

УДК 597.552.5

## ГЕНЕЗИС РЫБ ОТРЯДА SALMONIFORMES

© 2022 г. В. Н. Долганов\*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

\*e-mail: vndolganov@mail.ru

Поступила в редакцию 23.03.2021 г.

После доработки 14.05.2021 г.

Принята к публикации 24.06.2021 г.

Выяснение генезиса представителей отряда Salmoniformes необходимо для определения направлений морфоэкологической и генетической эволюции, а также для выяснения закономерностей формирования биологического разнообразия лососеобразных рыб. Сторонники морского генезиса считают Salmoniformes морскими рыбами, которые перенесли размножение в пресные воды; сторонники пресноводного происхождения полагают, что это пресноводные рыбы, освоившие нагул в морской среде. Анализ литературных данных показал несостоятельность предположения о переносе лососеобразными нагула в морскую среду, тогда как освоение нереста в пресных водах рыбами морского генезиса представляется вполне обычным и распространенным явлением. Согласно данным палеолетописи, центр происхождения лососеобразных рыб находится в северной части Тихого океана, где не позднее начала палеогена морской предок этой группы рыб стал анадромным. После открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена анадромные лососеобразные мигрировали в Полярный бассейн и Северную Атлантику, где возникли вторичные центры видообразования.

*Ключевые слова:* Salmoniformes, морской или пресноводный генезис, палеолетопись, центры происхождения, анадромность

**DOI:** 10.31857/S0134347522050047

Исключительный интерес исследователей к лососеобразным рыбам определяется их значимостью как объектов промысла, а также своеобразием биологии и жизненной стратегии. К настоящему времени опубликованы тысячи работ, в которых рассматриваются разные аспекты биологии Salmoniformes, а также вопросы их таксономической и генетической дифференциации. Однако, несмотря на огромный объем знаний об этой группе рыб, на некоторые основополагающие вопросы их происхождения и формирования биоразнообразия до сих пор нет однозначного ответа. Например, вопрос о генезисе лососеобразных, дискуссия по которому длится более 100 лет, актуален и сегодня. Сторонники морского генезиса считают, что это морские рыбы, которые перенесли размножение в пресные воды (Day, 1887; Smitt, 1895; Regan, 1911; Зенкевич, 1933; Шмидт, 1947, 1950, и др.), их оппоненты полагают, что лососеобразные — это пресноводные рыбы, освоившие нагул в морской среде (Чернавин, 1921; Владимиров, 1946; Neave, 1958; Norden, 1961; Rounsefell, 1962; Никольский, 1971, и др.). В то же время ни одна из сторон не приводит достаточно убедительного доказательства правильности своей точки зрения.

Проблема происхождения представителей отряда лососеобразных интересна и важна не только для выяснения закономерностей формирования биологического разнообразия этих рыб, но и для определения направлений морфоэкологической и генетической эволюции. Однако данную проблему невозможно решить, используя взаимоисключающие точки зрения на происхождение лососеобразных.

В работах ученых разных специальностей, посвященных Salmoniformes, преобладает точка зрения о пресноводном происхождении этой группы рыб (Яковлев, 1961, 1964; Шапошникова, 1976; Gross, 1987; Сычевская, 1989; Черешнев, 1996, 1998; Дорофеева, 1998; Dodson et al., 2009; Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015, и др.). В то же время анализ формирования биоразнообразия представителей отряда лососеобразных позволяет предположить, что мнение сторонников морского генезиса этой группы рыб всё же правильное.

