

УДК 577.218:597.553.2:639.3

ЦЕНТР ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ БЛАГОРОДНЫХ ЛОСОСЕЙ *SALMO* (SALMONIDAE, ACTINOPTERIGII)

© 2020 г. В. С. Артамонова^{1,2}, С. А. Афанасьев³, Н. В. Бардуков^{1,2}, В. М. Голод⁴, С. В. Кокодий⁵,
А. В. Кулиш⁶, А. Н. Пашков⁷, С. Х. Пипоян⁸, С. И. Решетников⁹, А. А. Махров^{1,2,*}

Представлено академиком РАН Ю.Ю. Дгебуадзе

Поступило 19.03.2020 г.

После доработки 23.03.2020 г.

Принято к публикации 24.03.2020 г.

На основании исследования генетического разнообразия и путей расселения благородных лососей с использованием частичной нуклеотидной последовательности митохондриального гена *COI* сделан вывод о том, что самый древний вид рода *Salmo*, кумжа (*S. trutta*), возник в юго-восточной части современного Понто-Каспийского бассейна, где в настоящее время обитают представители подвида *S. trutta oxianus*. Расселяясь в западном направлении в период существования моря Паратетис (5–34 млн лет назад), представители рода проникли в палеоводоемы на территории современного Средиземноморского бассейна, где образовали целый ряд изолированных популяций, переживших высыхание Средиземного моря (5–6 млн лет назад). Расселение кумжи на север Европы происходило через Гибралтарский пролив; подвид кумжи *S. trutta trutta* является относительно молодой филогенетической линией вида. Самостоятельная линия кумжи, выделяемая в подвид *S. trutta labrax*, сформировалась, судя по всему, в бассейне современного Дуная, который был частью Паратетиса и иногда обособлялся в самостоятельный палеоводоем Паннониан (Pannonian Lake). Сильно дивергировавшая филогенетическая линия гаплотипов атлантического лосося (*S. salar*) ведет свое происхождение от гаплотипа кумжи, обитавшей в районе современного Гибралтарского пролива.

Ключевые слова: Молекулярная эволюция, филогеография, баркодинг, лососевые рыбы, кумжа, филогения

DOI: 10.31857/S2686738920040046

¹ ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

² Институт биофизики Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук”, Красноярск, Россия

³ Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, Украина

⁴ ФСГЦР филиал ФГБУ “Главрыбвод”, пос. Ропша Ленинградской области, Россия

⁵ Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина

⁶ Керченский государственный морской технологический университет, Керчь, Крым, Россия

⁷ Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (“АзНИИРХ”), отдел “Краснодарский”, Ростов-на-Дону, Россия

⁸ Армянский государственный педагогический университет им. Х. Абовяна, Ереван, Армения

⁹ ФГБОУ ВО “Кубанский государственный университет”, Краснодар, Россия

*e-mail: makhrov12@mail.ru

Проблема происхождения большой группы аркто-альпийских видов (животных и растений, распространенных как в Арктике, так и в горах более южных регионов) активно обсуждается в литературе (см. обзор [1]). Одной из таких групп являются представители рода *Salmo*.

Род *Salmo* включает кумжу, *Salmo trutta*, широко распространенную в Европе, на Кавказе, в Средней и Малой Азии, на севере Африки, а также атлантического лосося, *Salmo salar*, встречающегося в Европе и на северо-востоке Северной Америки. На территории Южного Кавказа, в оз. Севан, обитает эндемичный вид *Salmo ischchan*. Много эндемичных форм благородных лососей с неясным таксономическим статусом описано в бассейне Средиземного моря (см. обзоры [2, 3]).

