

УДК 597.553.2:576.316.7

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, РЕОРГАНИЗАЦИИ ГЕНОМА В ФИЛОГЕНЕЗЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ БЛАГОРОДНЫХ ЛОСОСЕЙ *SALMO* И *PARASALMO* (SALMONIDAE)

© 2001 г. Ю. П. Зелинский*, А. А. Махров**

*Тульский государственный педагогический университет

**Институт общей генетики РАН, Москва

Поступила в редакцию 26.04.2000 г.

Проанализированы литературные данные о числе хромосом и хромосомных плеч у благородных лососей. Обосновывается наличие крупных реорганизаций генома в ходе филогенеза атлантического лосося *Salmo salar* и тихоокеанских благородных лососей *Parasalmo*. Обсуждается возможный механизм этих перестроек. Сходные реорганизации, вероятно, имели место при формировании других родов семейства лососевых *Salvelinus* и *Parahucho*. Это позволяет считать, что сходные кариотипы эндемичных тихоокеанских родов лососевых *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Parahucho*, *Salvelinus* возникли независимо. Поэтому сходство кариотипов не может быть основанием для сближения тихоокеанских родов лососевых, и, в частности, для объединения *Parasalmo* и *Oncorhynchus*.

В эволюции животных, в том числе рыб, значительную роль играла полиплоидия (обзоры: Ohno, 1970; Кирпичников, 1974; Васильев, 1985). Путем полиплоидии возникло, в частности, семейство лососевых (Svardson, 1945; Ohno, 1970; Allendorf, Thorgaard, 1984). В последние годы показано, что эволюционное значение имеют и другие реорганизации генома (обзоры: Алтухов, 1989; Стегний, 1993; Воронцов, 1999).

В настоящей работе мы попытаемся обосновать возможность крупных реорганизаций генома в ходе филогенеза атлантического лосося *Salmo salar* L. и тихоокеанских благородных лососей рода *Parasalmo*, принадлежащих к семейству лососевых (Salmonidae). Это имеет значение также для определения таксономического статуса группы *Parasalmo*, который является предметом интенсивных дискуссий.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ БЛАГОРОДНЫХ ЛОСОСЕЙ

Согласно иммунологическим, остеологическим, кариологическим признакам и особенностям строения ДНК (Дорофеева, 1967, 1975; Новиков, 1973; Саввантова и др., 1973; Медников, Ахундов, 1975), благородных лососей разделяют на три группы: 1) кумжа *Salmo trutta* и близкие к ней эндемичные виды – *S. ischchan* (оз. Севан в Армении), *S. letnica*, *S. carpio*, *S. marmoratus* (бассейн Средиземного моря); из этого региона также описан *S. platycephalus* (Behnke, 1968); 2) атлантический лосось (*S. salar*); 3) тихоокеанские благородные лососи; состав и статус этой группы интенсивно обсуждается в литературе.

Традиционно тихоокеанских благородных лососей относили к роду *Salmo* (Чернавин, 1923; Tchervavin, 1937; Berg, 1948; Norden, 1961; Rounsefell, 1962; Behnke, 1968; Саввантова и др., 1973; Дорофеева, 1975; Павлов, 1989). Было предложено выделить их в подрод *Parasalmo* (Vladykov, 1963).

В последние десятилетия показано, что *Parasalmo* более других благородных лососей сходны с тихоокеанскими лососями рода *Oncorhynchus* по кариологическим (Викторовский, 1978; Васильев, 1985; Викторовский и др., 1985; Дорофеева, 1989) и остеологическим (Глубоковский, Глубоковская, 1981; Дорофеева, 1989; Sanford, 1990; Stearley, Smith, 1993; Глубоковский, 1995) признакам. Об этом же свидетельствуют результаты анализа изменчивости аллозимов (Yamanaka et al., 1967; Ferguson, Fleming, 1983; Осин, 1999) и ДНК (Berg, Ferris, 1984; Phillips et al., 1992; Shedlock et al., 1992; Devlin, 1993; McKay et al., 1996; Murata et al., 1996; Kitano et al., 1997; Phillips, Oakley, 1997; Lee et al., 1998; Медников и др., 1999; Oakley, Phillips, 1999).

Эти факты позволили рассматривать *Parasalmo* как особый род (Глубоковский, Глубоковская, 1981; Kendall, Behnke, 1984; Васильев, 1985; Дорофеева, 1989; Дорофеева и др., 1992; Глубоковский, 1995; Гинатулин, Гинатулина, 1998; Макоедов, 1999; Медников и др., 1999; Осин, 1999; Dorofeyeva, 1999). Эта точка зрения принята в последней сводке по рыбам России (Аннотированный каталог ..., 1998).

В 1988 г. Комитет по названиям рыб (Names of Fishes Committee) Американского Общества Рыболовства (American Fisheries Society) и Американского Общества Ихтиологов и Герпетологов (American Society of Ichthyologists and Herpetologists)

gists) причислил тихоокеанских благородных лососей к роду *Oncorhynchus*. Работы, в которых обосновывалось это решение, появились позже (Smith, Stearley, 1989; Sanford, 1990; Stearley, Smith, 1993).