Кроме размножения в пресных водах, основными положениями, выдвигаемыми в защиту пресноводного происхождения лососеобразных рыб, являются наличие у них пресноводной палеолетописи при отсутствии морской, а также су-

существование пресноводных таксонов при отсутствии морских. По мнению Г.В. Никольского (1971), от исходной группы древних тропических Clupeoidei в бореальную область Северного полушария "...ушли предки Salmonoidei, которые здесь вселились в пресную воду и дали ископаемых Thaumaturidae, хариусов и лососевых". Однако в этой работе не обсуждается, почему морские пелагические рыбы поменяли среду обитания. Большинство высказываний в пользу морского генезиса лососей также декларативны. Наиболее убедительные доводы в пользу данной точки зрения привёл П.Ю. Шмидт (1950, с. 245): "Если бы они возникли и распространились в качестве речных форм, трудно было бы представить себе, почему это произошло только в реках Азии и Америки, впадающих в Тихий океан, и почему в Атлантическом океане имеются лишь формы, производные от тихоокеанских". Существует и промежуточный вариант, предложенный Л.С. Бергом (1948), который показал, что все современные жилые формы родов *Salmo*, *Salvelinus* и *Oncorhynchus* произошли от проходных форм. Возможность вторичного перехода от проходного образа жизни к пресноводному разделял и Г.В. Никольский (1971). Однако при отсутствии известных палеонтологических данных оба исследователя были вынуждены предположить, что современные проходные формы лососей, в свою очередь, произошли от пресноводных представителей семейства Thaumaturidae эоцена—олигоцена Европы, которых в то время относили к лососевым рыбам. Впрочем, наряду с этим предположением существовало мнение, что обитающие в болотах и заморных озерах мелкие хищные рыбы данного семейства вряд ли могут быть предками лососей (Яковлев, 1961, 1964). Позже выяснилось, что Thaumaturidae палеогена Европы действительно не могли дать начало Salmonidae, так как в эоцене в северной части Тихого океана лососевые уже существовали (Wilson, 1977; Сычевская, 1986). В настоящее время семейство Thaumaturidae не рассматривается в составе отряда Salmoniformes, а относится к отряду Osteoglossiformes (Сычевская, 1986; Нельсон, 2009). Следовательно, довольно сложная концепция Л.С. Берга и Г.В. Никольского (морские сельдеобразные — пресноводные предки лососеобразных — проходные лососеобразные — жилые формы) упрощается до концепции морского генезиса Salmoniformes.

Отсутствие убедительной аргументации о происхождении лососеобразных привело к появлению "вероятностного" метода филогенетической реконструкции. В соответствии с этим методом вывод о пресноводном или морском происхождении рыб основывается на простом арифметическом большинстве морских, проходных или жилых таксонов в конкретной группе (Dodson et al., 2009; Alexandrou et al., 2013). Однако данный ме-

тод не учитывает геологическое время начала процесса перехода из одной среды в другую, климатические условия во время появления анадромности, пластичность рассматриваемой группы, начальное количество таксонов, участвовавших в процессе, а также наличие свободных экологических ниш (особенно в Южном полушарии) и другие обстоятельства, что делает применение этого метода неприемлемым для решения проблемы генезиса лососеобразных.

#### *Палеолетопись и центры происхождения лососеобразных рыб*

Подавляющее большинство ископаемых лососеобразных обнаружено в бассейне Тихого океана. Наиболее древние ископаемые остатки ныне вымершего рода *Eosalmo*, морфологически промежуточного между лососями и хариусами, известны из эоцена Британской Колумбии (Wilson, 1977), Вашингтона (Wilson, Williams, 1992) и западной Камчатки (Сычевская, 1986). Существует мнение, что представители камчатских *Eosalmo* наиболее близки к современному роду *Parasalmo* (Глубоковский, 1995). Из верхнего эоцена Калифорнии описаны чешуи сиговых рыб (David, 1946). Фрагменты ископаемого скелета лосося, отнесенного к роду *Brachymystax*, обнаружены в отложениях верхнего олигоцена Приморья (Сычевская, 1986). Из миоцена Приморья известны лососи рода *Oncorhynchus*, а также сиговые, имеющие общие черты строения для родов *Stenodus* и *Coregonus* (Сычевская, 1979); из миоцена-плейстоцена Японии известен *Oncorhynchus masou* (Ueno et al., 1975; Tomoda et al., 1977). Многочисленные миоценовые и плиоценовые ископаемые останки лососевых тихоокеанского побережья Северной Америки сближают с родами *Hucho*, *Salvelinus* и *Oncorhynchus* (Cavender, Miller, 1972; Smith et al., 1982; Smith, Cossel, 2002, и др.).

