

МАТЕРИАЛЫ  
КОНФЕРЕНЦИИ

УДК 575.2:597.552.51

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ ВЫСОКОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ  
ПЛАСТИЧНОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТАКСОНА,  
ОБИТАЮЩИХ В ЦЕНТРЕ ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ  
(НА ПРИМЕРЕ БЛАГОРОДНЫХ ЛОСОСЕЙ *Salmo*)

© 2019 г. А. А. Махров\*, @, И. Н. Болотов\*\*, \*\*\*

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Россия, 119071 Москва, Ленинский просп., 33

\*\*Северный Арктический федеральный университет,  
Россия, 163002 Архангельск, наб. Северной Двины, 17

\*\*\*Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики  
им. Н.П. Лаверова РАН, Россия, 163000 Архангельск, наб. Северной Двины, 23

@E-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2018 г.

После доработки 31.07.2018 г.

Принята к публикации 31.07.2018 г.

Установлено, что центр происхождения рода *Salmo* согласно молекулярно-генетическим данным находится в Понто-Каспийском бассейне, а в соответствии с критериями, предложенными Н.И. Вавиловым, – в районе современного Кавказа. Отмечено, что в этом регионе благородные лососи занимают разнообразные экологические ниши и имеют высокое морфоэкологическое разнообразие, поддерживаемое в значительной мере за счет фенотипической пластичности; в других частях ареала фенотипическое разнообразие *Salmo* снижается в результате генетической ассимиляции и иммобилизации. Предположено, что причина этого заключается в том, что центр происхождения совпадает с экологическим оптимумом группы, и в этом регионе давление отбора на нее минимально. Показано, что вне центра происхождения движущий и стабилизирующий отбор усиливается и снижает морфоэкологическое разнообразие группы.

DOI: 10.1134/S0002332919010053

Факт высокого морфологического разнообразия примитивных форм был описан в 1926 г. (Вавилов, 1926). Автор этого открытия использовал его для выявления центров происхождения культурных растений. Однако причины этого явления до сих пор не до конца понятны.

Н.И. Вавилов считал, что возникновение вида связано со специфическими (particular) условиями среды (Vavilov, 1951). Е.Н. Синская писала, что интенсивное видообразование происходит там, где имеется большое разнообразие экологических условий (что обычно для горных стран) (Синская, 1969). С.Г. Неручев высказал интересную гипотезу о связи центров происхождения с урановыми месторождениями (Неручев, 2009). Однако в работе Ю.В. Мамкаева было показано, что высокое морфологическое разнообразие более древних групп наблюдается и в пределах крупных филогенетических стволов (Мамкаев, 1968). Это явление получило название “архаическое многообразие” (Рожнов, 2006). Возникают вопросы: с какими экологическими факторами

можно связать эти проявления макроэволюции? Возможно ли это вообще? Другой важный вопрос: почему же морфологическое разнообразие снижается в ходе эволюции?

В 1968 г. было высказано предположение: “Наблюдающееся в ходе филогенеза относительное уменьшение морфологической пластичности связано с приобретением в процессе эволюции узкой приспособленности к среде и с факторами, обеспечивающими целостность организма” (Мамкаев, 1968, с. 53).

Наша рабочая гипотеза – представление о центре происхождения как об экологическом оптимуме вида, восходящее к работам Турессона (Turesson, 1932). Высокое морфологическое и экологическое разнообразие вида в центре его происхождения объясняется тем, что возникновение нового вида – процесс адаптации предкового вида к определенным условиям среды. Поэтому центр происхождения вида “автоматически” является его экологическим оптимумом, где он занимает разнообразные местообитания и образует разные фор-

мы. Наша модельная группа – благородные лососи *Salmo*.

Цель работы – поиск экологических причин высокой морфологической пластичности современных популяций, обитающих в центре происхождения таксона, и снижения морфологической пластичности за пределами центра происхождения.

#### ЦЕНТР ПРОИСХОЖДЕНИЯ РОДА *Salmo*

Этот род включает в себя кумжу *S. trutta*, которая широко распространена в Европе, на Кавказе, в Малой и Средней Азии, Северной Африке, а также атлантического лосося *S. salar*, нерестащегося во многих водных системах Западной и Северной Европы, а также северо-востока Северной Америки. К этой группе принадлежит и ряд эндемичных форм, часть которых выделяют в виды и подвиды; эти формы обитают в бассейне Средиземного моря, а ишхан *S. ischchan* – в оз. Севан, в Армении (Behnke, 1968; Дорофеева, 1998; Delling, 2003; Simonovic *et al.*, 2007; Georgiev, 2011).

Как отмечено ранее (Рухкян, 1989), согласно критериям, предложенным Н.И. Вавиловым (1926), центр происхождения благородных лососей находится в районе современного Кавказа. На Кавказе обитает множество эндемичных форм, в том числе подвиды и вид (упомянем только монографии: Каврайский, 1896, 1897; Барач, 1962; Рухкян, 1989; Савваитова и др., 1989; Саидов, Магомедов, 1989; Кулиев, 2005; Каимов, Гайрабеков, 2015).

Н.И. Вавилов считал, что именно в центре происхождения группы наиболее полно представлены гомологические ряды (Вавилов, 1926). На Кавказе почти полностью проявляются гомологические ряды благородных лососей (Максимов, 1976). В частности, здесь встречаются проходные, речные, озерные, озерно-речные и ручьевые формы этих рыб (Барач, 1962; Деметрашвили, 1965; Мурза, Христофоров, 1988; Савваитова и др., 1989; Кулиев, 2005; Махров и др., 2018; Павлов и др., 2018).