Большинство ихтиологов полагают, что виды рода *Salmo* возникли на севере Европы. Принято считать, что в Понто-Каспийский бассейн и Средиземное море кумжа проникла в один из ледниковых периодов, где и дала начало ряду эндемичных форм (обзор [4]). Тем не менее, в настоящее время копяты данные, позволяющие считать Понто-Каспий центром происхождения благо-

Таблица 1. Гаплотипы благородных лососей, проанализированные в работе

Происхождение	Гаплотип	Число особей	№ в Genbank	Обозначения на рисунках	Обозначения гаплотипов
р. Навобод, басс. р. Аму-Дарья (Таджикистан)*	STOXI	4	MN982513	1	темно-зеленый (1)
р. Чу, басс. оз. Иссык-Куль (интродуцирована из басс. Аму-Дарья) (Киргизия)	STOXI	1	MN982512	1	темно-зеленый (1)
р. Хосров, басс. р. Аракс (Армения)	STOXI	2	MN982514	1	темно-зеленый (1)
Южный берег Каспийского моря (Иран)	STOXI	1	LC011387	1	темно-зеленый (1)
бассейн р. Зрманя (Zgmanja) (басс. Адриатического моря)	STOXI	1	KJ554583	1	темно-зеленый (1)
Бассейн оз. Охрид (Балканский п-ов) (Ohrid drainage)	STOXI	1	KJ554860	1	темно-зеленый (1)
Бассейн оз. Охрид	STOXI	1	KJ554887	1	темно-зеленый (1)
оз. Охрид	STOXI	1	KJ554643	1	темно-зеленый (1)
оз. Охрид	LETNIC	1	KJ554819	2	светло-зеленый (2)
р. Арпа (Армения)	STCAR	1	JX960944	3	светло-зеленый (3)
р. Кура (Азербайджан, рыбоводное хозяйство)	STKURA	4	MG951581	4	светло-зеленый (4)
р. Терек (ФСГЦР, Ролша)	STTER	3	MN982515	5	светло-зеленый (5)
оз. Севан (рыбоводное хозяйство, Армения)	ISHCH	4	MN982516	6	светло-зеленый (6)
оз. Севан (рыбоводное хозяйство, Армения)	ISHCH	3	MN982517	6	светло-зеленый (6)
Бассейн р. Цейхан (Сеуһан) (Турция)	STTURC	1	KC501170	7	светло-зеленый (7)
оз. Гарда (Garða) (Италия)	CARPIO	2	KJ554839; KJ554871	8	светло-зеленый (8)
р. Крка (Kрка) (Хорватия)	VISFIB	1	KJ554700	9	светло-зеленый (9)
приток Гарильяно р. Лири (Liri) (Италия)	VISFIB	2	KJ554810; KJ554847	9	светло-зеленый (9)
Бассейн Преспанского озера (Prespa drainage) (Греция)	PERFAR	3	KJ554574; KJ554665; KJ554736	10	светло-зеленый (10)
Бассейн Преспанского озера (Prespa drainage) (Греция)	PERIS	1	KJ554677	11	светло-зеленый (11)
Бассейн Арафос (Arafthos) (Греция)	PERFAR	1	KJ554623	10	светло-зеленый (10)
Бассейн Эвинос (Evinos) (Греция)	PERFAR	1	KJ554836	10	светло-зеленый (10)
Бассейн Курескополье (Kurreskorolje) (Босния и Герцеговина)	STLAB5	5	KJ554581; KJ554612; KJ554715; KJ554750; KJ554915	5	светло-оранжевый (5)
Бассейн Неретвы (Neretva)	STLAB5	1	KJ554751	5	светло-оранжевый (5)