В ряде публикаций приводятся возражения против такой "реорганизации". В частности, в работах, посвященных изменчивости ДНК, показано четкое отличие видов *Parasalmo* и *Oncorhynchus* (Гинатулин, Гинатулина, 1998; Медников и др., 1999). Различия между этими родами по остеологическим (Dorofeyeva, 1999) и генетическим (Осинов, 1999) признакам не меньше, чем между другими родами семейства лососевых.

Тихоокеанские благородные лососи представлены несколькими видами: *O. mykiss* (микижа, или радужная форель), *O. clarki* (лосось Кларка),

O. gilae (apache trout), *O. chrysogaster* (mexican golden trout), а также рядом популяций неясного систематического положения (Behnke, 1992). На основе остеологических данных предполагается близость ископаемого *Rabdoario lacustris* Cope 1870, известного из миоцена и плиоцена Северной Америки, к современному виду *O. mykiss*. В этом случае, по правилу приоритета, родовым названием тихоокеанских благородных лососей должно быть *Rabdoario* (Stearley, Smith, 1993).

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЛАГОРОДНЫХ ЛОСОСЕЙ

Число хромосом у кумжи изменяется от 76 до 84, хромосомных плеч – от 92 до 104 (табл. 1). Число хромосом, приводимое в работе Ожимы с соавторами (Ojima et al., 1963), сильно отличается

Таблица 1. Кариологическая изменчивость кумжи

Регион	2n	NF	Источник данных
Белое море	80	100	Зелинский, 1990
Балтика	84	–	Прокофьева, 1934
Балтика	78	98	Кайданова, 1975
Швеция	80	96	Svardson, 1945
Швеция	80	100	Nygren et al., 1971
Германия	80	–	Lieder, 1956
Польша	80	100–102	Wornicki et al., 1998
Онежское озеро	80	100	Махров и др., 1990
Шотландия	80	101, 102	Hartley, Horne, 1984
Испания	79, 80	102	Moran et al., 1989
Испания	80	100–102	Martinez et al., 1991
Испания	80	–	Sanchez et al., 1991
Испания	80	100	Abuin et al., 1996
Италия	80	100	Capanna et al., 1973
Югославия	80	98, 100	Sofradzija, 1982
Югославия	80	100	Al-Sabti, 1985
Греция	80	100	Karakousis et al., 1992
Греция	76	92	Karakousis et al., 1992
Румыния	80	104	Raicu, Taisescu, 1977
Черное и Каспийское моря	80	98	Дорофеева, 1965
Кавказ	78–84	98–104	Рухкин, 1989
Бассейн Аральского моря	80	98	Мазик, Токтосунов, 1986
Северная Америка	80	–	Wright, 1955
Северная Америка	80	–	Phillips, Ihssen, 1985
Северная Америка	80	–	Phillips, Hartley, 1988
Япония	80	98	Ueda, Ojima, 1984
?	78–80	102	Zenzes, Voiculescu, 1975
?	80	–	Gjedrem et al., 1977
?	80	100	Pendas et al., 1993

от результатов других исследований, и не включено в таблицу. Сходные признаки имеют карiotипы близких к кумжи видов: *S. ischchan* – $2n = 80-82$, $NF = 96-100$ (Дорофеева, 1967; Рухкян, 1989; Токтогунов, Мазик, 1991), *S. letnika* – $2n = 80$, $NF = 104$ (Dimovska, 1959), *S. carpio* – $2n = 80$, $NF = 98$ (Merlo, 1957), *S. marmoratus* – $2n = 80$, $NF = 108$ (Pohar, Al-Sabti, 1978; Al-Sabti, 1985).

В популяциях атлантического лосося модальное число хромосом изменяется от 54 до 60, число хромосомных плеч варьирует в пределах от 72 до 74 (Gjedrem et al., 1977; Phillips, Ihssen, 1985; Garcia-Vazquez et al., 1988; Phillips, Hartley, 1988; Moran et al., 1993; Wornicki et al., 1994; Abuin et al., 1996a; Perez et al., 1999; см. также ссылки в обзорах: Зелинский, 1985; Семенова, 1998).

Для популяций *Parasalmo mykiss* указывается модальное число хромосом от 58 до 65, при постоянном числе хромосомных плеч – 104 (Арефьев, Агапов, 1987). Значения, приводимые в последних работах (Phillips, Hartley, 1988; Фролов, 1989; Palm, Paaver, 1990; Behnke, 1992; Veloso et al., 1992), укладываются в этот диапазон. В монографии Бенке (Behnke, 1992) собраны данные о числе хромосом и хромосомных плеч *P. clarki*: $2n = 64-68$, $NF = 104$; *P. gilae*: $2n = 56$, $NF = 106$; *P. chrysogaster*: $2n = 60$, $NF = 104$; популяций неясного систематического положения из Мексики: $2n = 64$, $NF = 104$.

Данные о хромосомной изменчивости благородных лососей сведены в табл. 2. Для кумжи, радужной форели и атлантического лосося характерен хромосомный мозаицизм. Для всех трех видов отмечен внутри- и межпопуляционный хромосомный полиморфизм, но для кумжи он менее характерен (обзор: Hartley, Home, 1984). Это может указывать на более интенсивную эволюцию карiotипов атлантического лосося и радужной форели.