Единственной достоверной находкой лососеобразных в Европе является отпечаток головы *Salmo* из плиоцена Армении (Владимиров, 1946), другие определения из дочетвертичных отложений очень сомнительны или прямо ошибочны (Яковлев, 1961).

Все перечисленные ископаемые останки рыб считаются пресноводными. Высказано мнение, что отсутствие останков лососевых в несравненно более полных, чем пресноводные, морских третичных отложениях служит подтверждением гипотезы континентального происхождения Salmonoidei, а поразительная редкость находок лососевых свидетельствует о том, что они не были широко распространены в неогене, являясь, предположительно, представителями горной позднетретичной ихтиофауны (Яковлев, 1961). Основываясь на отсутствии лососеобразных в равнинных фаунистических комплексах неогена, такое же пред-

положение высказали и другие исследователи (Сычевская, 1986; Cavender, 1986; Дорофеева, 1989; Глубоковский, 1995, и др.), которые считали, что эти рыбы возникли в эоцене в горных областях северной части Тихого океана. Однако данные предположения не дают ответа на вопросы, кто же предок этой “горной” ихтиофауны, а также как и откуда эта фауна там появилась. Почему до плиоцена лососеобразные обитали только в горных водоемах, что заставило их в плиоцене спуститься на равнины и начать расселяться? И если формирование лососевых и хариусовых еще можно как-то связать с горными ихтиоценозами, то у сиговых рыб отсутствуют горные экотипы, а горные ихтиоцены не могут быть центром их происхождения. Поэтому, несмотря на отсутствие у сиговых рыб (как у лососевых и хариусовых) доплиоценовой палеолетописи в равнинных фаунистических комплексах, центром происхождения сиговых ихтиологи вынуждены считать северную часть Азии (Дрягин, 1933; Nimberg, 1970; Пирожников, 1973; Шапошникова, 1976, и др.). Исключение составляет род *Prosopium*, происхождение которого связывают с Северной Америкой (Norden, 1970; Шапошникова, 1976). При этом центры происхождения сиговых выделяются на основании обилия видов в их современном равнинном распространении, что, учитывая эоценовый возраст группы и отсутствие палеолетописи, по крайней мере, некорректно.

Предложенные центры происхождения лососевых и хариусовых в горных системах Амфицифики, а сиговых в северных районах Азии и Америки вынуждают обосновывать расселение этих групп по пресноводным водоёмам. Есть мнение, что современные атлантические *Salmo* расселились в олигоцене-миоцене на запад к южной Европе через Сибирь (Дорофеева, 1998). При этом их расселение на север Азии почему-то сдерживал экологически близкий ленок рода *Brachymystax*, хотя по палеонтологическим данным он обитал южнее. Согласно представлениям одних исследователей, разные роды и виды сиговых через Берингию расселялись из Азии в Америку, другие исследователи считают, что это происходило наоборот (Walters, 1955; Norden, 1970; Решетников и др., 1975; Шапошникова, 1976; Черешнев, 1996, 1998, и др.). Обращает на себя внимание то, что расположение предложенных центров происхождения и путей дальнейшего трансконтинентального расселения не подтверждено доплиоценовыми находками лососеобразных рыб на путях предполагаемых миграций, временем этих миграций и экологией видов, которые сначала расселились на ограниченные расстояния по материкам, а затем почему-то стали анадромными, не оставив в материковых водоемах ни жилых форм, ни палеолетописи. На суше в реках и озерах после нереста ежегодно погибали милли-