Таблица 1. Продолжение

Происхождение	Гаплотип	Число особей	№ в Genbank	Обозначения на рисунках	Обозначения гаплотипов
Бассейн Аус (Aous) (Греция)	FAR2	1	KJ554666	7	светло-оранжевый (7)
Бассейн Ачелус (Achelous) (Греция)	FAR1	2	KJ554856; KJ554879	12	светло-зеленый (12)
Бассейн По (Po)	MARM	6	KJ554620; KJ554725; KJ554775; KJ554789; KJ554886; KJ554891	13	светло-зеленый (13)
Бассейн р. Цейхан (Sevhan) (Турция)	OPIMUS	4	KJ554684; KJ554814; KJ554928; KJ554955	14	светло-зеленый (14)
Бассейн р. Цейхан (Sevhan) (Турция)	CHILO	2	KJ554790; KJ554878	15	светло-зеленый (15)
Бассейн р. Сейхан (Sevhan) (Турция)	PLALAB	2	KJ554573; KJ554588	16	светло-зеленый (16)
Бассейн р. Сейхан (Sevhan) (Турция)	PLALAB	3	KJ554703; KJ554767; KJ554939	16	светло-зеленый (16)
Бассейн Лоурос (Louros) (Греция)	LOUMAC	6	KJ554555; KJ554610; KJ554614; KJ554729; KJ554770; KJ554840	17	светло-зеленый (17)
Бассейн Лоурос (Louros) (Греция)	LOUR	1	KJ554733	18	светло-зеленый (18)
Бассейн Вардар (Vardar) (Македония)	LOUMAC	1	KJ554575	17	светло-зеленый (17)
Бассейн Вардар (Vardar) (Македония)	MACED	1	KJ554567	19	светло-зеленый (19)
Бассейн Студеницы (Studencica) (Босния и Герцеговина)	OBVUS1	1	KJ554617	1	фиолетовый (1)
Бассейн Студеницы (Studencica) (Босния и Герцеговина)	OBVUS2	1	KJ554647	2	фиолетовый (2)
Бассейн оз. Охрид	OHRID	5	KJ554563; KJ554596; KJ554802; KJ554808; KJ554956	1	сиреневый (1)
Бассейн Ифни (Ifni) (Марокко)	PELAK	1	KJ554619	1	желтый (1)
Бассейн Оумербия (OumerRbia) (Марокко)	PELAK	7	KJ554561; KJ554569; KJ554624; KJ554761; KJ554776; KJ554828; KJ554909	1	желтый (1)
Бассейн Оумербия (OumerRbia) (Марокко)	PELL1	1	KJ554861	2	желтый (2)
Бассейн Оумербия (OumerRbia) (Марокко)	PELL2	1	KJ554921	3	желтый (3)
Марокко	STMACR	1	LT617632	4	желтый (4)
Бассейн Роны (Rhone) (Франция)	RHOD	2	KJ554570; KJ554885	8	светло-оранжевый (8)
оз. Топ в басс. р. Колор (Kolor) (басс. Черного моря)	STLAV1	2	MN982500	1	темно-оранжевый (1)
р. Пшадра (Pshada) (басс. Черного моря)	STLAV1	1	MN982501	1	темно-оранжевый (1)

Таблица 1. Окончание

Происхождение	Гаплотип	Число особей	№ в GenBank	Обозначения на рисунках	Обозначения гаплотипов
р. Псахо (Psaiko) (басс. Черного моря)	STLAB1	1	MN982502	1	темно-оранжевый (1)
р. Врбас (Vrbas) (бассейн Дуная)	STLAB1	1	MN982503	1	темно-оранжевый (1)
р. Псеуапсе (Pseuzanpe) (басс. Черного моря)	STLAB2	3	MN982504	2	светло-оранжевый (2)
р. Су-Ат (Su-At) (бассейн р. Салгир (Salhir), Крымский п-ов)	STLAB3	6	MN982505	3	светло-оранжевый (3)
р. Бурульча (Burul'cha) (приток р. Салгир, Крымский п-ов)	STLAB3	5	MN982506	3	светло-оранжевый (3)
р. Врбас (Vrbas) (бассейн Дуная)	STLAB3	2	MN982507	3	светло-оранжевый (3)
р. Мрамба (Mramba), басс. р. Колдор (басс. Черного моря)	STLAB4	1	MN982508	4	светло-оранжевый (4)
р. Су-Ат (Su-At) (бассейн р. Салгир (Salhir), Крымский п-ов)	STLAB4	1	MN982509	4	светло-оранжевый (4)
р. Врбас (Vrbas) (бассейн Дуная)	STLAB5	2	MN982510	5	светло-оранжевый (5)
р. Врбас (Vrbas) (бассейн Дуная)	STLAB6	4	MN982511	6	светло-оранжевый (6)
р. Мзымта (Mzymta) (басс. Черного моря)	STLAB2	1	MG951580	2	светло-оранжевый (2)
р. Мзымта (Mzymta) (басс. Черного моря)	STLAB1	2	MG951579	1	темно-оранжевый (1)
р. Дюрсо (Dyurso) (басс. Черного моря)	STLAB1	2	MG951578	1	темно-оранжевый (1)
р. Зиг, приток Рейна (Rhine) (Германия)	STRHE	1	KM287119	9	светло-оранжевый (9)
Бассейн Рейна (Rhine) (Германия)	STTRU	2	KJ554553; KJ554927	1	голубой (1)
р. Варзина (Varzina) (Кольский п-ов)	STTRU	1	MG951582.1	1	голубой (1)
р. Дроздовка (Drozdozovka) (Кольский п-ов)	STTRU	1	MG951583.1	1	голубой (1)
р. Сон-река (Son-Reka) (Белое море)	SSALI	1	MG951585	1	темно-синий (1)
р. Кереть (Keret) (Белое море)	SSALI	2	MG951584	1	темно-синий (1)
р. Траут (Trout Brook) (Новая Шотландия, Канада)	SSAL2	1	KX145469.1	2	темно-синий (2)
оз. Янго-то (Yangoto), на острове Вайгач	SALV1	1	MG951564.1	1	черный (1)
оз. Северное (Severnoe) (Новая Земля, Южный остров)	SALV2	1	MG951562.1	2	черный (2)
оз. Святое (Svyatoe) (Новая Земля, Южный остров)	SALV3	1	MG951563.1	3	черный (3)