После удвоения генома, приведшего к возникновению лососевых рыб, их эволюция сопровождалась уменьшением числа хромосом, поэтому наиболее эволюционно продвинутые виды и роды характеризуются меньшим числом хромосом (Кирпичников, 1974; Викторковский, 1978; Allendorf, Thorgaard, 1984; Васильев, 1985; Викторковский и др., 1985; Hartley, 1987). Карiotипы кумжи и близких к ней эндемичных видов – наиболее

примитивны среди карiotипов благородных лососей. Постараемся выяснить, какие именно механизмы вели к уменьшению числа хромосом в ходе филогенеза атлантического лосося и тихоокеанских благородных лососей.

РЕОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА В ХОДЕ ОБРАЗОВАНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Различие в числе хромосом у кумжи и атлантического лосося связано не с потерей или приобретением отдельных хромосом, а с хромосомными перестройками (Rees, 1964; Pegington, Rees, 1967). Благодаря дифференциальному окрашиванию подтверждено, что некоторые хромосомы атлантического лосося сформировались путем слияния двух хромосом, сходных с современными хромосомами кумжи (Amato et al., 1996).

Поскольку атлантический лосось отличается от кумжи не только меньшим числом хромосом, но и хромосомных плеч, очевидно, что в основном в филогенезе атлантического лосося происходили тандемные слияния хромосом. При этом теломеры одной хромосомы соединялись с теломерой или центромерой другой, формируя акроцентрические (одноплечие) хромосомы. Возможность таких перестроек в филогенезе этого вида подтверждается наблюдениями за ассоциацией хромосом в митозе (Зелинский, 1985) и выявлением спонтанных тандемных слияний хромосом в культуре клеток атлантического лосося (Sanches et al., 1993).

В пользу этого предположения свидетельствует также особенности распределения гетерохроматиновых районов на хромосомах атлантического лосося и кумжи (Hartley, Home, 1984; Phillips, Hartley, 1988). У обоих видов в районе центромера содержится гетерохроматин. У атлантического лосося гетерохроматиновые районы выявлены также на 3–4 теломерах и в 10–13 участках, локализованных на плечах крупных акроцентрических хромосом. Видимо, эти гетерохроматиновые районы связаны с бывшими центромерами. На плечах некоторых длинных хромосом атлантического лосося выявлены также последовательности ДНК, характерные для теломер (Abuin et al., 1996b), но этот факт не подтвердился в другой работе (Perez et al., 1999).

Поскольку форм с промежуточным между атлантическим лососем и кумжей числом хромосом не выявлено, логично предположить, что упомянутые тандемные слияния хромосом произошли одновременно, в ходе крупной реорганизации генома. Одномоментное слияние ряда хромосом описано для грызунов – слепушенок группы *Ellobious tancrei* (Воронцов, 1999).

Таблица 2. Кариологическая изменчивость благородных лососей

Группа	2n	NF
Кумжа и близкие к ней эндемичные виды	76–84	92–104
Атлантический лосось	54–60	72–74
Тихоокеанские благородные лососи	56–68	104–106

Предполагается (Зелинский, 1985) тандемное слияние всех хромосом в гамете кумжеподобного предка атлантического лосося. При том из гаплоидного набора хромосом, соответствующего модальному для кумжи ($n = 40$, $NF = 50$), сформировался геном с $n = 20$, $NF = 25$. После слияния такой гаметы с неизменной гаметой возникла зигота с $2n = 60$, $NF = 75$. Этот кариотип близок к современным кариотипам атлантического лосося.

Возникшая таким путем особь могла воспроизводиться путем амеиотического гиногенеза. Важный факт, говорящий в пользу этого предположения, — с помощью гиногенеза могут размножаться самки гибрида атлантического лосося и кумжи (Johnson, Wright, 1986; Galbreath et al., 1997). В течение ряда поколений у гиногенетически размножающихся особей могли идти небольшие хромосомные перестройки, способствующие большей стабильности кариотипа. Со временем эта форма вернулась к половому размножению. Аналогичный переход совершался в ходе возникновения полиплоидных видов (Васильев, 1985).

Менее вероятно, что реорганизация генома могла произойти в одной из зигот кумжеподобного предка атлантического лосося. В этом случае после слияния гамет этой особи с нормальными гаметами возникли разнополые особи атлантического лосося.

В мейозе атлантического лосося первоначально, видимо, формировались триваленты — он был множественной гетерозиготой по Робертсоновским транслокациям. Постепенно, в результате дрейфа, в генофонде атлантического лосося закрепились альтернативные генотипы, представленные “слившимися” или “разделенными” хромосомами, и в мейозе этого вида преобладают биваленты (Зелинский, 1985). Но до сих пор, видимо, процесс “гомозиготизации” генома этого вида не завершился, и для него характерен хромосомный полиморфизм.

В последнее время доказательства крупных реорганизаций генома в ходе филогенеза атлантического лосося получены на молекулярном уровне. В филогенетической линии атлантического лосося отмечена большая по сравнению с другими лососевыми, скорость эволюции митохондриальной ДНК (Шедько, 1991). Методом таксон-принта выявлены значительные различия в повторяющихся последовательностях ядерной ДНК между кумжей и атлантическим лососем (Медников и др., 1999).