арды особей лососеобразных, однако количество палеонаходок, относящихся к этой группе рыб, крайне мало. В море гибло гораздо меньше лососей и условия их захоронения намного менее благоприятны, из чего следует, что обнаружить ископаемые останки лососеобразных в море статистически почти невозможно. Кажется очевидным, что до плиоцена в Европе, Сибири, арктической и восточной Америке морские и пресноводные лососеобразные отсутствовали. Вся доплиоценовая палеолетопись лососеобразных сосредоточена по берегам северной части Тихого океана. При этом наличие таких ископаемых форм, как *Eosalmo* (лососи и хариусы), *Hucho* (таймени и голец) и сиговые Приморья (*Stenodus* и *Coregonus*), обладающих промежуточными межродовыми морфологическими признаками, указывает на родовую дифференциацию лососеобразных именно в данном регионе. Если предположить, что эти древние рыбы произошли из пресных водоемов, то они обитали бы не только в реках, текущих в Тихий океан, но и в реках, направленных в материковую сторону, а за десятки миллионов лет своего существования, несомненно, расселились бы по всей Голарктике. Однако этого не произошло, следовательно, по крайней мере, с эоцена это были нагуливающиеся в Тихом океане анадромные рыбы, потенциально способные создавать и жилые формы. Присутствие палеонаходок доплиоценового периода только в системе водотоков северной части Тихого океана подтверждает гипотезу, предложенную П.Ю. Шмидтом (1947, 1950), согласно которой центром происхождения лососеобразных рыб является Северная Пацифика, откуда после первого открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена (Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков, Гладенков, 2004) амфидромные представители отряда Salmoniformes расселились в Полярном бассейне и Северной Атлантике, создав там вторичные центры формирования.

Из изложенного следует, что пресноводные ископаемые предки лососеобразных отсутствуют. Может быть, они имеются среди ныне живущих представителей отряда? Еще в середине прошлого века доказано, что современные жилые формы родов *Salmo*, *Salvelinus* и *Oncorhynchus* являются вторичноводными и произошли от проходных видов (Берг, 1948). Эти выводы логично применить и к “полупроходным” сиговым, а также к ныне утратившим связь с морской средой видам и популяциям сигов, тайменей, ленков и хариусов. В современной ихтиофауне на родовом уровне к полностью пресноводным рыбам относятся лишь ленки и хариусы. Однако ленки — это ближайшие родственники тайменей, имеющих проходной вид *Parahucho perryi*. Известно, что предки ленков и хариусов, как и всех других групп Salmoniformes, обнаружены только в палеолетописи по-

бережья Тихого океана. Это позволяет предположить, что изначально они также были проходными рыбами, которые, как и другие лососеобразные, потеряли связь с морской средой, что несложно при наличии пресноводного нереста (см. ниже). Следовательно, можно сделать вывод, что современные пресноводные формы, как и известные ископаемые, не могут быть предками лососеобразных рыб.

#### О переносе морского нереста в пресные воды

При рассмотрении любых систем рыб видно, что родственниками лососеобразных являются только морские рыбы (Берг, 1940; Greenwood et al., 1966; Никольский, 1971; Световидов и др., 1975; Rosen, 1982; Nelson, 1984; Johnson, Patterson, 1996; Нельсон, 2009, и др.). И из какой бы группы не выводили лососеобразных, их общими предками будут морские рыбы. В северной части Тихого океана лососеобразные наиболее близки к корюшкам семейства *Osmeridae* (Nelson, 1984; Wilson, Li, 1999), которые представлены как исключительно морскими видами (*Allosmerus elongatus*, *Spirinchus starksi*, *Hypomesus japonicus*, *H. pretiosus*), так и проходными (*Osmerus eperlanus*, *O. mordax*, *Thaleichthys pacificus*, *S. lanceolatus*, *S. thaleichthys*, *H. nipponensis*, *H. transpacificus*, *H. olidus*), к настоящему времени сформировавшими множество жилых форм и популяций (озерные формы *O. eperlanus* и *O. mordax*, а также *H. nipponensis* и *H. olidus*). Интересно, что морские, проходные и жилые формы имеются и у обитающих в Южном полушарии корюшкообразных рыб семейств *Retropinnidae* и *Galaxiidae* (Нельсон, 2009). На примере корюшкообразных, имеющих морское происхождение, хорошо прослеживается тенденция к освоению ими пресных вод. Маловероятно, что их ближайшие родственники лососеобразные эволюционировали в противоположном направлении.