*Полужирным шрифтом выделены номера последовательностей, депонированных в GenBank в процессе выполнения данной работы.

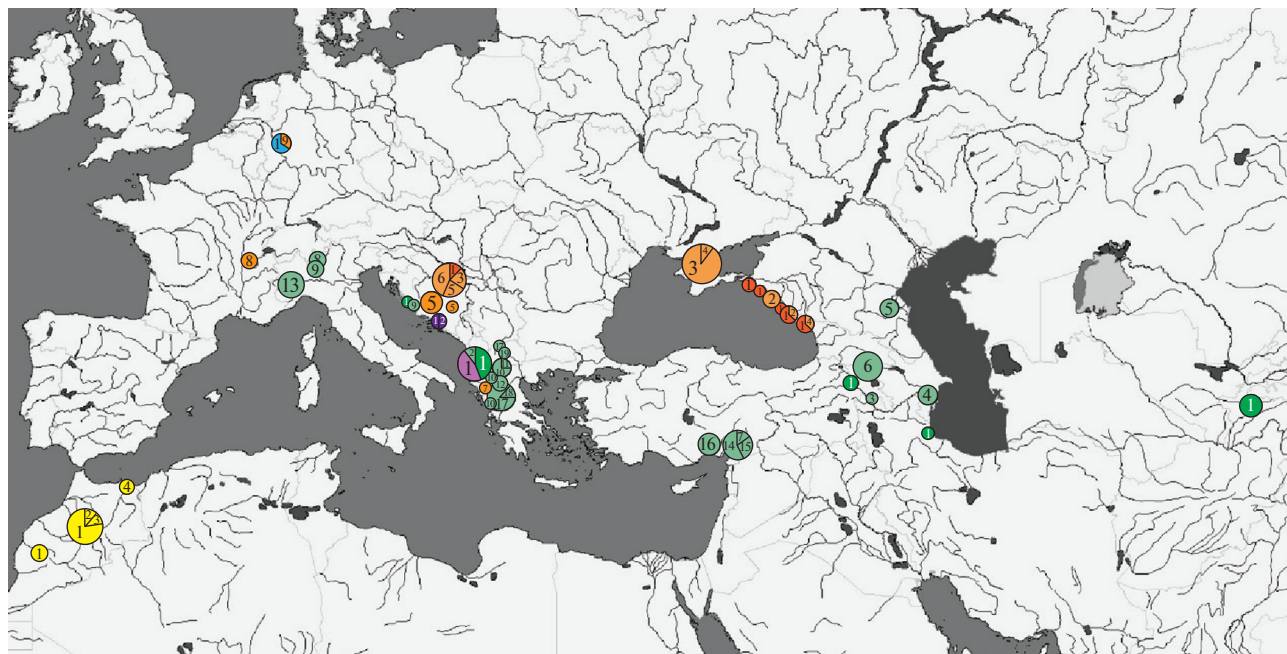


Рис. 2. Распространение гаплотипов COI в популяциях благородных лососей. Обозначения приведены в табл. 1.