Можно предположить, что реорганизация генома в филогенезе атлантического лосося вызвана так называемым “транспозиционным взрывом” (массовым одномоментным перемещением мобильных генетических элементов). Такие взрывы могут происходить в единственной зародышевой клетке и иногда ведут к хромосомным

перестройкам, в том числе транслокациям (Герасимова, 1990).

ПЕРЕСТРОЙКА КАРИОТИПА *PARASALMO* И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Кариотипы видов *Parasalmo* по числу хромосомных плеч близки к кумже, но отличаются меньшим числом хромосом. В эволюции кариотипа *Parasalmo*, таким образом, должны были преобладать центрические слияния хромосом. Благодаря дифференциальному окрашиванию показано, что отдельные хромосомы радужной форели могли возникнуть путем центрического слияния хромосом, сходных с хромосомами кумжи (Atago et al., 1996).

Несмотря на большое число исследованных популяций, не удалось выявить форм с числом хромосом, промежуточным между кумжей и видами *Parasalmo*. Поэтому можно предполагать, что формирование кариологических особенностей *Parasalmo* произошло в результате крупной единовременной реорганизации генома. Механизм ее мог быть следующим.

В результате центрического слияния акроцентрических хромосом в гамете из гаплоидного набора, соответствующего описанному для кумжи ($n = 40$, $NF = 52$), сформировался геном с $n = 26$, $NF = 52$. После слияния такой гаметы с неизменной гаметой возникнет зигота с $2n = 66$, $NF = 104$. Такой кариотип характерен для некоторых популяций лосося Кларка.

В пользу предположения о крупной реорганизации генома в филогенезе *Parasalmo* свидетельствуют и молекулярно-генетические данные. Отмечено, что различия в повторяющейся ДНК между *Salmo* и *Parasalmo* могли быть вызваны быстрыми перестройками генома (Медников и др., 1999). Возможно, разные последовательности ДНК в разной степени были затронуты в ходе реорганизации генома. Это может объяснить различия в оценках сходства видов *Parasalmo* и *Oncorhynchus*, полученных с помощью разных генетических маркеров (Tsuyuki, Roberts, 1966; Омелченко и др., 1971; Utter et al., 1973; Чернов, Борхсениус, 1987; Thomas, Beckenbach, 1989; McVeigh, Davidosn, 1991; Utter, Allendorf, 1994; Shed'ko et al., 1996; Олейник, 1997; Dománico et al., 1997; Oohara et al., 1997; см. также ссылки выше).

Ряд авторов отмечали сходство кариотипов *Parasalmo* и *Oncorhynchus* (Черненко, 1969; Викторовский, 1978; Горшкова, 1978; Горшков, Горшкова, 1981; Анбиндер и др., 1982; Васильев, 1985; Викторовский и др., 1985; Hartley, 1987); это считается одним из аргументов в пользу воссоединения этих родов. В то же время один из видов рода *Oncorhynchus* — кета *O. keta*, имеет 74 хромосомы, т.е. гораздо больше, чем у видов *Parasalmo*.

Поскольку значительного увеличения числа хромосом в эволюции лососевых не отмечено, кариотип кеты не мог возникнуть от кариотипа, сходного с кариотипом *Parasalmo*. Следовательно, кариотипы *Oncorhynchus* и *Parasalmo* независимо произошли от кариотипа, близкого к современному кариотипу кумжи, и эти группы представляют разные филогенетические линии.

Судя по всему, реорганизации генома, подобные произошедшей в филогенезе *Parasalmo*, – не уникальное явление в эволюции лососевых. Так значительно меньшее число хромосом ($2n = 62$ при $NF = 100$) отличает сахалинского тайменя *Parahucho perryi* от других форм таймений (*Nichio*). Это позволяет сближать его с дальневосточными лососями (Анбиндер и др., 1982; Васильев, 1985). Небольшим числом хромосом ($2n = 56$ при $NF = 98$) отличается от арктических голец (*Salvelinus*) эндемичная форма из озера Эльгыгитын на Чукотке – *Salvelinus svetovidovi* (Фролов, 1993).

Все изложенное позволяет считать, что сходные кариотипы эндемичных тихоокеанских родов лососевых – *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Parahucho*, *Salvelinus* возникли независимо; этот вывод соответствует хорошо обоснованному представлению о параллельной кариологической эволюции разных таксонов этого семейства (Фролов, 1997; Макоедов, 1999). Сходство кариотипов не может быть основанием для сближения тихоокеанских родов лососевых и, в частности, для объединения *Parasalmo* и *Oncorhynchus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны рецензенту, чьи замечания позволили улучшить статью. Авторы признательны за предоставленные копии публикаций Е.А. Дорофеевой, С.В. Шедько, Р.Ф. Galbreath, N. Okada, P. Wornicki.