Наиболее убедительным представляется предположение, что в отличие от многочисленных корюшкообразных, которые в настоящее время находятся в процессе освоения пресных вод, предок лососеобразных перенес нерест в пресные воды еще в палеогене. Пресноводные биоценозы того времени были намного беднее современных, что значительно облегчало их освоение. Следует заметить, что перенос нереста из более сложно устроенных морских сообществ (особенно прибрежных) в пресноводные является довольно распространенным и очень выгодным для размножения процессом. Известно, что все проходные группы рыб (миногообразные, сельдеобразные, осетрообразные, колюшкообразные и корюшкообразные) имеют морское происхождение. При этом миногообразные, осетрообразные и колюшкообразные, как и лососеобразные, полностью

перенесли размножение в пресные воды. Представители многих исходно морских групп рыб не ограничились нерестом в пресных водах, а стали полностью пресноводными формами. Так, в палеогене в исключительно благоприятных для адаптации к пресным водам условиях Паратетиса пресноводными стали такие представители отряда *Perciformes*, как ерши, окуни, судаки (частично) и размножающаяся в разных средах черноморская игла-рыба. Из огромного количества сельдевых в процессе эволюции к настоящему времени около 1/3 видов стали пресноводными или проходными (Световидов, 1952). Бычки из обширного морского семейства *Cottidae* в неогене освоили пресные воды, широко расселились в Голарктике, включая оз. Байкал, и дали около 100 видов; в плиоцене полностью пресноводным стал единственный представитель трескообразных налима *Lota lota*.

Таким образом, в третичном периоде исключительно пресноводными стали не только проходные, но и истинно морские рыбы, сформировавшиеся в пресных водах новые таксоны видового и родового уровня. Вполне логично, что проходным рыбам, которые уже перенесли в пресные воды нерест — наиболее консервативную часть жизненного цикла, перейти к пресноводному образу жизни было намного проще, чем морским. Для этого достаточно в условиях похолодания плиоплейстоцена лишиться прибрежной части амфидромных популяций, как это, скорее всего, произошло у хариусов и ленков. Данный переход хорошо прослеживается на примере формирования пресноводных популяций у проходных и амфидромных рыб р. Амур. Значительное похолодание климата во второй половине плиоцена (Цой и др., 2003; Плетнев, 2004) сделало невозможным их обитание и миграции в Охотском море. Единственным местом для нагула оставался обширный лиман р. Амур, который при продолжавшемся похолодании климата также постепенно охлаждался, вынуждая обитающих в нем рыб адаптироваться к пресноводному образу жизни. Дальнейшее похолодание и усиление ледовой обстановки на границе плиоцена и плейстоцена (Плетнев, 2004) привело к исчезновению прибрежных популяций рыб Амурского лимана и формированию в бассейне р. Амур пресноводных популяций калуги *Huso dauricus*, амурского осетра *Acipenser schrenckii*, девятииглой колюшки *Pungitius cf. sinensis*, бычка *Mesocottus haitej*, мальсы *Salvelinus curilus*, микижи *Parasalmo mykiss*, уссурийского сига *Coregonus ussuriensis*, нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* и тупорылого ленка *Brachymystax tumensis*, а также, вероятно, сахалинского тайменя *Parahucho perryi*.

Следовательно, перенос морскими рыбами размножения в пресные воды, а также создание жилых популяций и таксонов — достаточно рас-

пространенные явления, однако этого нельзя сказать о переносе нагула пресноводных рыб в морскую среду.