Имеются и прямые доказательства происхождения благородных лососей на Кавказе. В этом регионе найден древнейший известный ископаемый представитель рода *Salmo*, живший в позднем плиоцене – плейстоцене (Пипоян, 2012). Кроме того, в некоторых популяциях кумжи Кавказа и бассейна Аральского моря найден аллель гена, кодирующего белок эстеразу, *EST-2\*110* (Осинов, Берначе, 1996). Этот аллель отсутствует в других популяциях кумжи, но фиксирован у атлантического лосося (Osinov, Lebedev, 2000). В популяциях кумжи Кавказа также выявлены некоторые аллели генов, характерные для популяций кумжи севера Европы, хотя в этом случае нельзя исключить возможность появления этих

аллелей за счет миграции кумжи с севера (Осинов, Берначе, 1996).

Очень важные сведения о происхождении кумжи дает генеалогия аллелей гена, кодирующего белок трансферрин (*TF\**), приведенная в работе (Antunes *et al.*, 2002), авторы которой сделали вывод, что наиболее древние популяции кумжи населяют бассейны Черного, Каспийского и Аральского морей.

Предположение о возникновении благородных лососей в Понто-Каспии хорошо согласуется также с филогенией всего семейства лососевых, реконструируемой с помощью молекулярно-генетических данных (Артамонова и др., 2018). Согласно этим данным, наиболее близкие родственники *Salmo* (сестринская группа) – ленки *Brachymystax*, обитающие на севере Азии и в Центральной Азии. Видимо, предки благородных лососей, продвигаясь из Азии в Европу, попали в район современного Кавказа, где и сформировался род *Salmo*. Нельзя исключить, что *Salmo* возникли восточнее современного ареала этой группы, в районе Тибетского плато, но исчезли в этом регионе в результате процесса его поднятия (Mosbrugger *et al.*, 2018).

С Кавказа благородные лососи вселились в Средиземноморье, где они известны с плейстоцена. Далее они заселили Северную Европу. Интересно, что гаплотипы митохондриальной ДНК, характерные для современных популяций Западной Европы, 9–13 тыс. лет назад встречались в популяциях кумжи Средиземного моря (Splendiani *et al.*, 2016). Атлантический лосось произошел от кумжи или очень близкой к ней формы (Дорофеева, 1998; Артамонова и др., 2018).

#### СВЯЗЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОПУЛЯЦИЙ БЛАГОРОДНЫХ ЛОСОСЕЙ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ

“Ключевая” адаптация *Salmo*. Упомянутая выше реконструкция филогении лососевых (Артамонова и др., 2018) показывает, что род *Salmo* произошел от предка, близкого к современным арктическим гольцам *Salvelinus* – наиболее экологически и морфологически пластичному роду лососевых. Благородные лососи сохранили от предковой группы очень высокую пластичность. Однако в то время как арктические гольцы, как видно из их названия, обитают преимущественно в полярных регионах, благородные лососи адаптировались к более теплым местообитаниям. У *Salmo* выше, чем у *Salvelinus*, верхняя летальная температура (Rounsefell, 1958; Fletcher *et al.*, 1988; Elliott, Elliott, 2010; Penney *et al.*, 2014), предпочитаемая температура (Pettersson *et al.*, 1979; Larsson, 2005), а также максимальная температура, при

которой рыбы еще питаются (Grande, Andersen, 1991).

Адаптация к более теплomu климату позволила благородным лососям заселить недоступные другим лососевым местообитания в умеренной зоне, и прежде всего в центре происхождения этого рода, на Кавказе. При этом многие из доступных для благородных лососей водоемов Кавказа не смогли заселить другие виды рыб. Очень бедна ихтиофауна кавказских водоемов, где обитают эндемичные формы рода *Salmo*, — оз. Эйзенам (Фортунатова, 1933), Севан (Пипоян, 2012), Табацкури (Каврайский, 1896).

В отсутствие конкуренции благородные лососи заселили самые разнообразные водоемы Кавказа и в ходе адаптации к обитанию в них приобрели разнообразные экологические и морфологические признаки. При этом в максимально благоприятных для группы условиях центра происхождения выживают, видимо, и те формы, которые погибли бы в иных условиях. Был отмечен, например, «исключительно упадочный характер всего развития» форели оз. Эйзенам (Фортунатова, 1933, с. 89).

Рассмотрим влияние на морфологическое разнообразие благородных лососей трех наиболее важных факторов среды: места нереста, времени нереста и места нагула.

*Места нереста Salmo.* На Кавказе благородные лососи нерестятся в очень разных биотопах. Это пороги крупных рек, малые ручьи, разного размера озера (Деметрашвили, 1965; Мурза, Христофоров, 1988). Описаны форма кумжи, всю жизнь проводящей в ключевых водах, а также высокогорные и среднегорные популяции ручьевой формы кумжи (Эланидзе, 1983).

Различие в местах нереста может привести к возникновению значительных различий в морфологии уже в первом поколении. В частности, большую роль играет различие температурных режимов на разных нерестилищах. В ряде экспериментов показано, что изменение температурного режима в ходе раннего онтогенеза кумжи влияет на морфологические признаки, в частности на число позвонков (Täning, 1950). По некоторым морфологическим признакам различаются высокогорные и среднегорные популяции ручьевой формы кумжи (Эланидзе, 1983).