Финансовую поддержку оказывали Российский фонд фундаментальных исследований (гранты 96-04-49174, 99-04-48591), Программа поддержки ведущих научных школ (грант 96-15-97862) и Министерство Науки и технологии Российской Федерации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. 1989. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 328 с.
- Анбиндер Е.М., Глубоковский М.К., Покозый Н.В. 1982. Кариотип сахалинского тайменя // Биол. моря. № 4. С. 59–60.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998. М.: Наука, 220 с.
- Арефьев В.А., Агапов В.С. 1987. Кариологическая характеристика стальноголового лосося и микижи, культивируемых на Научно-эксперим. комплексе марикультуры ВНИРО // Генетические исследования морских гидробионтов. М.: ВНИРО. С. 182–203.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 304 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у голец Кровцового Озера. М.: Наука, 106 с.
- Викторовский Р.М., Макоедов А.Н., Шевчишин А.А. 1985. Хромосомные наборы ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых // Цитология. Т. 27. № 6. С. 703–709.
- Воронцов Н.Н. 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Изд. отдел УНЦ ДО МГУ, 640 с.
- Герасимова Т.И. 1990. Транспозиционные взрывы, транспозиционная память и их возможное эволюционное значение // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука. С. 99–109.
- Гинатулин А.А., Гинатулина Л.К. 1998. Молекулярно-генетические подходы к изучению систематики лососевых: сравнительный анализ повторов ДНК // Современные проблемы систематики рыб. Тез. докл. Всерос. конф. СПб. С. 24–25.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. 1981. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. Дальневост. науч. центр АН СССР. С. 5–66.
- Горшков С.А., Горшкова Г.В. 1981. Анализ родственных отношений видов тихоокеанских лососей родов *Oncorhynchus* и *Salmo* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 60. № 1. С. 84–95.
- Горшкова Г.В. 1978. Некоторые особенности кариотипов тихоокеанских лососей // Цитология. Т. 20. Вып. 12. С. 1431–1435.
- Дорофеева Е.А. 1965. Кариологическое обоснование систематического положения каспийского и черноморского лососей (*Salmo trutta caspius* Kessler, *Salmo trutta labrax* Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 1. С. 38–45. 1967. Хромосомные комплексы севанских форелей (*Salmo ischchan* Kessler) в связи с кариосистематикой лососевых // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 2. С. 248–253. 1975. Систематические отношения лососей рода *Salmo* // Там же. Т. 54. Вып. 4. С. 583–589. – 1989. Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonidae, Salmonidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 201. С. 5–16.
- Дорофеева Е.А., Горшков С.А., Романов Н.С. 1992. Систематические особенности атлантических и тихоокеанских лососей родов *Salmo* и *Parasalmo* // Сб. науч. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 304. С. 194–205.
- Зелинский Ю.П. 1985. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука, 128 с. – 1990. О структурной и кариологической изменчивости некоторых популяций кумжи // Биологичес-

