

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 57.06, 575.8, 574.2, 597.553.2

**НОВЫЙ ВИД ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ – ГОРБУШКА
КРАШЕНИННИКОВА *ONCORHYNCHUS GORBUSCHKA* SP. NOVA:
ОПИСАНИЕ И ГЕНЕЗИС ТАКСОНА¹**

© 2024 г. М. К. Глубоковский^{1, *} (0009-0004-4093-7786),
Л. А. Животовский^{1, 2} (0000-0001-7353-8715)

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
Москва 107187, Россия

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова (ИОГен) Российской академии наук,
Москва 119991, Россия

*e-mail: glubokovsky@mail.ru

Поступила в редакцию 07.06.2023 г.

После доработки 05.12.2023 г.

Принята к публикации 06.12.2023 г.

Многолетние комплексные исследования морфологической и генетической дифференциации горбуши привели нас к выводу, что в бассейне северной части Тихого океана существуют два близкородственных криптических вида тихоокеанских лососей, которые до этого рассматривались как один вид *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). Новый вид тихоокеанских лососей – горбушка Крашенинникова (народный английский – rosy salmon) *O. gorbuschka* sp. nova Glubokovsky et Zhivotovsky – занимает практически тот же ареал, что и вид горбуша *O. gorbuscha* sensu stricto (народный английский – pink salmon). Наиболее яркое экологическое различие этих видов – горбушка Крашенинникова нерестится лишь в нечетные годы, а горбуша – только в четные, формируя две репродуктивно изолированные линии по всему природному ареалу. Между ними наблюдаются вполне рельефные для современных методов исследования различия по демографическим особенностям, многомерным морфологическим признакам, белковым и ДНК-маркерам и полногеномным профилям. Предположительно, оба эти вида являются относительно молодыми, эволюционно дивергировавшими друг от друга в ходе симпатрической аллохронной эволюции, приведшей к единственному возрастному классу. В результате этого все половозрелые особи каждой из линий – четных и нечетных лет нереста (за редким исключением в рамках природного нерестового ареала) – размножаются в речных бассейнах ровно через два года, погибая вскоре после нереста. Наличие двух видов – горбуши и горбушки Крашенинникова – требует отдельного их учета при фундаментальных и прикладных исследованиях, промысле и регулировании рыболовства, а также охране и искусственном воспроизводстве.

Ключевые слова: горбуша, горбушка Крашенинникова, тихоокеанские лососи, новый вид, аллохронная эволюция, дивергенция видов, репродуктивная изоляция

DOI: 10.31857/S0134347524020073

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) обитает в бассейне северной части Тихого океана и в непромысловых количествах встречается в сопредельных водах Ледовитого океана. Нерестовый ареал природных популяций этого

вида тихоокеанских лососей простирается от рек Корейского полуострова до р. Лена в Азии и от рек Калифорнии до р. Маккензи в Северной Америке. Нагульные скопления горбуши в Тихом океане концентрируются в прикурильском и приалеутском районах, а также в Японском море. Динамика численности горбуши характеризуется резкими короткопериодными

¹ Статья дана в редакции авторов. Оформление данной статьи не отвечает правилам описания нового вида (нет диагноза на английском языке).

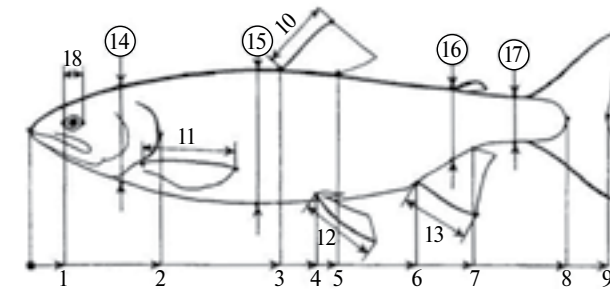


Рис. 1. Схема первичных экстерьерных промеров горбуши (по: Глубоковский, 1995). Признаки 1–9 – горизонтальные проекции соответствующих промеров, остальные признаки – непосредственные измерения.