Другой весьма важный фактор — скорость течения на нерестилищах. Отмечена тенденция нереста более крупных самок кумжи на сильном течении (Jonsson, Jonsson, 2011). В основном русле р. Мзымты (Кавказское побережье Черного моря) нам не удалось обнаружить жилых самок кумжи (Махров и др., 2018), хотя в притоках р. Мзымты они встречаются в большом количестве (Мурза, Христофоров, 1988; Махров и др., 2018; Павлов и др., 2018). Видимо, мелкие жилые самки не могут нереститься на сильном течении.

Длина и скорость течения нерестовой реки влияют и на размеры проходных особей кумжи. Была установлена прямая связь массы производителей благородных лососей с удаленностью их нерестилищ от моря и их высотой (Халтурин, 1967). Позже этот факт был выявлен авторами ряда других работ (Fleming, 1996). Отмечена также прямая связь размера производителей кумжи и водности рек, где они обитают (Кузишин, 2010).

Были отмечены различия в морфологии атлантического лосося и кумжи из водных систем с разной гидрологией. Рыбы из региона с сильными дождями имели более длинную голову и грудные плавники, более низкое тело и большие глаза (longer heads, shallower bodies, larger eyes and larger pectoral fins), чем рыбы из более сухого региона (Drinan *et al.*, 2012).

Л.С. Берг в 1948 г. высказал предположение, что популяция крупной кавказской р. Куры принадлежит к виду *S. salar*, а популяции более мелких рек бассейна Каспия происходят от гибридизации *S. salar* и *S. trutta* (Берг, 1948). В настоящее время благодаря остеологическим и кариологическим (обзор: Дорофеева, 1998), а также молекулярно-генетическим (обзор: Осинев, Бернате, 1996) исследованиям показано, что все проходные благородные лососи бассейнов Черного и Каспийского морей относятся к виду *S. trutta*, никаких следов *S. salar* в регионе не обнаружено. Наличие на Кавказе популяций, экологически и морфологически сходных с *S. salar*, показывает насколько велика фенотипическая пластичность в центре происхождения благородных лососей.

*Время нереста благородных лососей.* Севанская форель — классический пример вида, представленного формами, нерестящимися в разные сезоны года (Савваитова и др., 1989). В бассейнах Черного, Каспийского и Средиземного морей кумжа отличается большим разнообразием по сезону нереста (Махров и др., 2011).

Как показано на примере черноморской кумжи, ведущий фактор, определяющий сезон нереста, — температурный режим (Махров и др., 2011). Время нереста, в свою очередь, влияет на морфологию рыб. В частности, выявлено различие числа лучей в анальном плавнике у черноморской кумжи, выращенной на рыбоводных заводах, где температурный режим различался (Махров и др., 2014).

*Места нагула рыб рода Salmo.* Условия среды в разных местах нагула благородных лососей — ручьях, реках, озерах и морях — различаются кардинально. Столь же сильно меняются и размеры рыб, освоивших разные местообитания. Так, масса проходных производителей кумжи р. Куры достигала 51 кг (Кавкарайский, 1897), а средняя масса карликовых самцов в этой же популяции — 10.4 г (Аскеров, 1964).

Изменение местообитания также значительно и быстро влияет на морфологию благородных лососей. Как показано на примере кумжи р. Терека (Каспийское море), морфология меняется уже при смолтификации, т.е. в ходе подготовки молоди к выходу на нагул в море (Тамарин, Черницкий, 1988).

Высокой морфологической пластичностью отличается эндемичный вид из оз. Севан, севанская форель. Исследования внешней морфологии севанской форели, образовавшей новую популяцию в оз. Иссык-Куль, показало высокую степень отличий от исходной популяции. Было предложено даже выделить популяцию из оз. Иссык-Куль в отдельный подвид (Лужин, 1956). Исследование остеологических признаков также выявило значительные различия севанской форели из оз. Иссык-Куль и исходной популяции (Nikolskaya, 2001; Дорофеева, 2008).

Исходно в оз. Иссык-Куль была вселена озеро-речная форма севанской форели (гегаркуни), но в бассейне притока оз. Иссык-Куль, р. Тон, она образовала жилую форму (Лужин, 1956). Образование экологических форм у кумжи также может происходить очень быстро. В 1905 г. на Кавказе, в бассейне Каспийского моря, в результате большого оползня образовалось оз. Дженех. В 1939 г. в этом озере уже нагуливалась кумжа (Демин, 1949).

Можно сделать вывод, что возникновение рода *Salmo* связано с освоением новой адаптивной зоны – водоемов Кавказа. При этом благородные лососи в значительной степени ушли от пресса конкуренции и получили возможность полностью проявить потенциал морфологической пластичности, образно говоря, полностью развернуть гомологический ряд. Однако, как отмечено ниже, вне “родного” ландшафта “ключевая адаптация” менее эффективна, конкуренция жестче, и поэтому морфологическое разнообразие таксона уменьшается.

#### УМЕНЬШЕНИЕ ЧИСЛА ДОСТУПНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ КАК ПРИЧИНА СНИЖЕНИЯ МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ *Salmo* ВНЕ ЦЕНТРА ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Поскольку мы проследили связь морфологических признаков с экологическими особенностями благородных лососей, можно предположить, что снижение морфологического разнообразия этой группы по мере удаления от Кавказа связано со снижением численности и даже полным исчезновением некоторых экологических форм. Эти формы не могут существовать вне экологического оптимума группы, который совпадает с центром ее происхождения. Ряд фактов подтвержда-

ет это предположение. В частности, в равнинных регионах практически не встречаются формы благородных лососей, нерестящиеся в озерах. Исключение – озера с бедной ихтиофауной, такие как Нижний Нерис в северо-западной части Карелии (Махров, Ильмаст, 1995). Видимо, другие виды рыб, особенно окунь *Perca fluviatilis*, интенсивно поедают икру и молодь благородных лососей, поэтому в озерах с богатой ихтиофауной озерные формы *Salmo* не могут существовать.