- кие ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Тез. докл. Сыктывкар. С. 23.
- Кайданова Т.И. 1975. Исследование кариотипа ручьевой форели *Salmo trutta morpha fario* L. из ропшинской популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 1124–1128.
- Кирпичников В.С. 1974. В вопросе о эволюции кариотипа рыбообразных и рыб // Успехи соврем. биол. Т. 78. Вып. 3. С. 404–422.
- Мазик Е.Ю., Токтосунов А.Т. 1986. Кариотип амударьинской форели – *Salmo trutta oxianus* (Salmoniformes, Salmonidae) из реки Кызылсу // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 10. С. 1582–1586.
- Макоедов А.Н. 1999. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенология лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект. М.: Психология, 191 с.
- Махров А.А., Зелинский Ю.П., Маслов С.Е. 1990. Биологические и кариологические особенности некоторых популяций форели (*Salmo trutta* L.) бассейна Онежского озера // Актуальные проблемы биологии и рациональное природопользование. Тез. докл. республик. конф. 20–22 ноября 1990 г. Петрозаводск. С. 67–68.
- Медников Б.М., Ахундов А.-Д.Г. 1975. Систематика рода благородных лососей *Salmo* (Pisces, Salmonidae) в свете данных по молекулярной гибридизации ДНК // Докл. АН СССР, Т. 222. № 3. С. 744–746.
- Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н., Савваитова К.А. 1999. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 14–21.
- Новиков Г.Г. 1973. Белки сыворотки крови рыб рода *Salmo* // Биохимическая генетика рыб. Мат-лы 1 Всес. совещ. Ленинград, 6–9 февраля 1973 г. Л. С. 72–75.
- Олейник А.Г. 1997. Молекулярная филогения лососевых рыб: соответствие результатов анализа ядерной и митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 33. № 2. С. 229–234.
- Омельченко В.Г., Волохонская Л.Г., Викторовский Р.М. 1971. О сходстве электрофоретических гемоглобинов некоторых лососевых // Научн. сообщ. Ин-та биол. моря. Вып. 2. С. 176–177.
- Осинов А.Г. 1999. Лососевые рыбы *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*: генетическая дивергенция, филогения и классификация // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 5. С. 595–611.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводства). М.: МГУ, 216 с.
- Прокофьева А.А. 1934. Исследование морфологии хромосом некоторых рыб и амфибий // Докл. АН СССР. Т. 1. № 2. С. 80–84.
- Рухкин Р.Г. 1989. Кариология и происхождение форелей Закавказья. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 166 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 120 с.
- Семенова О.В. 1998. Кариотип атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб.: Наука. С. 32–42.
- Стегний В.Н. 1993. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск: Изд-во Новосибирск. гос. ун-та, 111 с.
- Токтосунов А.Т., Мазик Е.Ю. 1991. Экологическая цитогенетика рыб Тянь-Шаня. Бишкек: Илим, 188 с.
- Фролов С.В. 1989. Дифференциация половых хромосом у лососевых рыб. 1. Кариотип и половые хромосомы микижи *Parasalmo mykiss* // Цитология. Т. 31. № 11. С. 1391–1394. – 1993. Чрезвычайно своеобразный кариотип эндемичной гольцовой рыбы *Salvelinus sveltovidovi* // Докл. РАН. Т. 329. № 3. С. 363–364. – 1997. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток: Ин-т биологии моря Дальневост. отд. РАН, 40 с.
- Чернавин В.В. 1923. Опыт систематической группировки некоторых *Salmonidae*, основанный на их остеологических признаках // Изв. Ин-та опытной агрономии. Т. 1. № 3. С. 103–106.
- Черненко Е.В. 1969. Об эволюции и цитотаксономии лососевых рыб семейства *Salmonidae* // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 6. С. 971–980.
- Чернов В.М., Борхсениус С.Н. 1987. Количественное определение гомологии геномов между видами тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и внутривидовыми формами нерки // Сб. науч. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 261. С. 84–94.
- Шедько С.В. 1991. О скорости эволюции митохондриальной ДНК лососевых рыб // Журн. эвол. биохимии и физиологии. Т. 27. № 2. С. 249–254.
- Abuin M., Clabby C., Martinez P. et al. 1996a. ANOR-associated repetitive element present in the genome of two *Salmo* species (*Salmo salar* and *Salmo trutta*) // Genome. V. 39. № 4. P. 671–679.
- Abuin M., Martinez P., Sanchez L. 1996b. Localization of the repetitive telomeric sequence (TTAGGG) n in four salmonid species // Genome. V. 39. P. 1035–1038.
- Allendorf F.W., Thorgaard G.H. 1984. Tetraploidy and the evolution of Salmonid fishes // Evolutionary Genetics of Fishes. N.-Y.: Plenum Press. P. 1–53.
- Al-Sabti K. 1985. Chromosomal studies by blood leucocyte culture technique on three salmonids from Yugoslavian waters // J. Fish Biol. V. 26. P. 5–12.
- Amaro R., Abuin M., Sanchez L. 1996. Chromosomal evolution in salmonids: a comparison of Atlantic salmon, brown trout, and rainbow trout R-band chromosomes // Genetica. V. 98. P. 297–302.
- Behnke R.J. 1968. A new subgenus and species of trout, *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalus*, from southcentral Turkey, with comments on the classification on the subfamily Salmoninae // Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst. V. 66. P. 1–15. – 1992. Native trout of western North America. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 276 p.
- Berg W.J., Ferris S.D. 1984. Restriction endonuclease analysis of salmonid mitochondrial DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. № 7. P. 1041–1047.
- Capanna E., Cataudella S., Gentile de Fronza T. 1973. Some remarks on the karyotype of an intergeneric hybrid, *Salmo trutta* × *Salvelinus fontinalis* (Pisces: Salmoniformes) // Genetica. V. 44. № 2. P. 194–206.