колебаниями по четным и нечетным годам, что связано с созреванием подавляющего большинства особей на втором году жизни (Иванков, 1965; Bilton and Ricker, 1965). Очевидно, что существование горбуши на протяжении всего ареала в виде двух темпорально изолированных репродуктивных группировок (линий четных и нечетных лет нереста) обусловлено ее уникальной возрастной структурой – присутствием в каждой из линий единственной возрастной группы (исключения из этого правила столь редки, что ими в данном случае можно пренебречь).

Ранее нами и другими исследователями при изучении внутривидовой дифференциации горбуши обнаружены рельефные и устойчивые во времени различия между линиями четных и нечетных лет нереста по экстерьерным морфологическим признакам (Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1995), селективно значимым белковым маркерам (Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989; Aspinwall, 1974; Beacham et al., 1985), кариологическим особенностям (Горшкова, Горшков, 1983) и молекулярно-генетическим митохондриальным и микросателлитным маркерам (Салменкова и др., 2006; Зеленина и др., 2022; Churikov and Gharrett, 2002; Beacham et al., 2012; Sato and Urawa, 2017; Tarpey et al., 2018; Podlesnykh et al., 2020). Однако никто из исследователей до сих пор не обсуждал таксономический статус наблюдаемых различий между линиями горбуши четных и нечетных лет нереста.

Цели нашей работы – обосновать таксономический ранг двух темпорально изолированных

линий горбуши четных и нечетных лет нереста, установить и формально описать новый вид тихоокеанских лососей – горбушку Крашенинникова *O. gorbuschka* sp. nova, а также выдвинуть гипотезу о механизмах ее видообразования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Настоящая работа выполнена на многолетних материалах по морфологической и генетической дифференциации локальных стад и темпоральных нерестовых группировок горбуши. Работу проводили в два этапа. На первом этапе исследований с 1980 по 1986 гг. в рамках государственных заданий Института биологии моря (ныне Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) и Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Академии наук СССР методами морфометрического и генетического изомимного анализов были исследованы 83 выборки производителей дальневосточной горбуши (более 4.5 тыс. особей), отловленные в реках основных районов воспроизводства данного вида на Дальнем Востоке России: в Приморье (10 выборок), на Южных Курилах (43 выборки), о-ве Сахалин (26 выборок), п-ве Камчатка (2 выборки) и на Охотоморском побережье материка (2 выборки). Соотношение полов в выборках горбуши подбирали примерно равным. Для работы по экстерьерной морфологической дифференциации горбуши авторы модифицировали популярную схему морфометрии лососей И.Ф. Правдина (1966), адаптировав ее для массовых промеров рыб (Глубоковский, Животовский, 1986). В соответствии с этой схемой у горбуши измеряли (рис. 1) от 11 до 18 признаков (промеры 8, 11, 12, 14, 15 и 16 добавлены позже). Далее промеры преобразовывали во вторичные признаки по следующим формулам: $O = 18$, $OP = 2 - (1 + 18)$, $C = 2$, $NM = 17$, $PD = 9-5$, $AA = 6$, $PL = 9-7$, $AC = 9$, $HD = 10$, $HA = 13$, $LA = 7-6$, $DA = 7-5$ (всего 12 признаков).

Вторичные морфологические признаки далее преобразовывали в 12 индексов Хаксли с целью нивелировать эпигенетическую компоненту морфологической изменчивости, обусловленную размерной изменчивостью, а также аллометрическим ростом в связи с приобретением брачного наряда (Глубоковский, 1995).

В итоге этого исследования получены оценки средних значений морфологических индексов и установлены количественные многомерные величины различий у 37 локальных стад горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1995). Кроме морфологических признаков, у тех же особей регистрировали генотипы полиморфных ферментов. Данные по частотам аллелей этих маркёров генов у исследованных выборок горбуши опубликованы ранее (Животовский и др., 1989). В этой же статье приведены литературные данные по генетическим особенностям других, в том числе североамериканских, локальных стад горбуши – всего по 135 выборкам, собранным в 1979–1988 гг.