конце эоцена — начале олигоцена (около 34 млн лет назад) и занимал значительную часть современной южной Европы и Средней Азии. В период возникновения он имел связь как с древним океаном Тетис, так и с морским водоемом на месте современного Северного Ледовитого океана (через Тургайский пролив). Через Тетис, как это предполагалось ранее Е.А. Дорофеевой [2], или через Тургайский пролив в Паратетис и проникли предки современных *Salmo*. Судя по результатам нашего предыдущего исследования [8], они были сходны с современными арктическими гольцами рода *Salvelinus*.

О длительном обитании предков *Salmo* в Паратетисе со значительной долей вероятности свидетельствует находка ископаемой пресноводной жемчужницы *Margaritifera martinsoni* (датируемой ранним—средним олигоценом) на северном побережье Аральского моря в середине XX в. [10]. Эта жемчужница считается предком современной *M. margaritifera*, личинки которой паразитируют исключительно на представителях лососевых [11].

Вероятно, первоначально нерестилища благородных лососей располагались в горных реках, и численность популяций была невысокой. Рост численности *Salmo* и вселение носителей гаплотипа STOXI в средиземноморский бассейн произошло, судя по всему, в период похолодания климата, около 15 млн лет назад.

В этот период существовал пролив Аракс (Araks strait), соединявший современные Каспийский и Средиземноморский бассейны; он располагался на территории современной Малой Азии

[9]. Гаплотип STOXI сохранился у представителей рода *Salmo*, которых относят к видам *S. letnica* и *S. aphelios*, описанным в бассейне древнего Охридского озера. Этот же гаплотип найден у рыб из р. Зрманя (*Zrmanja*), впадающей в Адриатическое море (*S. zrmanjaensis*).

При этом как в Охридском озере, так и в других частях бассейна Средиземного моря, от гаплотипа STOXI независимо произошел целый ряд других гаплотипов, отличающихся от исходного, как правило, на одну-две синонимичные нуклеотидные замены.

Интересно, что изучение распространения гаплотипов *Salmo* по ареалу позволяет проследить пути расселения *S. trutta* из Средиземного моря на запад и на север Европы через Гибралтарский пролив вдоль побережья Атлантического океана, вплоть до Балтийского и Белого морей, где обитает значительно дивергировавшая линия этого вида — подвид *S. trutta trutta*. При этом у кумжи из Марокко встречаются гаплотипы, промежуточные между гаплотипом STOXI и гаплотипом, характерным для *S. trutta trutta*, причем гаплотипы марокканской кумжи связаны как с тем, так и с другим цепочкой последовательных одноклеточных замен.

Изучение распространения гаплотипов представителей рода *Salmo* по ареалу хорошо маркирует процессы дифференциации, которые происходили в районе современного Гибралтарского пролива. Судя по всему, именно кумжа из Марокко (иногда ее считают отдельным видом *S. pellegrini*, а некоторые исследователи дополнительно выде-

ляют в этом районе виды *S. macrostigma* и *S. akairos*) наиболее близка к общему предку не только северной кумжи, но и атлантического лосося, а также двух эндемичных видов *Salmo*. Один из этих двух видов, *S. ohridanus*, обитает ныне только в древнем Охридском озере на Балканском полуострове, а другой — *S. obtusirostris* — встречается только в реках Адриатики. Характерно, что именно эти два вида, имеющие общее происхождение, но сильно дивергировавшие как друг от друга, так и от других представителей *Salmo*, ранее выделяли в отдельный род *Salmothymus*, или выделяли каждый из видов в отдельные роды, рассматривая их как *Salmothymus obtusirostris* и *Acantholingua ohridana* [2]. Известный систематик Риган на основании морфологических признаков считал *S. obtusirostris* подвидом атлантического лосося, *Salmo salar obtusirostris* [12].

Неожиданным оказалось то, что гаплотипы кумжи, относящейся к черноморскому подвиду *S. trutta labrax*, образуют самостоятельную эволюционную ветвь, причем по ареалу они распределены достаточно хаотично (рис. 2). Это принципиально отличает кумжу черноморского бассейна от представителей рода *Salmo* из бассейна Средиземного моря, отдельные гаплотипы которых хотя и образуют единый слабо дифференцированный кластер, но при этом распространены строго локально, и перемешивания между ними обычно не наблюдается.