К северу от Кавказа нет летненерестующих форм кумжи. Нерест кумжи в Северной Европе происходит осенью, иногда зимой, описан нерест в марте в родниковых речках (Время..., 1893). Однако в более позднее время нерест не происходит, так как иначе мальки начнут питание слишком поздно и не смогут использовать для нагула короткий теплый период года.

В озерах Средиземноморья встречаются нерестующие в озерах, в том числе и летом, формы благородных лососей. Однако в бассейне Средиземного моря в настоящее время очень редко встречается проходная кумжа, она отмечена только на севере Адриатического моря (Snoj *et al.*, 2002). В ледниковое время эта форма в этом регионе была (Splendiani *et al.*, 2016) и исчезла из-за потепления. Следовательно, и здесь влияние среды обитания на морфоэкологическое разнообразие налицо.

В озерах Европы, где кумжа обитает совместно с арктическим голецом, кумжа нагуливается в литорали, а арктический голец – в пелагиали и на глубине (Larsson, 2005). При вселении в североевропейские водоемы американская паля *S. fontinalis* вытесняет кумжу из мелких ручьев (Korsu *et al.*, 2007), т.е. конкуренция с представителями рода *Salvelinus* ведет к исчезновению глубоководной и ручьевогой форм кумжи.

Таким образом, предположение о снижении морфологического и экологического разнообразия благородных лососей вне центра их происхождения вследствие экологических причин подтверждается. Но сказывается ли такое влияние среды обитания на генофонде популяций?

#### МЕХАНИЗМЫ СНИЖЕНИЯ МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ *Salmo* ВНЕ ЦЕНТРА ПРОИСХОЖДЕНИЯ: ГЕНЕТИЧЕСКАЯ АССИМИЛЯЦИЯ И ИММОБИЛИЗАЦИЯ

Интересно, что популяции кумжи Кавказа, несмотря на свою древность и высокое морфоэкологическое разнообразие, генетически дивергировали незначительно (Осинов, Берначе, 1996; Levin *et al.*, 2018; Ninua *et al.*, 2018). Значительно сильнее дивергировала, например, жилая форма кумжи из бассейна Черного моря в пределах Тур-

ции, рассматриваемая некоторыми авторами как эндемичный вид (Turán *et al.*, 2009).

В Европе описано несколько филогенетических линий кумжи. По крайней мере в некоторых случаях носители разных филогенетических линий имеют разные экологические предпочтения. В частности, показано, что популяции ферокса (*ferox*), крупной рыбоядной формы кумжи, обитающей в нескольких озерах Британских островов симпатрично с обычной формой кумжи, имеют общее происхождение, а не возникли независимо в каждом озере (Duguid *et al.*, 2006; McKeown *et al.*, 2010).

Генетический анализ показал, что проходная кумжа, которая встречается в настоящее время на севере Адриатического моря – это в основном потомки рыб, искусственно вселенных из более северных регионов, или гибриды местных рыб и рыб, вселенных с севера (Snoj *et al.*, 2002). Как отмечают авторы цитируемой работы, кумжа встречалась в этой части моря и в XIX в., до вселения кумжи из других регионов, т.е. способность к выходу в море у кумжи бассейна Средиземного моря на генетическом уровне не совсем потеряна, но, видимо, существенно ниже, чем у кумжи более северных регионов.

Имеются факты, свидетельствующие о том, что дифференциация атлантического лосося на проходную и жилую формы связана с отбором по некоторым генам, кодирующим белки (Артамона, 2007).

Видимо, вне центра происхождения отбор благоприятствует снижению фенотипической пластичности за счет распространения аллелей с узкой нормой реакции – это обеспечивает адаптацию к условиям обитания на генетическом уровне. Сужение нормы реакции в результате отбора известно как генетическая ассимиляция (Ehrenreich, Pfennig, 2016). Во избежание ошибочной трактовки данного явления важно отметить, что генетическая ассимиляция происходит за счет отбора уже существующих в популяциях аллелей. В линиях дрозофилы, прошедших сильный инбридинг и лишенных генетического разнообразия, это явление не возникает (Bateman, 1959).

Становится понятным, что, поскольку в популяциях вне центра происхождения интенсивно идет увеличение частот аллелей ряда генов, генетическое разнообразие группы вне центра происхождения может быть существенно большим, чем в центре происхождения (даже если сравнивать регионы сопоставимой площади).

Это не противоречит представлениям Н.И. Вавилова, поскольку он фактически имел дело не с генотипами, а с фенотипами. В частности, открытые им гомологические ряды – это ряды фенотипов, а не генотипов (Медников, 1987). Поэтому представление Н.И. Вавилова о высоком разнообразии в центрах происхождения верно, но с

оговоркой, что речь идет о разнообразии фенотипов. Морфоэкологическое разнообразие в центре происхождения в значительной степени объясняется фенотипической пластичностью.

Выше упоминались только адаптивные процессы снижения морфоэкологического разнообразия. Однако атлантический лосось как вид характеризуется пониженной пластичностью, в частности он существенно реже, чем кумжа, образует озерно-речные и очень редко – речные формы (Махров и др., 2013). Эта особенность атлантического лосося, видимо, следствие крупной перестройки генома и представляет собой неадаптивное явление – иммобилизацию (Makhrov, 2017).

Видообразование за счет иммобилизации может быть достаточно обычным явлением в ходе расселения представителей группы из центра происхождения. Это может объяснить факт меньшего видового разнообразия некоторых групп в регионе происхождения, чем в регионах последующего расселения (Решетников, 1980).