Целью первого этапа работ стало уточнение особенностей популяционной организации горбуши. Таксономические задачи на этом этапе исследований мы не решали. На втором этапе работ, начиная с 2015 г., в рамках государственных заданий ФГБНУ ВНИРО и Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, современными методами молекулярной генетики изучали дифференциацию локальных и темпоральных группировок азиатской (от Чукотки до Южных Курил) половозрелой горбуши по разным типам генетических маркёров: митохондриальной ДНК и ядерным SNP маркёрам. Всего собрано более 15.5 тыс. образцов половозрелой горбуши из основных районов воспроизводства на Дальнем Востоке России. Также изучена генетика североамериканских образцов половозрелой горбуши, полученных в рамках научного обмена, предусмотренного пятисторонним межправительственным соглашением “Комиссия по анадромным рыбам северной части Тихого океана” (NPAFC). Подробная информация по материалу, методам и результатам исследований митохондриальной ДНК горбуши приведена в нашей публикации (Зеленина и др., 2022). Кроме того, проведен сравнительный анализ обеих линий горбуши по широко-геномному SNP-спектру (Zelenina, Glubkovsky, Zhivotovsky, неопубликовано).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как новый вид лососей горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* описана Д. Вальбаумом в 1792 г. в монографии П. Артеди (Arteidi, 1792) по материалам

масштабных экспедиций академиков И.Г. Гмелина и П.С. Палласа по Сибири и Дальнему Востоку Российской империи. Сбор материала, в том числе по тихоокеанским лососям на п-ве Камчатка в экспедиции 1738–1748 гг., осуществлял С.П. Крашенинников (1755). Собранные им на п-ве Камчатка коллекции послужили типами для описания пяти видов тихоокеанских лососей, в частности горбуши. В детальном труде А.Н. Световидова (1978) отражена не только драматичная история коллекции типов видов рыб П.С. Палласа, но также изучены и установлены синтипы видов лососевых рыб, включая горбушу из рек Авачинского и Олюторского заливов на Восточной Камчатке. Один из авторов данной статьи М.К. Глубоковский помогал А.Н. Световидову в видовой идентификации коллекционных материалов типов видов лососевых рыб П.С. Палласа и имел возможность изучить типовые экземпляры.

Таким образом, согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004), можно утверждать, что типовым местонахождением вида *O. gorbuscha* (Walbaum) были реки Авачинского и Олюторского регионов п-ва Камчатка. Вместе с тем для единственного синтипа горбуши (коллекционный номер 23564 BZM), установленного А.Н. Световидовым (1978), неизвестно, из какой именно камчатской локальности С.П. Крашенинников добыл этот образец. По дневниковым записям мы детально изучили маршруты экспедиций С.П. Крашенинникова по п-ву Камчатка (Крашенинников, 1949) и установили, что с высокой долей вероятности типовые экземпляры номинального вида были собраны летом 1738 г. в реках Авачинского залива. По Олюторскому району Камчатки С.П. Крашенинников путешествовал в зимнее время, когда отсутствует нерестовый ход лососей, и потому указание на р. Олюторку в этикетке синтипа ошибочно. По нашей просьбе руководитель Камчатского отделения ВНИРО Н.Ю. Шпигальская организовала сбор образцов половозрелой горбуши из типового местонахождения – впадающих в Авачинский залив рек Авача и Паратунка в 2018 г. и из р. Паратунка в 2019 г. (коллектор - сотрудник Камчатского отделения ВНИРО Запорожец О.М.).

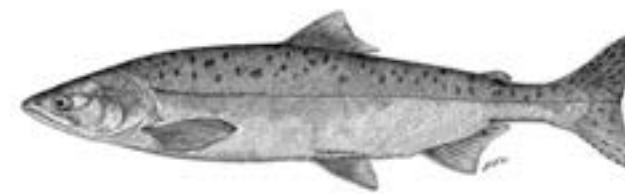


Рис. 2. Горбушка Крашенинникова *Oncorhynchus gorbuschka* sp. nova, HOLOTYPE, самка из р. Паратунка, Авачинский залив, п-ов Камчатка, поймана 01.08.2019 года. Образец хранится в коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, инвентарный № ЗИН 56730.