Несмотря на то, что Черное море геологически совсем недавно (11 тысяч лет назад) потеряло пресноводную связь с Каспийским, гаплотипы, характерные для кумжи бассейна Каспия, в северной части черноморского бассейна не обнаружены (и наоборот). Это говорит о том, что поступление вод Каспийского моря в Чёрное через пролив Маныч, последний раз происходившее 11 тысяч лет назад [13], не повлияло на распространение лососевых в пределах этих двух водных систем.

Тщательное изучение палеогеографических реконструкций показывает, что наблюдаемое хаотичное распределение гаплотипов, относящихся к самостоятельной значительно дивергировавшей ветви, возможно лишь в случае, если эта ветвь гаплотипов сформировалась в районе современного бассейна Дуная, который был частью Паратетиса и иногда обособлялся в самостоятельный палеоводоем Паннониан (Pannonian lake) [9]. Судя по всему, носители этих гаплотипов проникли в черноморский бассейн относительно недавно, с чем и связано хаотичное распределение гаплотипов в этой части ареала *Salmo*.

Такой сценарий тем более вероятен, что в изученной нами выборке кумжи из бассейна Дуная встречаются почти все гаплотипы, характерные для северной части черноморского бассейна. Ду-

найские гаплотипы присутствуют также в бассейне р. Неретва (STLAB5), а другие гаплотипы, относящиеся к данной ветви (но не найденные в бассейне Дуная и других черноморских рек) — в бассейне Роны (RHOD), на западе Балканского полуострова (FAR2) и даже в бассейне Рейна (STRHE) (где они смешались с гаплотипами *S. trutta trutta*, поскольку в настоящее время Рейн впадает в Северное море). Это объясняется тем, что длительные периоды времени бассейна оз. Паннониан был значительно больше современного бассейна Дуная, иногда соединялся с водоемом на месте современного Северного моря и частично перекрывал современные бассейны Роны, Рейна, Неретвы, и, видимо, некоторых других рек и озер Балканского полуострова [9].

Таким образом, наши данные очень хорошо согласуются с палеогеографическими реконструкциями и полностью подтверждают гипотезу южного, а точнее, горного происхождения кумжи и рода *Salmo* в целом. При этом следует особо отметить, что в центре происхождения рода сохраняются древние гаплотипы гена *COI*, а при вселении кумжи на север Европы в этом гене произошло четыре нуклеотидных замены. Более того, очень быстрая эволюция этого гена происходила при образовании атлантического лосося (на севере Европы или в Северной Америке).

Случаи ускорения молекулярной эволюции при освоении новых местообитаний отмечены и у других организмов, в частности, у прудовиков (*Radix*) Исландии [14].