#### ВЫСОКАЯ ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ И МАКСИМАЛЬНОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В ЦЕНТРЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ГРУППЫ

Впервые представление о высокой морфологической пластичности в центре образования группы сформулировал на примере нескольких родов растений В.И. Талиев (Талиев, 1915). Этот автор также первым пришел к выводу, что сужение пластичности вида вне центра его образования – следствие действия внешней среды (хотя и не дал подробного объяснения механизма этой связи).

Другой пример высокого экологического и морфологического разнообразия в центре происхождения группы – пресноводные жемчужницы (*Margaritiferidae*). Они широко распространены в умеренных широтах северного полушария, однако согласно палеонтологическим данным центр происхождения этой группы – Юго-Восточный Китай (Lopes-Lima *et al.*, 2018).

Молекулярно-генетические данные (Bolotov *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2018; Lopes-Lima *et al.*, 2018) показывают, что вблизи центра происхождения в настоящее время обитают жемчужницы рода *Gibbosula*, отличающиеся высоким экологическим и морфологическим разнообразием (Bolotov *et al.*, 2014; Huang *et al.*, 2018; Lopes-Lima *et al.*, 2018). В то же время наши и опубликованные ранее данные показывают, что морфоэкологическое разнообразие видов жемчужниц, обитающих вдали от центра происхождения группы, как правило, сводится к размерной изменчивости (Клишко, 2014; Bolotov *et al.*, 2018). Эти виды, кроме того,

занимают узкие экологические ниши и, видимо, могут служить примером иммобилизации (Махров и др., 2016).

Каковы же причины высокой фенотипической пластичности в центре происхождения группы? Как мы постарались показать на примере благородных лососей, процесс возникновения таксона — это процесс приобретения набора адаптаций (или появления важной, “ключевой” адаптации) к определенной среде обитания. Поэтому ландшафт, где возник таксон — наиболее благоприятное место для его жизни, его экологический оптимум. В ходе возникновения новой группы формируются новые генные сети (генетические системы онтогенетических адаптаций), т.е. появляется способность адаптироваться к условиям среды в центре происхождения за счет фенотипической пластичности (Артамонова, Махров, 2008). Именно поэтому в центре происхождения группы давление отбора на нее минимально — генотипы обитающих в этом месте популяций адекватны условиям обитания, адаптация здесь идет за счет изменения экспрессии генов, т.е. фенотипической пластичности.

Отметим также, что из-за снижения пресса отбора в центре происхождения таксона максимально полно проявляются гомологические ряды, т.е. действие генных сетей, возникших на более ранних этапах эволюции (Суслов, Колчанов, 2009). В более жестких условиях среды изменчивость ограничена стабилизирующим отбором и гомологические ряды менее выражены.

Некоторые исследователи считали существование гомологических рядов аргументом против признания естественного отбора главным фактором эволюции (Берг, 1922; Попов, 2008; Фридман, 2016 и др.). Действительно, гомологический ряд проявляется в условиях резкого ослабления отбора — в центре происхождения таксона. Однако еще раз отметим, что, когда представители таксона выходят из центра происхождения, отбор сильно “прореживает” гомологический ряд. Это происходит и в том случае, когда исчезает ландшафт, в котором формировался таксон, или в центре происхождения вселяются конкуренты.

Таким образом, происхождение того или иного таксона в определенном месте не случайно. Каждый таксон возникает в результате адаптации к определенному ландшафту, в свободной экологической нише. В этой нише он в значительной степени уходит от пресса конкуренции и получает возможность полностью проявить потенциал морфологического разнообразия.

По мере расселения группы из ее “родного” ландшафта (или исчезновения этого ландшафта, или вселения в него конкурентов) и абиотические, и биотические условия обитания этой группы ухудшаются, ряд форм исчезает под влиянием отбора. Сни-

жается фенотипическая пластичность, адаптация происходит в основном за счет генетической ассимиляции. Кроме того, идет потеря разнообразия в результате иммобилизации.

Авторы признательны В.С. Артамоновой и В.В. Сулову за обсуждение затрагиваемых в работе вопросов.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Арктика — научные основы новых технологий освоения, сохранения и развития” (проект И.Н. Болотова), программы “Рациональное использование биологических ресурсов России: фундаментальные основы управления”, программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” и гранта РФФИ ГФЕН\_a № 17-54-53085.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артамонова В.С.* Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.). I. Признаки кариотипа и аллозимы // Генетика. 2007. Т. 43. № 3. С. 293–307.
- Артамонова В.С., Махров А.А.* Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007, Москва. М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 381–403.
- Артамонова В.С., Колмакова О.В., Кириллова Е.А., Махров А.А.* Филогения лососевидных рыб (Salmonoidei) по данным анализа митохондриального гена COI (баркодинг) // Сиб. экол. журн. 2018. № 3. С. 293–310.
- Аскеров Т.А.* Опыт инкубации икры куриного лосося, полученной от меченых производителей при оплодотворении спермой от карликовых самцов // Рыб. хоз-во. 1964. № 4. С. 25–27.
- Барач Г.П.* Черноморская кумжа (лосось—форель). Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 1962. 112 с.
- Берг Л.С.* Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Гос. изд-во, 1922. 306 с.
- Берг Л.С.* О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти академика Сергея Алексеевича Зернова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 159–172.
- Вавилов Н.И.* Центры происхождения культурных растений. Л.: Всесоюз. ин-т прикл. ботаники и новых культур, Гос. ин-т опытной агрономии, 1926. 248 с.
- Время нереста форели // Вестн. рыбопром-сти. 1893. № 5–6. С. 233.
- Деметрашвили М.Г.* Некоторые биологические основы рациональной добычи форели на озере Рипа // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 3. С. 548–552.
- Демин Д.З.* Высокогорное форелевое озеро Джанех // Тр. Дагест. сельхоз. ин-та. 1949. Т. 4. Вып. 1. С. 153–157.