Новый вид тихоокеанских лососей горбушка Крашенинникова *Oncorhynchus gorbuschka* sp. nova Glubkovsky et Zhivotovsky

Типовой материал представлен тремя экземплярами половозрелых рыб, добытыми 1 августа 2019 г. в р. Паратунка в период нерестового хода лососей. Этот материал, согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004), составляет типовую серию нового вида *O. gorbuschka* sp. и хранится в Зоологическом институте Российской академии наук в Санкт-Петербурге (инвентарные номера: ЗИН 56730 - голотип; ЗИН 56731 – паратипы, 2 экз.). Образцы для молекулярно-генетического анализа, взятые у этих же экземпляров, также входят в типовую серию образцов и хранятся в Москве в молекулярно-генетической коллекции ВНИРО: голотип GOR13316 HOLOTYPE (MT328300) и паратипы GOR13314 и GOR13315 (MT328314). В скобках указаны номера сиквенсов этих экземпляров в GenBank.

Для дальнейшей работы систематиков с образцами из типового местообитания, была отобрана группа из 5 экз. половозрелой горбуши *O. gorbuscha* sensu stricto, добытых в реках Паратунка и Авача в период с 23 июля по 22 августа 2018 г. Эта коллекция также хранится в Зоологическом институте РАН в г. Санкт-Петербург (инвентарные номера: ЗИН 56825; ЗИН 56826 – 3 экз.; ЗИН 56827). Для молекулярно-генетического анализа у этих же рыб взяты образцы тканей, которые хранятся в Москве в молекулярно-генетической коллекции ВНИРО и имеют инвентарные номера GOR8950 (MT328254); GOR8951; GOR8952; GOR8953 (MT328256); GOR8954 (MT328373) соответственно. В скобках

указаны номера сиквенсов этих экземпляров в GenBank.

Этимология. Латинское научное название нового вида тихоокеанских лососей отличается от названия вида *O. gorbuscha* sensu stricto лишь одной буквой, что авторы сделали сознательно, подчеркивая их крипτικότητα и близкое филогенетическое родство. Что касается народных названий, то горбушка Крашенинникова названа в честь выдающегося русского исследователя С.П. Крашенинникова. Кроме того, авторы хотели отделить русское название нового вида тихоокеанских лососей от ранее принятого народного названия “горбушка” для амурской пресноводной рыбы *Chanodichthys dabryi* (Bleeker, 1871), принадлежащей к семейству карповых. В качестве английского народного названия нового вида *O. gorbuschka* мы предлагаем *rosy salmon*.

Описание нового вида и его диагноз. Многолетние исследования морфологической и генетической дифференциации горбуши привели нас к выводу, что в бассейне северной части Тихого океана существует два филогенетически близкородственных криптических вида тихоокеанских лососей, которые до нашего исследования рассматривались как один вид – горбуша *O. gorbuscha* (Walbaum).

Новый вид тихоокеанских лососей горбушка Крашенинникова *O. gorbuschka* sp. nova занимает практически тот же нерестовый ареал, что и вид горбуша *O. gorbuscha* sensu stricto. Недавно появились сведения, что нагульный ареал этих двух линий горбуши в Тихом океане все же различается (Кровнин и др., 2021).

Наиболее яркое экологическое различие двух видов – горбушка Крашенинникова нерестится лишь в нечетные годы, а горбуша только в четные годы, формируя две темпоральные репродуктивно изолированные линии по всему природному ареалу.

Нами установлено, что наблюдаются вполне значимые различия этих криптических видов по многомерным морфологическим признакам (Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1995), селективно значимым белковым маркёрам (Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989; Aspinwall, 1974, Beacham et al., 1985), кариологическим особенностям (Горшкова,

Горшков, 1983) и молекулярно-генетическим митохондриальным и микросателлитным маркерам (Салменкова и др., 2006; Зеленина и др., 2022; Churikov and Gharrett, 2002; Beacham et al., 2012; Sato and Urava, 2017; Tarpey et al., 2018; Podlesnykh et al., 2020). Хотя эти различия не такие явные, как установленные Д. Вальбаумом между другими видами тихоокеанских лососей.

