуется подход Л.А. Животовского [2015] к решению вопроса о пресноводном генезисе Salmoniformes, учитывающий генетическую историю таксонов: молекулярную филогению, происхождение путем полно-геномной дупликации, вероятностную оценку их происхождения. Не касаясь общих аргументов «морской» и «пресноводной» точек зрения, подробно рассмотренных в статьях Л.А. Животовского, В.Н. Долганова и в цитируемых ими научных публикациях, укажем на основные недочеты в статье В.Н. Долганова [2022] и в высказанных там аргументах против пресноводного происхождения лососевых рыб.

1. Пресноводное или морское происхождение лососеобразных? Первое и главное при ответе на этот вопрос — определить филогенетически близкие к Salmoniformes формы, в первую очередь — сестринскую, и оценить их генезис. Основных кандидатов на роль сестринского к лососеобразным таксона — два: корюшкообразные (Osmeriformes), у которых есть морские формы, и шукообразные (Esociformes), которые являются пресноводными.

В зависимости от того, какой из этих таксонов сестринский, чаша весов склонится в пользу морского либо пресноводного генезиса лососевых рыб. В.Н. Долганов разделяет взгляд на близость Osmeriformes к лососеобразным и, соответственно, морской генезис Salmoniformes. Однако современные методы молекулярной филогении доказали, что именно шукообразные, а не корюшковые являются сестринской кладой к лососеобразным [López et al., 2004; Нельсон, 2009, с. 280; Near et al., 2012; Davidson,

* Животовский Лев Анатольевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, levazh@gmail.com.

2013; Betancur-R et al., 2017]. В.Н. Долганов заключает (с. 247): «Если в пределах надотряда *Protacanthopterygii* анализировать лососеобразных только совместно с цукообразными, то их генезис получается пресноводным, но при анализе всего надотряда он морской». Безусловно, их надо анализировать совместно, как сестринские формы, что по указанной логике В.Н. Долганова влечет вывод о пресноводном происхождении Salmoniformes [см. Dodson et al., 2009; Davidson, 2013; Животовский, 2015].

2. О филогенетическом положении и возрасте сахалинского тайменя. Ошибочно представление В.Н. Долганова о возрасте и филогенетическом положении рода *Parahucho* с единственным представителем — сахалинским тайменем *P. perryi*: «Возраст *Parahucho* составляет 40 млн лет, а роды *Hucho* и *Brachymystax* сформировались всего 2–3 млн лет назад» [Долганов, 2022, с. 249]. Сказанное можно понять так: сахалинский таймень гораздо древнее видов *Hucho* и *Brachymystax*. Но это не так, на деле «2–3 млн лет» означают лишь время дивергенции этих родов, но не возраст клады *Hucho*+*Brachymystax*. Действительно, согласно А.Г. Осинovu [2004]: «По аллозимным данным их [*Hucho* и *Brachymystax*] расхождение произошло 1–2 млн лет назад [Осинов, 1991], а по митохондриальным — 2–3 млн лет назад [Shed'ko et al., 1996]». Более того, согласно молекулярно-генетическим датировкам появление сахалинского тайменя датируется не 40 млн лет, а гораздо позже — около 27 млн лет назад [Crête-Lafrenière et al., 2012]. Эта оценка также дополняется находкой ископаемой рыбы в Агневской свите на о. Сахалин (возраст 16–19 млн лет), отнесенной к *Parahucho* spp. [Назаркин, 2000]. На эволюционном древе лососевых рыб сахалинский таймень занимает промежуточное положение между кладой *Salvelinus*+*Oncorhynchus* и родом *Salmo* [см. Животовский, 2015].

3. О времени формирования анадромности у лососевых рыб. В.Н. Долганов допустил невнимательность при прочтении критикуемой статьи и вывел из этого ошибочное заключение. Речь идет о филогении лососевых рыб, данной в статье Л.А. Животовского [2015] и частично скопированной на с. 248 статьи В.Н. Долганова [2022]. В.Н. Долганов критикует местоположение «вертикальной стрелки» на этой филогенетической схеме, будто бы она ошибочно указывает момент появления анадромности у отряда лососеобразных: «...предполагаемую «точку формирования анадромности» следует перенести на более раннее время... Отсутствие пресноводных лососеобразных до «точки возникновения анадромности» делает выводы Л.А. Животовского [2015] о времени появления у них анадромности бездоказательными». Однако в скопированном В.Н. Долгановым примечании к схеме ясно сказано, что в публикации Л.А. Животовского [2015] эта вертикальная стрелка отмечает время появления анадромности не у всех лососеобразных, а лишь у видов подсемейства Salmoninae: «Вертикальная стрелка после точки 5 — возникновение анадромности у видов Salmoninae» [Долганов, 2022: подпись к рисунку, с. 248]. Аналогичная невнимательность приведена на с. 248 статьи В.Н. Долганова: «Также для доказательства пресноводного происхождения лососеобразных рыб пресноводные ныне таймени рода *Hucho* и ленки рода *Brachymystax* [не относящихся к Salmoninae] помещены на филогенетической схеме до «точки появления анадромности». Подобная невнимательность повторяется в очередной раз на с. 248: «Сиги подсемейства Coregoninae также считаются пресноводными [Животовский, 2015], хотя они являются экологическим аналогом гольцов рода *Salvelinus*, помещенных в группу анадромных рыб». Однако в публикации Л.А. Животовского [2015] **нет ни слова о пресноводности сигов**. И быть не могло, так как это общеизвестно, что сиговые (Coregoninae) — полупроходные рыбы. У этого подсемейства анадромность возникла независимо от анадромности Salmoninae [Davidson, 2013]. И вообще, диадромность может возникать независимо в разных таксонах рыб [McDowall, 1997].

Список литературы

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.

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

Назаркин М.В. Миоценовые рыбы из агневской свиты острова Сахалин: фауна, систематика и происхождение : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 2000. — 22 с.

Нельсон Д.С. Рыбы мировой фауны : моногр. — М. : КД Либроком, 2009. — 876 с.

Осинов А.Г. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): происхождение, эволюция, филогения, систематика, охрана : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2004. — 48 с.

Betancur-R R., Wiley E.O., Arratia G. et al. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evolutionary Biology. — 2017. — Vol. 17(1). — P. 162–202. DOI: 10.1186/s12862-017-0958-3.

Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: A more complete picture from increased taxon sampling // PLoS One. — 2012. — Vol. 7. — e46662. DOI: 10.1371/journal.pone0046662.

Davidson W.S. Understanding salmonid biology from the Atlantic salmon genome // Genome. — 2013. — Vol. 56, № 10. — P. 548–550. DOI: 10.1139/gen-2013-0163.

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.

López J.A., Chen W.-J., Orti G. Esociform phylogeny // Copeia. — 2004. — № 3. — P. 449–463. DOI: 10.1643/CG-03-087R1.

McDowall R.M. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis // Reviews in Fish Biology and Fisheries. — 1997. — Vol. 7. — P. 443–462.

Near Th.J., Eytan R.I., Dornburg A. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // PNAS. — 2012. — Vol. 109(34). — P. 13698–13703. DOI: 10.1073/pnas.1206625109.

Поступила в редакцию 31.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

*The article was submitted 31.08.2022;
accepted for publication 1.09.2022*