#### *Проблема освоения лососеобразными питания в море*

Обоснование причины и времени появления у лососеобразных анадромности, или начала освоения морской кормовой базы, — самое слабое место в позиции сторонников пресноводного генезиса данной группы рыб. Так как рассуждения на эту тему основываются только на допущениях, не имеющих доказательств, то спектр мнений о времени возникновения анадромности очень широк — указываются периоды от эоцена (Глубоковский, 1995; Dodson et al., 2009; Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015, и др.) до четвертичного времени, когда переход лососей и сигов к проходному образу жизни был облегчен опреснением моря в результате таяния ледников (Никольский, 1971). При этом анадромность у лососей появилась конвергентно в северных частях Атлантического и Тихого океанов.

На фоне данных предположений следует заметить, что в современной ихтиофауне нет пресноводных рыб, которые полностью адаптировались к питанию в морской среде. В уникальных условиях Сарматского моря, которое со второй половины миоцена частично или полностью изолировалось от Средиземного моря (позже от Черного моря отделился Аралокаспийский бассейн), от пресноводных предков образовалось максимальное количество амфидромных видов, подвидов и форм мировой ихтиофауны (усачи, лещи, сазан, плотва, вырезуб, шемай, чехонь и др.). Однако эти рыбы смогли адаптироваться к нагулу в водах, соленость которых не превышает 10–14‰. В северной части Тихого океана эпиконтинентальные моря отсутствовали, поэтому освоение пресноводными лососеобразными нагула в морской воде сомнительно. Из всех пресноводных рыб Северной Пацифики нагул в более соленых водах освоил только предок дальневосточных красноперок рода *Tribolodon*. В настоящее время 2 вида этого рода летом могут встречаться при солености, близкой к океанической (32–33‰), однако основной нагул у них проходит в менее соленых водах побережья, лагун и эстуариев рек. Таким образом, предположение о том, что *Salmoniformes* — это морские рыбы, для которых морская кормовая база была изначальной, представляется более убедительным. К тому же рыбы пресноводного происхождения, постоянно живущие в пресных водах, в солоноватых (не морских) водах нагуливаются только сезонно. А лососеобразные, как и другие рыбы морского генезиса, ставшие проходными (миноги, сельди, осетровые, колюшки, корюшки), до наступления половозрелости

живут и нагуливаются в море, что также служит подтверждением их морского происхождения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ показал несостоятельность аргументации в пользу пресноводного генезиса лососеобразных, доплиоценовые пресноводные ископаемые остатки которых в Голарктике отсутствуют и встречаются лишь в бассейне Тихого океана. Предки этой группы рыб не обнаружены и среди ныне живущих в пресных водах лососеобразных. Однако все родственные *Salmoniformes* группы рыб являются морскими. Поскольку в современной ихтиофауне генеративно пресноводные, но освоившие нагул в морских водах рыбы отсутствуют, то и предположение о переносе лососеобразными нагула в морскую среду представляется сомнительным. Намного более естественно изначальное присутствие у них морской кормовой базы, что подтверждается также их обитанием и нагулом в море до наступления половозрелости (как и у других проходных рыб морского генезиса), в то время как рыбы пресноводного происхождения нагуливаются в солоноватых водах и только сезонно. А вот перенос нереста рыбами морского генезиса в пресные воды — вполне обычное и распространенное явление.

Из данных палеолетописи следует, что центром происхождения лососеобразных рыб является северная часть Тихого океана, где их морской предок не позднее начала палеогена стал анадромным. Позднее, после открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена анадромные лососеобразные мигрировали в Полярный бассейн и Северную Атлантику, где создали вторичные центры формирования.