Ниже приведены векторы исходных морфометрических промеров (мм) всех экземпляров типовой серии (рис. 1), которые, в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (2004), корреспондируются с названием нового вида – горбушка Крашенинникова *O. gorbuschka* (рис. 2).

Голотип, самка (ЗИН 56730):

25-95-202-234-251-301-356-438-475 //
55-68-53-53-68-103-48-29-16

Паратип, самец (ЗИН 56731):

40-109-203-221-235-278-320-382-406 //
52-58-45-39-61-100-48-28-12

Паратип, самец (ЗИН 56731):

45-125-235-255-275-335-367-427-463 //
61-67-50-48-71-121-49-34-13

Морфологические различия двух репродуктивно изолированных линий горбуши четных и нечетных лет нереста по многомерному комплексу экстерьерных признаков выражены рельефно с заметным хиатусом, тогда как такие же различия между локальными стадами и сезонными расами внутри этих линий расплывчаты в пространстве и в поколениях (Глубоковский 1995).

Традиционный для классической систематики дифференциальный диагноз этих видов тихоокеанских лососей по отдельным морфологическим признакам, как, впрочем, и по молекулярно-генетическим маркерам, по нашему мнению, в настоящее время невозможен. Однако мы считаем, что при оценке видового таксономического статуса гораздо важнее сравнивать масштабы многомерных различий по какой-то группе признаков (морфологических или молекулярно-генетических) между потенциальными видами и их внутривидовыми группировками (популяциями, локальными стадами и сезонными расами). Рассматривая с этой позиции наши результаты по генетике (в частности,

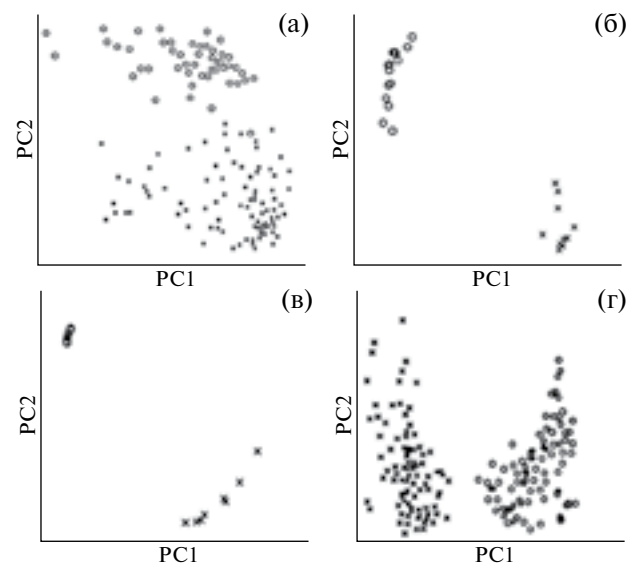


Рис. 3. Примеры генетической дивергенции по разным типам ДНК-маркеров среди популяционных выборок из линий горбуши нечетных (крестики) и четных (кружки) лет нереста. а – по изоферментным локусам (модиф.: Животовский и др., 1989); б – по митохондриальной ДНК (модиф.: Зеленина и др., 2022); в – по микросателлитам (по данным Beacham et al., 2012); г – по SNP-маркерам.

рис. 3, на котором представлены диаграммы главных компонент, основанные на матрицах генетических дистанций между различными выборками), мы видим, что линии горбуши четных и нечетных лет нереста образуют отдельные, хорошо разграниченные кластеры, тогда как группировки внутри этих кластеров не показывают рельефных границ.

Что касается количественной оценки, то, например, по данным о микросателлитных маркерах (Beacham et al., 2012), среднее по микросателлитным локусам значение F_{st} между выборками из альтернативных линий горбуши равно 0.0216, а среднее между выборками внутри линий равно 0.0059, то есть их масштабы различаются в 3.7 раза.