Из-за ограниченного объема настоящей работы мы не можем подробно останавливаться на проблеме таксономического статуса эндемичных форм кумжи бассейнов Понто-Каспия и Средиземного моря, многие из которых некоторые систематики рассматривают как самостоятельные виды (см. табл. 1). В то же время, независимо от того, какой именно таксономический статус имеют эндемичные формы рода *Salmo*, они часто имеют уникальный генофонд, и многие являются носителями уникальных гаплотипов. Это следует учитывать, в частности, при искусственном воспроизводстве, избегать переселения рыб из одного водоема в другой, где представители этого рода уже обитают.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за помощь в работе и предоставленный материал Л.В. Акопяну, З.В. Ачояну, Е.Г. Берестовскому, И.Н. Болотову, В.В. Галкину, В.Н. Галкину, Д.П. Карабанову, А.Г. Малхасяну, А.М. Маркосяну, С.А. Смольникову, В.М. Спицыну.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Выполнение работы поддержано грантом Российского Научного Фонда (№ 16-14-10001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Makhrov A.A., Bolotov I.N., Artamonova V.S., Borovikova E.A. // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 11. С. 291–303.
2. Дорофеева Е.А. 1999. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения. Дисс. д-ра биол. наук в виде научного доклада. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 55 с.
3. Lobón-Cerviá J., Esteve M., Berrebi P., Duchi A., Lorenzoni M., Young K.A. // Trout and Char of the World. Kershner J.L., Williams J.E., Gresswell R.E., Lobon-Cerviá J., eds. Bethesda, MD: American Fisheries Society. 2019. P. 379–410.
4. Кудерский Л.А. // Известия ГосНИОРХ. 1974. Т. 97. С. 187–216.
5. Махров А.А., Болотов И.Н. // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 1. С. 43–51. (Makhrov A.A., Bolotov I.N. // Biology Bulletin. 2019. V. 46. P. 38–46.)
6. Осинев А.Г., Берначе Л. // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 6. С. 762–786.
7. Geiger M.F., Herder F., Monaghan M.T. et al. // Mol. Ecol. Resour. 2014. V. 14. P. 1210–1221.
8. Артамонова В.С., Колмакова О.В., Кириллова Е.А., Махров А.А. // Сибирский экологический журнал. 2018. № 3. С. 293–310. (Artamonova V.S., Kolmakova O.V., Kirillova E.A., Makhrov A.A. // Contemporary Problems of Ecology. 2018. V. 11. P. 271–285.)
9. Rögl F. // Geologica Carpathica. 1999. V. 50. P. 339–349.
10. Мадерни У.Н. Моллюски континентального кайнозоя Тургайского прогиба и смежных регионов. Л.: Недра, 1990. 192 с.
11. Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bespalaya Yu.V. et al. // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. V. 103. P. 104–121.
12. Regan C.T. // Salmon and Trout magazine. 1920. V. 22. P. 25–35.
13. Svitoch A.A. // Quaternary International. 2013. V. 302. P. 101–109.
14. Bolotov I.N., Aksenova O.V., Bespalaya Y.V. et al. // Hydrobiologia. 2017. V. 787. P. 73–98.

THE CENTER OF ORIGIN AND COLONIZATION ROUTES OF NOBLE SALMONS OF THE GENUS *SALMO* (SALMONIDAE, ACTINOPTERIGII)

V. S. Artamonova^{a,b}, S. O. Afanasyev^c, N. V. Bardukov^{a,b}, V. M. Golod^d, S. V. Kokodiy^e, A. V. Koulish^f, A. N. Pashkov^g, S. K. Pipoyan^h, S. I. Reshetnikovⁱ, and A. A. Makhrov^{a,b,#}

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

^b Institute of Biophysics of Siberian Branch of Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center” of Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, Russian Federation

^c Institute of Hydrobiology, The National Academy of Sciences of Ukraine Kyiv, Ukraine

^d Federal Selection and Genetic Center of Fish Farming, Ropsha settlement, Leningrad Region, Russian Federation

^e Institute of Zoology by I.I. Schmalhausen National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

^f Kerch State Maritime Technological University, Kerch, Krym, Russian Federation

^g Azov-Black Sea branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKH”), Krasnodar, Russian Federation

^h Armenian State Pedagogical University after Khachatur Abovyan, Yerevan, Armenia

ⁱ Kuban State University, Krasnodar, Russian Federation

[#]e-mail: makhrov12@mail.ru

Presented by Academician of the RAS Yu.Yu. Dgebuadze

Genetic diversity and colonization routes of noble salmonids were studied using a partial nucleotide sequence of the mitochondrial *COI* gene. The brown trout *S. trutta*, which is the most ancient species of the genus, was concluded to originate from the modern southeastern Pontic-Caspian area, which is currently inhabited by members of the subspecies *S. trutta oxianus*. Migrating westward while the Paratethys was in existence (5–34 million years ago), species of the genus colonized ancient water bodies in the modern Mediterranean Basin and formed many isolated populations that survived desiccation of the Mediterranean Sea (5–6 million years ago). The Strait of Gibraltar mediated brown trout migrations to Northern Europe; the subspecies *S. trutta trutta* belongs to a relatively young phylogenetic lineage of the species. A separate brown trout lineage, currently classified as the subspecies *S. trutta labrax*, formed most likely in the area of the modern Danube Basin, which was a relatively separate part of the Paratethys and was sometimes isolated as the Pannonian Lake. A highly divergent phylogenetic lineage of Atlantic salmon haplotypes originates from a haplotype of the brown trout that inhabited the area of the modern Strait of Gibraltar.

Keywords: molecular evolution, phylogeography, barcoding, salmonids, brown trout, phylogeny