- Дорофеева Е.А. Систематика и история расселения европейской лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 4. С. 437–447.
- Дорофеева Е.А. Морфологические особенности озерных форм лососевых рыб родов *Salmo* и *Oncorhynchus* (Pisces: Salmonidae) // Тр. ЗИН РАН. 2008. Т. 312. № 1/2. С. 114–126.
- Каврайский Ф.Ф. Лососевые (Salmonidae) Кавказа и Закавказья. Вып. 1. Тифлис: Типография канцелярии Главногоначальствующего гражданской частью на Кавказе, 1896. 88 с.
- Каврайский Ф.Ф. Лососевые (Salmonidae) Кавказа и Закавказья. Вып. 2. Тифлис: Типография канцелярии Главногоначальствующего гражданской частью на Кавказе, 1897. 79 с.
- Каимов М.Г., Гайрабеков Р.Х. Экология ручьевого (*Salmo trutta ciscaucasicus morpha fario*. Dorofeeva, 1967) и эйзенамской (*Salmo trutta ezenami*. Berg, 1948) форелей в водоемах Чеченской Республики. Грозный: Изд-во Чеченск. гос. ун-та, 2015. 132 с.
- Клишко О.К. Жемчужницы рода *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae) – разноразмерные группы вида *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 5. С. 481–491.
- Кузицин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae): Дис. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. М.: МГУ, 2010. 49 с.
- Кулиев З.М. Форели (*Salmo fario* Linne) Азербайджана (морфометрия, экология и охрана). Баку: Гюнеш, 2005. 112 с.
- Лужин Б.П. Иссыккульская форель гегаркунни (*Salmo ischchan issykogegarkuni* Lushin). Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1956. 136 с.
- Максимов В.А. Параллельная изменчивость у видов лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5. С. 765–772.
- Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29. № 1. С. 48–56.
- Махров А.А., Ильмаст Н.В. Ихтиофауна озера Нижний Нерис в национальном парке “Паанаярви” // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера. Тез. докл. междунар. конф. 19–23 ноября 1995 г. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1995. С. 54–56.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Артамонова В.С. Экологические причины и следствия возникновения таксонов с пониженным адаптивным потенциалом (на примере пресноводных жемчужниц, *Margaritifera*) // Тр. КарНЦ РАН. 2016. № 12. С. 68–82.
- Махров А.А., Решетников С.И., Ганченко М.В., Пашков А.Н., Артамонова В.С. Влияние факторов среды на морфологические признаки черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа – 2: Матер. междунар. научн. конф. 23–26 сентября 2014 г., Ереван. Ереван: Спика, 2014. С. 227–229.
- Махров А.А., Артамонова В.С., Мурза И.Г., Пашков А.Н., Пономарева М.В., Решетников С.И., Христофоров О.Л. Экологические формы черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) реки Мзымты как проявление пластичности онтогенеза // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 2. С. 133–144.
- Махров А.А., Артамонова В.С., Сумароков В.С., Пашков А.Н., Решетников С.И., Ганченко М.В., Кулян С.А. Изменчивость сроков нереста у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pallas в искусственных и естественных условиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 2. С. 178–186.
- Махров А.А., Пономарева М.В., Хаймина О.В., Гиленн В.Е., Ефимова О.В., Нечаева Т.А., Василенкова Т.И. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 6. С. 423–433.
- Медников Б.М. Научное наследие Н.И. Вавилова и общие проблемы биологии // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 4. С. 435–443.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Некоторые проблемы воспроизводства черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. реки Мзымты и закономерности ее полового созревания // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 276. С. 147–159.
- Неручев С.Г. Проблема приуроченности генетических центров возникновения разнообразия растений в биосфере к естественным источникам повышенной радиоактивности // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 65–71.
- Осинов А.Г., Берначе Л. “Атлантическая” и “дунайская” филогенетические группы кумжи *Salmo trutta* complex: генетическая дивергенция, эволюция, охрана // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 6. С. 762–786.
- Павлов Д.С., Веселов А.Е., Костин В.В., Ефремов Д.А., Ручьев М.А., Туниев С.Б. Современные условия воспроизводства черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* в реке Мзымта // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58. № 1. С. 87–97.
- Пипоян С. Ихтиофауна Армении. Этапы формирования и современное состояние. Saarbrücken: Palmarium Acad. Publ., 2012. 538 с.
- Попов И.Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб.; М.: КМК, 2008. 223 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Рожнов С.В. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: КМК, 2006. С. 134–146.
- Рухьян Р.Г. Кариология и происхождение форелей Закавказья. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1989. 166 с.
- Савваитова К.А., Дорофеева Е.А., Маркарян В.Г., Смолей А.И. Форели озера Севан. Л.: ЗИН АН СССР, 1989. 180 с.
- Саидов Ю.С., Магомедов Г.М. Сравнительно-морфологические основы систематики форелей и каспийского лосося. М.: Наука, 1989. 108 с.
- Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры. Л.: Колос, 1969. 480 с.