Исходя из всего комплекса данных по генетике, морфологии и экологии мы сделали вывод, что горбуша и горбушка Крашенинникова являются полноценными биологическими видами, обитающими на практически идентичном ареале. Следуя Э. Майру (1971) мы считаем, что

симпатрично обитающие репродуктивно изолированные группировки рыб не могут рассматриваться как подвиды одного вида. Соответственно, мы рассматриваем горбушку Крашенинникова и горбушу как таксономически разные виды.

Заметим также, что две репродуктивно обособленные линии четных и нечетных лет нереста с позиций популяционной биологии практически идентичны по ареалу, численности, экологии, популяционной структуре и рыбохозяйственной значимости. Это также свидетельствует о равном таксономическом видовом статусе горбуши и горбушки Крашенинникова.

Что касается таксономической принадлежности горбуши, акклиматизированной в прошлом веке на Русском севере (Белое и Баренцево моря) и в Великих озерах Северной Америки, то это вопросы для будущих исследований систематиков, также как установление синонимии и синонимии для горбуши и горбушки Крашенинникова.

К вопросу о генезисе двух криптических видов лососей

Возникновение различия между линиями горбуши четных и нечетных лет. Со времени первоописания пяти видов тихоокеанских лососей у систематиков не возникало сомнений о валидности их видового статуса. Горбуша, кета, нерка, кижуч, чавыча и сима надежно различаются по морфологическим, кариологическим, молекулярно-генетическим и экологическим особенностям. Видообразование у тихоокеанских лососей происходило в соответствии с классической теорией (Майр, 1974), предполагающей географическую изоляцию формирующихся видов (Глубоковский, Глубоковская, 1981). Новый вид тихоокеанских лососей – горбушка Крашенинникова, по этим же признакам является криптическим видом относительно горбуши *O. gorbuscha* sensu stricto. Мы полагаем, что это обстоятельство связано с другими, нежели у остальных видов тихоокеанских лососей, механизмами видообразования. Рассмотрим данный вопрос подробнее.

Л.А. Животовский (2021) предложил современное определение разных видов в дикой природе, указав два важных атрибута:

1) скрещивание между их особями в природе затруднено, а при гибридизации они производят потомство с пониженной выживаемостью или низкой плодовитостью; 2) виды отличаются друг от друга по определенным морфофизиологическим и поведенческим признакам, а также по генетическим маркерам. Обе рассмотренные выше четные и нечетные нерестовые линии горбуши вполне удовлетворяют такому определению.

Действительно, годичная аллохрония, т.е. их воспроизводство в разные годы, автоматически обеспечивает отсутствие генного обмена между линиями горбуши четных и нечетных лет. Однако возможность гибридизации между ними остается, так как в природе отмечено (Каев, 2003) редкое появление трехлеток горбуши (возраста 2+, или 0.2), которые могут обеспечить поток генов между двумя аллохронными линиями горбуши.

Известно, что в необычных условиях обитания процент половозрелых особей в отличном от двухлетнего возрасте может заметно увеличиться. Например, после вселения горбуши в пресноводные Великие озера Северной Америки стало появляться большое число трехлеток (преимущественно самок), хотя при этом у них отмечали меньшую плодовитость и худшее качество икры (Nicolette and Spangler, 1986). Однако отбор против гибридов присутствует и в обычных условиях. Как показали результаты искусственного скрещивания особей горбуши из линий четных и нечетных лет первое поколение возврата (F1) имело одинаковую с родителями выживаемость, но увеличенную вариабельность веса и длины рыб, что, видимо, свидетельствует о разбалансировке индивидуального развития. Однако аутбридинговая депрессия проявилась в F2 у потомков гибридов - их выживаемость и коэффициенты возврата были ниже, чем в контроле (Gharrett and Smoker, 1991; Gharrett et al., 1999). Следует отметить, что нормальная выживаемость в F1 характерна также и для межвидовых гибридов лососей. Например, при скрещивании кеты и горбуши повышенная вариабельность проявляется в F1, а аутбридинговая депрессия в этом случае наблюдается лишь во втором поколении (F2) и в беккроссах F1 на родительские виды (Zhivotovsky et al., 2016). Смешанные геномы

гибридов двух видов *O. keta* и *O. gorbuscha* еще могут пройти в следующие поколения частично фертильными, хотя и с меньшей выживаемостью, чем гибриды первого поколения. Однако это не мешает горбуше и кете оставаться общепризнанными хорошо различимыми видами. Следует отметить, что аутбридинговая депрессия наблюдается даже между географически удаленными популяциями горбуши в пределах одной линии (Gilk et al., 2004).