- Devlin R.H.: 1993. Sequence of sockeye type 1 and 2 growth hormone genes and the relationship of rainbow trout with Atlantic and Pacific salmon // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 50, № 8, P. 1738–1748.
- Dimovski A.: 1959. Chromosome set in the populations of the Ochridean trout // *Ann. Fac. Sci. Univ. Skopje*, V. 12, № 7, P. 117–125.
- Dománico M.J., Phillips R.B., Oakley T.H.: 1997. Phylogenetic analysis of the Pacific Salmon (genus *Oncorhynchus*) using nuclear and mitochondrial DNA sequences // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 54, № 8, P. 1865–1872.
- Dorofeyeva E.A.: 1999. To the classification and relationships of Eurasian salmonid fishes // *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* V. 281, P. 61–66.
- Ferguson A., Fleming C.C.: 1983. Evolutionary and taxonomic significance of protein variation in the brown trout (*Salmo trutta* L.) and other Salmonid fishes // *Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance* / Oxford G.S., Rollinson D. (eds.), Li N.-Y. Acad. Press, P. 85–99.
- Galbreath P.F., Adams K.J., Wheeler P.A., Thorgaard G.H.: 1997. Clonal Atlantic salmon $\times$ brown trout hybrids produced by gynogenesis // *J. Fish Biol.* V. 50, № 5, P. 1025–1033.
- García-Vázquez E., Linde A.R., Blanco C. et al.: 1988. Chromosome polymorphism in farm fry stocks of Atlantic salmon from Asturias // *J. Fish Biol.* V. 33, № 4, P. 581–587.
- Gjedrem T., Eggum A., Refstie T.: 1977. Chromosomes of some salmonids and salmonid hybrids // *Aquaculture*, V. 11, № 4, P. 335–348.
- Hartley S.E.: 1987. The chromosomes of salmonid fishes // *Biol. Rev.* V. 62, № 3, P. 197–214.
- Hartley S.E., Horne M.T.: 1984. Chromosome relationships in the genus *Salmo* // *Chromosoma*, V. 90, № 3, P. 229–237.
- Johnson K.R., Wright J.E.: 1986. Female brown trout $\times$ Atlantic salmon hybrids produce gynogens and triploids when backcrossed to male Atlantic salmon // *Aquaculture*, V. 57, P. 345–358.
- Karakousis Y., Paschos J., Triantaphyllidis C.: 1992. Chromosome studies in brown trout (*Salmo trutta* L.) populations // *Cytobios.* V. 72, P. 117–124.
- Kendall A.W., Behnke R.J.: 1984. Salmonidae: Development and Relationships // *Ontogeny and systematics of fishes*, Lawrence: Allen Press Inc, P. 142–149.
- Kitano T., Matsuoka N., Saitou N.: 1997. Phylogenetic relationship of the genus *Oncorhynchus* species inferred from nuclear and mitochondrial markers // *Genes Genet. Syst.* V. 72, № 1, P. 25–34.
- Lee J.-Y., Tada T., Hirono I., Aoki T.: 1998. Molecular cloning and evolution of transferrin cDNAs in salmonids // *Mol. Mar. Biology and Biotechnology*, V. 7, № 4, P. 287–293.
- Lieder U.: 1956. Chromosomenstudien an Knochenfischen. IV. Die Chromosomenverhältnisse bei der Regenbogen- und Bachforelle und ihren Bastarden // *Z. Fisherei*, Bd. 4, H. 7/8, P. 589–594.
- Martínez P., Vinas A., Bouza C. et al.: 1991. Cytogenetic characterization of hatchery stocks and natural population of Sea and Brown Trout from northwestern Spain // *Heredity*, V. 66, № 1, P. 9–17.
- McKay S.J., Devlin R.H., Smith M.J.: 1996. Phylogeny of Pacific salmon and trout based on growth hormone type-2 and mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 3 DNA sequences // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53, № 5, P. 1165–1176.
- McVeigh H.P., Davidson W.S.: 1991. A salmonid phylogeny inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences // *J. Fish Biology*, V. 39, Suppl. A, P. 277–282.
- Merlo S.: 1957. Osservazioni cariologiche su *Salmo carpio* // *Boll. Zool.* V. 24, Fasc. 2, P. 253–258.
- Woran P., García-Vázquez E., Verspoor E.: 1993. Chromosome polymorphism in the Atlantic salmon *Salmo salar*: differences between pure and mixed origin fish // *Cytobios.* V. 76, P. 113–116.
- Moran P., Pendas A.M., García-Vázquez E., Linde A.R.: 1989. Chromosomal and morphological analysis of two populations of *Salmo trutta* shp. *fario* employed in repopulation // *J. Fish Biology*, V. 35, № 6, P. 839–843.
- Murata S., Takasaki N., Saitoh M. et al.: 1996. Details of retropositional genome dynamics that provide rationale for a generic division: the distinct branching of all the Pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) from the Atlantic salmon and trout (*Salmo*) // *Genetics*, V. 142, № 3, P. 915–926.
- Norden C.R.: 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // *J. Fish. Res. Board Canada*, V. 18, № 5, P. 679–791.
- Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.: 1971. Cytological studies in *Salmo trutta* and *Salmo alpinus* // *Hereditas*, V. 67, № 2, P. 259–268.
- Oakley T., Phillips R.B.: 1999. Phylogeny of salmonine fishes based on growth hormone introns: Atlantic (*Salmo*) and Pacific (*Oncorhynchus*) salmonids are not sister-taxon // *Mol. Phylog. Evol.* V. 11, № 3, P. 381–393.
- Ojima Y., Maeki K., Takayama S., Nogusa S.: 1963. A cytogenetic study on the Salmonidae // *The Nucleus*, V. 6, № 2, P. 91–98.
- Ohno S.: 1970. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 99, № 1, P. 120–130.
- Oohara I., Sawano K., Okasaki T.: 1997. Mitochondrial DNA sequence analysis of the masu salmon: phylogeny in the genus *Oncorhynchus* // *Mol. Phylog. Evol.* V. 7, № 1, P. 71–78.
- Palm A., Paaver T.: 1990. Chromosomal variability in rainbow trout stocks in Estonia // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol.* № 3, P. 165–169.
- Phillips R.B., Hartley S.E.: 1988. Fluorescent banding patterns of the chromosomes of the genus *Salmo* // *Genome*, V. 30, № 2, P. 193–197.
- Phillips R., Ihssen P.E.: 1985. Chromosome banding in salmonid fish: nucleolar organizer regions in *Salmo* and *Salvelinus* // *Can. J. Genet. Cytol.* V. 27, № 4, P. 433–440.
- Phillips R.B., Oakley T.H.: 1997. Phylogenetic relationships among the Salmoninae based on nuclear and mitochondrial DNA sequences // *Molecular Systematics of Fishes* / Kocher T.D., Stepien C.A. (eds.), San Diego, London, etc.: Acad. Press, P. 145–162.