- Суслов В.В., Колчанов Н.А. Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические системы // Вестн. Вавиловского об-ва генетиков и селекционеров. 2009. Т. 13. № 2. С. 410–439.
- Талиев В.И. Опыт исследования процесса видообразования в живой природе. Ч. 1. Харьков: Типография М.Х. Сергеева, 1915. 278 с.
- Тамарин А.Е., Черницкий А.Г. Изменения морфометрических показателей при смолтификации кумжи. Апатиты: ММБИ, 1988. 6 с.
- Фортунатова К.Р. Форели оз. Эйзенам // Тр. Севан. озерной станции. 1933. Т. 3. Вып. 2. С. 73–91.
- Фридман В.С. Возможности возрождения номогенеза. 1. Прологомены // Люблишевские чтения-2016. Современные проблемы эволюции и экологии. Сб. матер. междунар. конф. Ульяновск, 5–7 апреля 2016 г. Ульяновск: УЛГПУ, 2016. С. 132–146.
- Халтурин Д.К. Величина углового перемещения в характеристике анадромной миграции лососей рода *Salmo* // Докл. АН СССР. 1967. Т. 177. № 6. С. 1462–1464.
- Эландзе Р.Ф. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1983. 320 с.
- Antunes A., Templeton A.R., Guyomard R., Alexandrino P. The role of nuclear genes in intraspecific evolutionary inference: genealogy of the transferrin gene in the brown trout // Mol. Biol. Evol. 2002. V. 19. P. 1272–1287.
- Bateman K.G. The genetic assimilation of four venation phenocopies // J. Genet. 1959. V. 56. P. 443–474.
- Behnke R.J. A new subgenus and species of trout, *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalis*, from southcentral Turkey, with comments on the classification of the subfamily Salmonidae // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 1968. Bd 66. P. 1–15.
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bepalaya Yu.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoidea) // Mol. Phyl. Evol. 2016. V. 103. P. 104–121.
- Bolotov I., Vikhrev I., Bepalaya Ju., Artamonova V., Gofarov M., Kolosova Ju., Kondakov A., Makhrov A., Frolov A., Tumpesuwana S., Lyubas A., Romanis T., Titova K. Ecology and conservation of endangered Indochinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos // Tropical Conserv. Sci. 2014. V. 7. P. 706–719.
- Bolotov I.N., Makhrov A.A., Gofarov M.Yu., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Bepalaya Yu.V., Kabakov M.B., Kolosova Yu.S., Kondakov A.V., Ofenböck T., Ostrovsky A.N., Popov I.Yu., von Proschwitz T., Rudzite M., Rudzitis M., Sokolova S.E., Valovirta I., Vikhrev I.V., Vinarski M.V., Zotin A.A. Climate warming as a possible trigger of keystone mussel population decline in oligotrophic rivers at the continental scale // Sci. Rep. 2018. V. 8. P. 35.
- Delling B. Species diversity and phylogeny of *Salmo* with emphasis on southern trouts (Teleostei, Salmonidae). Doct. diss. Stockholm: Dep. Zool., Stockholm Univ., 2003. 25 p.
- Drinan T.J., McGinnity P., Coughlan J.P., Cross T.F., Harrison S.S.C. Morphological variability of Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta* in different river environments // Ecol. Freshwater Fish. 2012. V. 21. P. 420–432.
- Duguid R.A., Ferguson A., Prodöhl P. Reproductive isolation and genetic differentiation of ferox trout from sympatric brown trout in Loch Awe and Loch Laggan, Scotland // J. Fish Biol. 2006. V. 69 (Suppl. A). P. 89–114.
- Ehrenreich I.M., Pfennig D.W. Genetic assimilation: a review of its potential proximate causes and evolutionary consequences // Ann. Bot. 2016. V. 117. P. 769–779.
- Elliott J.M., Elliott J.A. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change // J. Fish Biol. 2010. V. 77. P. 1793–1817.
- Fleming I.A. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution // Rev. Fish Biol. Fish. 1996. V. 6. P. 379–416.
- Fletcher G.L., Kao M.H., Dempson J.B. Lethal freezing temperatures of arctic char and other salmonids in the presence of ice // Aquaculture. 1988. V. 71. P. 369–378.
- Georgiev S. Study of *Salmo* genus (Pisces, Salmonidae) on the Balkan peninsula // Ribarstvo. 2011. V. 69. P. 11–20.
- Grande M., Andersen S. Critical thermal maxima for young salmonids // J. Freshwater Ecol. 1991. V. 6. P. 275–279.
- Huang X.-C., Wu R.-W., An C.-T., Xie G.-L., Su J.-H., Ouyang S., Zhou C.-H., Wu X.P. Reclassification of *Lamprotula rochechouartii* as *Margaritifera rochechouartii* comb. nov. (Bivalvia: Margaritiferidae) revealed by time-calibrated multi-locus phylogenetic analyses and mitochondrial phylogenomics of Unionoidea // Mol. Phyl. Evol. 2018. V. 120. P. 297–306.
- Jonsson B., Jonsson N. Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout. Habitat as a template for life histories. Dordrecht: Springer, 2011. 708 p.
- Korsu K., Huusko A., Muotka T. Niche characteristics explain the reciprocal invasion success of stream salmonids in different continents // Proc. Natl Acad. Sci. 2007. V. 104. P. 9725–9729.
- Larsson S. Thermal preference of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta* – implications for their niche segregation // Envir. Biol. Fish. 2005. V. 73. P. 89–96.
- Levin B., Simonov E., Rastorguev S., Boulygina E., Sharko F., Tsygankova S., Gabrielyan B., Roubenyan H., Mayden R., Nedoluzhko A. High-throughput sequencing of the mitochondrial genomes from archived fish scales: an example of the endangered putative species flock of Sevan trout *Salmo ischchan* // Hydrobiologia. 2018. V. 822. P. 217–228.
- Lopes-Lima M., Bolotov I.N., Do V.T., Aldridge D.C., Fonseca M.M., Gan H.M., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Prié V., Sousa R., Varandas S., Vikhrev I.V., Teixeira A., Wu R.-W., Wu X., Zieritz A., Froufe E., Bogan A.E. Expansion and systematics redefinition of the most threatened freshwater mussel family, the Margaritiferidae // Mol. Phyl. Evol. 2018. V. 127. P. 98–118.
- Makhrov A.A. A narrowing of the phenotypic diversity range after large rearrangements of the karyotype in Salmonidae: The relationship between saltational genome rearrangements and gradual adaptive evolution // Genes. 2017. V. 8. P. 297.