Изложенное выше подтверждает точку зрения сторонников морского генезиса лососеобразных. Это позволяет скорректировать направление морфоэкологической и генетической эволюции рыб отряда *Salmoniformes* и усовершенствовать методы их изучения.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. ЗИН АН СССР. 1940. Т. 5. № 2. С. 87–317.
- Берг Л.С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти акад. С.А. Зернова. Л.: Изд-во АН СССР. 1948. С. 159–172.
- Владимиров В.И. Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // Докл. АН АрмССР. 1946. Т. 4. № 4. С. 123–128.
- Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б. Начало формирования межконтинентальных 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. М.: Наука. 1995. 343 с.
- Дорофеева Е.А. Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonoidei, Salmonidae) // Биология и филогения рыб. Л.: ЗИН АН СССР. 1989. С. 5–15.
- Дорофеева Е.А. Систематика и история расселения европейских лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 4. С. 437–447.
- Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Труды совета по изучению производительных сил Якутской АССР. М.; Л. 1933. Вып. 5. С. 3–94.
- Животовский Л.А. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. 2015. Т. 51. № 5. С. 584–599.
- Зенкевич Л.А. Некоторые моменты зоогеографии Северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом // Зоол. журн. 1933. Т. 12. С. 17–34.
- Нельсон Д.С. Рыбы Мировой фауны. М.: Книжный дом “Либроком”. 2009. 880 с.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа. 1971. 471 с.
- Плетнев С.П. Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука. 2004. С. 11–22.
- Пирожников П.Л. О формообразовании у сиговых (Coregonidae, Pisces) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. 1973. С. 132–142.
- Решетников Ю.С., Новиков А.С., Слугин И.В. и др. Валёк *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant) Чукотки // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15. № 5. С. 788–805.
- Световидов А.Н. Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1952. Т. 2. Вып. 1. № 48. 331 с.
- Световидов А.Н., Дорофеева Е.А., Клюканов В.А., Шапошникова Г.Х. Морфологические основы классификации лососевидных рыб // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 4. С. 559–574.
- Сычевская Е.К. Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // 14-й Тихоокеан. науч. конгр. Комитет В. 1979. Т. 2. С. 113.
- Сычевская Е.К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука. 1986. 157 с.
- Сычевская Е.К. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука. 1989. 144 с.
- Цой И.Б., Терехов Е.П., Горювая М.Т. и др. Кайнозойское осадконакопление на западном склоне южно-охотской котловины Охотского моря // Тихоокеан. геология. 2003. Т. 22. № 4. С. 19–34.
- Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны северо-востока России. Владивосток: Дальнаука. 1996. 197 с.
- Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 1998. 130 с.
- Чернавин В.В. Происхождение брачного наряда у лососей // Журн. Петроград. агроном. ин-та. 1921. № 3–4. 171 с.
- Шапошникова Г.Х. История расселения сигов рода *Coregonus* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. 1976. С. 54–67.
- Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1947. 362 с.
- Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 370 с.
- Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1. № 2. С. 209–220.
- Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. № 1. С. 10–22.
- 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. Evol. 2013. V. 69. P. 514–523.
- Cavender T.M. Review of the fossil history of North American freshwater fishes // The zoogeography of North American freshwater fishes. New York: Wiley. 1986. P. 699–724.
- Cavender T.M., Miller R.R. *Smilodonichthys rastrousus*: a new Pliocene Salmonid fish from Western United States // Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon. 1972. № 18. P. 1–44.
- Day F. British and Irish Salmonidae. London: Williams and Norgate. 1887. 298 p.
- David L.R. Some typical upper Eocene fish scales from California // Fossil Vertebrates from Western North America and Mexico / Contributions to Paleontology. Carnegie Institution of Washington publication № 551. Washington, DC: Carnegie Institution, 1946. P. 45–79.
- Dodson J.J., Laroche J., Lecomte F. Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes // Am. Fish. Soc. Symp. 2009. V. 69. P. 63–77.
- Greenwood P.H., Rosen D.E., Weitzman S.H., Myers G.S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1966. V. 131. № 4. P. 339–456.
- Gross M.R. Evolution of diadromy in fishes // Am. Fish. Soc. Symp. 1987. V. 1. P. 14–25.
- Himberg K.J.M. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonid fishes // Biology of Coregonid Fishes. Winnipeg, Manitoba, Canada: Univ. of Manitoba Press. 1970. P. 219–250.