- Phillips R.B., Pleyte K.A., Brown M.R. 1992. Salmonid phylogeny inferred from ribosomal DNA restriction maps // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. № 11. P. 2345–2353.
- Pegington C.J., Rees H. 1967. Chromosome size in salmon and trout // Chromosoma. V. 21. P. 475–477.
- Pendas A.M., Moran P., García-Vazquez E. 1993. Multi-chromosomal location of ribosomal RNA genes and heterochromatin association in brown trout // Chromosome Res. V. 1. P. 63–67.
- Perez J., Moran P., García-Vazquez E. 1999. Cloning and physical mapping of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) telomeric sequences // Heredity. V. 82. P. 409–414.
- Pohar I., Al-Sabri K. 1978. Khromosomska slika marmorirane postrvi in Lipana // Zb. Biotehn. fak. Univ. Ljubljani. V. 32. S. 77–96.
- Raicu P., Tăulescu E. 1977. Cytogenetic Study in *Salmo indeus* and *S. trutta fario* // Cytologia. V. 42. № 2. P. 311–314.
- Rees H. 1964. The question of polyploidy in the Salmonidae // Chromosoma (Berl.). Bd. 15. H. 3. P. 275–279.
- Rounsefell G.A. 1962. Relationships among North American Salmonidae // Fish. Bull. V. 62. № 209. P. 235–270.
- Sanchez L., Abián M., Amaro R. 1993. Cytogenetic characterization of the AS cell line derived from the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Cytogenet. Cell. Genet. V. 64. № 1. P. 35–38.
- Sanchez L., Martínez P., Bóvca C., Vindas A. 1991. Chromosomal heterochromatin differentiation in *Salmo trutta* with restriction enzymes // Heredity. V. 66. P. 241–249.
- Sanford C.P.J. 1990. The phylogenetic relationships of salmonoid fishes // Bull. Brit. Museum. (Natur. Hist.) Zool. V. 56. № 2. P. 145–153.
- Shed'ko S.V., Glinadina L.K., Paryupa I.Z., Ermolenko A.V. 1996. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // J. Fish Biol. V. 49. № 5. P. 815–829.
- Shedlock A.M., Parker J.D., Crispin D.A. et al. 1992. Evolution of the salmonid mitochondrial control region // Mol. Phyl. Evol. V. 1. № 3. P. 179–192.
- Smith G.R., Stearley R.F. 1989. The Classification and Scientific Names of Rainbow and Cutthroat Trout // Fisheries. V. 14. № 17. P. 4–10.
- Sofradzija A. 1982. Hromosomi potocne pastmke (*Salmo trutta m. fario* i *S. gairdneri*) // Godisnjak Biol. Inst. Univ. Sarajeva. V. 35. P. 117–128.
- Stearley R.F., Smith G.R. 1993. Phylogeny of the Pacific trout and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 122. P. 1–33.
- Svardson G. 1945. Chromosome studies on Salmonidae // Rep. Swed. St. Inst. Freshw. Fish. Res. Drottningholm. № 23. 151 p.
- Tchernavin V. 1937. Skulls of salmon and trout // Salmon trout Magazine. V. 88. P. 235–242.
- Thomas W.K., Beckenbach A.T. 1989. Variation in salmonid mitochondrial DNA: Evolutionary constraints and mechanisms of substitution // J. Mol. Evol. V. 29. № 3. P. 233–245.
- Tsuyuki H., Roberts E. 1966. Inter-species relationships within the genus *Oncorhynchus* based on biochemical systematics // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. № 1. P. 101–107.
- Ueda T., Ojima Y. 1984. Karyological characteristics of the Brown trout, the Japanese Char and their Hybrids // Proc. Japan Acad. V. 60. Ser. B. № 7. P. 249–252.
- Utter F.M., Allendorf F.W. 1994. Phylogenetic relationships among species of *Oncorhynchus*: A consensus view // Conserv. Biol. V. 8. № 3. P. 864–867.
- Utter F.M., Allendorf F.W., Hodgins H.O. 1973. Genetic variability and relationships in Pacific salmon and related trout based on protein variations // Syst. Zool. V. 22. № 3. P. 257–270.
- Veloso A., Iturra P., Díaz N. et al. 1992. Chromosome polymorphism in rainbow trout populations from Central Chile // Aquaculture. V. 100. № 1–3. P. 104–105.
- Vladykov V.D. 1963. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution // Trans. Roy. Soc. Canada. 4th ser. Sec. 3. V. 1. P. 459–504.
- Yamanaka H., Yamaguchi K., Hashimoto K., Matsuura F. 1967. Starch-gel electrophoresis of fish hemoglobins. III. Salmonoid fishes // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 33. № 3. P. 195–203.
- Wornicki P., Jankun M., Luczynski M. 1998. Chromosome polymorphism in *Salmo trutta morpha lacustris* from Poland, Wdzydze Lake population: Variation in the short arm length of chromosome eleven // Aquat. Sci. V. 60. Iss. 4. P. 367–375.
- Wornicki P., Rab P., Jankun M. 1994. New cytotype of a highly polymorphic NOR bearing chromosomes pair in Atlantic salmon *Salmo salar* // Cytobios. V. 79. № 316. P. 59–62.
- Wright J.E. 1955. Chromosome number in trout // Progr. Fish-Cult. V. 17. № 4. P. 172–176.
- Zenés M.T., Voiculescu I. 1975. C-banding patterns in *Salmo trutta*, a species of tetraploid origin // Genetica. V. 45. № 4. P. 531–536.