- McKeown N.J., Hynes R.A., Duguid R.A., Ferguson A., Prodöhl P.A. Phylogeographic structure of brown trout *Salmo trutta* in Britain and Ireland: glacial refugia, postglacial colonization and origins of sympatric populations // J. Fish Biol. 2010. V. 76. P. 319–347.
- Mosbrugger V., Favre A., Muellner-Riehl A.N., Packert M., Mulch A. Cenozoic evolution of geobiodiversity in the tibeto–himalayan region // Mountains, climate and biodiversity / Eds Hoorn C., Perrigo A., Antonelli A. Oxford: John Wiley & Sons Ltd, 2018. P. 429–448.
- Nikolskaya E.G. Comparative morphological characters of trouts of lakes Sevan and Issyk Kul in connection with their taxonomy // Proc. Zool. Inst. (St. Petersburg). 2001. V. 287. P. 197–206.
- Ninua L., Tarkhnishvili D., Gvazava E. Phylogeography and taxonomic status of trout and salmon from the Ponto-Caspian drainages, with inferences on European Brown Trout evolution and taxonomy // Ecol. Evol. 2018. V. 8. P. 2645–2658.
- Osinov A.G., Lebedev V.S. Genetic divergence and phylogeny of the *Salmoninae* based on allozyme data // J. Fish Biol. 2000. V. 57. P. 354–381.
- Penney C.M., Nash G.W., Gamperl A.K. Cardiorespiratory responses of seawater-acclimated adult Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) to an acute temperature increase // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2014. V. 71. P. 1096–1105.
- Petersson R.H., Sutterlin A.M., Metcalfe J.L. Temperature preference of several species of *Salmo* and *Salvelinus* and some of their hybrids // J. Fish. Res. Board Can. 1979. V. 36. P. 1137–1140.
- Rounsefell G.A. Anadromy in North American Salmonidae // Fish. Bull. 1958. V. 58. P. 170–185.
- Simonovic P., Maric S., Nikolic V. Trout *Salmo* spp. complex in Serbia and adjacent regions of the western Balkans: reconstruction of evolutionary history from external morphology // J. Fish Biol. 2007. V. 70. Suppl. C. P. 359–380.
- Snoj A., Marčeta B., Sušnik S., Melkič E., Meglič V., Dovc P. The taxonomic status of the ‘sea trout’ from the north Adriatic Sea, as revealed by mitochondrial and nuclear DNA analysis // J. Biogeography. 2002. V. 29. P. 1179–1185.
- Splendiani A., Fioravanti T., Giovannotti M., Olivieri L., Ruggeri P., Nisi Cerioni P., Vanni S., Enrichetti F., Caputo Barucchi V. The effects of paleoclimatic events on Mediterranean trout: Preliminary evidences from ancient DNA // PLoS One. 2016. V. 11: e0157975.
- Tåning Å.V. Influence of the environment on number of vertebrae in teleostean fishes // Nature. 1950. V. 165. P. 28.
- Turan D., Kottelat M., Engin S. Two new species of trouts, resident and migratory, sympatric in streams of northern Anatolia (Salmoniformes: Salmonidae) // Ichthyol. Explor. Freshwaters. 2009. V. 20. P. 333–364.
- Turesson G. Die Genenzentrumtheorie und das Entwicklungszentrum der Pflanzanart // Kungl. Fysiograf. Sällskapets i Lund Förhandlingar. 1932. Bd 2. S. 76–86.
- Vavilov N.I. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Waltham, Mass., USA: Chronica Bot. comp., 1951. 366 p.

## Ecological Causes of High Morphological Plasticity of Taxon Members Living in the Center of Origin of the Taxon (with the Example of Noble Salmons, *Salmo*)

A. A. Makhrov<sup>1, #</sup> and I. N. Bolotov<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>2</sup>Federal Center for Integrated Arctic Research, Russian Academy of Sciences, nab. Severnaya Dvina 23, Arkhangelsk, 163000 Russia

<sup>3</sup>Northern Arctic Federal University, nab. Severnaya Dvina 17, Arkhangelsk, 163002 Russia

#e-mail: makhrov12@mail.ru

The center of origin of the genus *Salmo* is in the Pontic–Caspian basin according to molecular genetic data or in the modern Caucasus region according to the criteria proposed by N.I. Vavilov. In this region, noble salmons occupy various ecological niches and display high morphological and ecological diversity, which is substantially due to their phenotypic plasticity. In other parts of the range, phenotypic plasticity of *Salmo* is lower as a result of genetic assimilation and immobilization. The phenomenon was assumed to arise because the center of origin coincides with the ecological optimum of the group, which consequently experiences minimal selection pressure in the region. Directional and stabilizing selection is greater outside the region and decreases morphological and ecological diversity of the group.