- Johnson G.D., Patterson C.* Relationships of lower euteleostean fishes // Interrelationships of fishes. San Diego: Academic Press. 1996. P. 251–332.
- Marincovich L. Jr., Gladenkov A.Y.* New evidence for the age of Bering Strait // Quat. Sci. Rev. 2001. № 20. P. 329–335.
- Nelson J.S.* Fishes of the World. New York: Wiley. 1984. 523 p.
- Neave F.* The origin and speciation of *Oncorhynchus* // Trans. R. Soc. Can., Ser. 3, Sect. 5. 1958. V. 52. P. 25–40.
- Norden C.R.* Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Board Can. 1961. V. 18. № 5. P. 679–791.
- Norden C.R.* Evolution and distribution of the genus *Prosopeum* // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg, Manitoba, Canada: Univ. of Manitoba Press. 1970. P. 67–80.
- Regan C.T.* The freshwater fishes of the British Isles. London: Methuen & Co. Ltd. 1911. 287 p.
- Rosen D.E.* Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference // Am. Zool. 1982. V. 22. P. 261–273.
- Rounsefell G.A.* Relationships among North American Salmonidae // Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service. V. 62. Fishery Bulletin 209. Washington, DC: U.S. Gov. Print. Off. 1962. P. 235–269.
- Smith G.R., Swirydechuk 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 of Mines and Geology Bulletin 26. Moscow. Idaho: Bureau of Mines Geol. 1982. P. 519–541.
- Smith G., Cossel J. Jr.* Fishes from the Late Miocene Poison Creek and Chalk Hills formations, Owyhee County, Idaho // And Whereas ... Papers on the Vertebrate Paleontology of Idaho Honoring John A. White, V. 2 / Idaho Museum of Natural History Occasional Paper 37. Pocatello, Idaho: Idaho Mus. Nat. Hist. 2002. P. 23–35.
- Smitt F.A.* A history of Scandinavian fishes. P. II. Stockholm: P.A. Norstedt & söner. 1895. P. 567–1240.
- Tomoda Y., Kodera H., Nakajima T., Yasuno T.* Fossil freshwater fishes from Japan // Mem. Geol. Soc. Jpn. 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.
- Walters V.* Fishes of western arctic America and eastern arctic Siberia // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1955. V. 106. Art. 5. P. 255–368.
- Wilson M.V.H.* Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia // Life Sciences Contributions. Royal Ontario Museum N. 113. Toronto: R. Ontario Mus. 1977. P. 1–61.
- Wilson M.V.H., Li G.-Q.* Osteology and systematic position on the Eocene salmonid *Eosalmo driftwoodensis* Wilson from western North America // Zool. J. Linn. Soc. 1999. V. 125. P. 279–311.
- 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. Stanford, Calif.: Stanford Univ. Press. 1992. P. 224–244.

## Genesis of Fishes from the Order Salmoniformes

V. N. Dolganov

*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

The genesis of members of the order Salmoniformes needs elucidation in order to identify the trend of morpho-ecological and genetic evolution of these fishes and also clarify the patterns of their biological diversification. Adherents of the marine genesis hypothesis consider Salmoniformes as marine fishes that have transferred their reproduction to fresh waters, while those advocating the freshwater origin hypothesis suggest these are freshwater fishes that have occupied feeding grounds in the marine environment. An analysis of literature data has shown the assumption about the transfer of feeding grounds to the marine environment by salmonids as untenable, whereas development of spawning in fresh waters by fish of marine genesis is a quite common and widespread phenomenon. According to results of fossil record examinations, the center of origin of salmoniform fishes is the northern Pacific Ocean, where their marine ancestor became anadromous no later than in the early Paleogene. Subsequently, after the opening of the Bering Strait at the Miocene–Pliocene boundary, anadromous salmoniforms migrated to the Polar Basin and North Atlantic where the secondary centers of speciation emerged.

*Keywords:* Salmoniformes, marine or freshwater genesis, fossil records, centers of origin, anadromy