Время дивергенции между линиями горбуши нечетных и четных лет. По мнению ряда авторов, обе линии горбуши уже существовали 26 тыс. лет назад до максимума последнего оледенения (Tagrey et al., 2018; Churikov and Gharrett, 2002). Другие полагают, что они возникли гораздо раньше: согласно данным по контрольному региону мтДНК (Sato and Urawa, 2017), оценочное время дивергенции нечетной и четной линий в японских популяциях горбуши датируется в пределах от 99-131 до 105-141 тыс. лет. Мы считаем, что фактическая дивергенция линий горбуши нечетных и четных лет нереста могла произойти даже раньше, чем показывают оценки по селективно нейтральным или слабо нейтральным ДНК-маркерам. Различия между линиями по этим маркерам могут быть занижены вследствие слабого генного потока, возникающего из-за появления половозрелых особей возраста 2+ и, возможно, сеголетков (0+).

Для оценки интенсивности генного потока между двумя аллохронными линиями горбуши сошлемся на А.М. Каева (2003), который обнаружил одну рыбу возраста 2+ среди 1008 просмотренных им особей горбуши, и на работу N. Aspinwall (1974), не обнаружившего отклонений от двухлетнего возраста среди 1238 рыб нечетной и 1004 рыб четной линии. Таким образом, сводная частота отклонения от двухлетнего возраста суммарно по этим двум работам равна примерно $3 \cdot 10^{-4}$. Оценивая эффективные численности самок в линиях нечетных и четных лет в 230 тыс. и в 135 тыс. особей соответственно (Churikov and Gharrett, 2002), получим для этих линий минимальные значения миграционного параметра $2N_e m$ гораздо большего порядка, чем 1. Это говорит о заметном влиянии даже столь слабого межгруппового обмена генами на замедление генетической дивергенции

двух линий горбуши, вызванной генетическим дрейфом по селективно нейтральным аллелям (Животовский, 2021; Hartl and Clark, 1989; Gharrett and Zhivotovsky, 2003). Возможно, реклонизация ареала и более интенсивные генные потоки в экстремальные геологические эпохи могли еще более затормозить дивергенцию двух линий горбуши по селективно нейтральным участкам генома (Churikov and Gharrett, 2002; Christensen et al., 2021).

Однако расхождение между обеими линиями горбуши по функционально важным участкам генома гораздо сильнее, чем по селективно нейтральным участкам генома, и приходится на ряд прицентромерных участков хромосом, с фрагментами ДНК длиной до несколько мегабаз (Mb), предположительно, вовлеченных в мейотический (центромерный) драйв (Christensen et al., 2021). Это, в свою очередь, приводит к сниженной приспособленности гибридов и усиливает дифференцирующий отбор между аллохронными линиями горбуши. Кроме того, GWAS-анализ позволил выявить более полутора десятков участков хромосом горбуши с рядом генов-кандидатов, вовлеченных в процессы онтогенеза, иммунных реакций и адаптивное поведение особей (Christensen et al., 2021).

Генезис годичной аллохронии у горбуши и его модель. Аллохронное видообразование (т.е. видообразование путем разделения ранее единой популяции на две формы, воспроизводящиеся на одном ареале в разное время) требует генетической обусловленности времени размножения (Hendry and Day, 2005). У анадромных лососей можно считать установленной наследственную природу возраста полового созревания и, соответственно, времени возврата на нерест. Действительно, анализ молекулярной варибельности у дикого атлантического лосося *Salmo salar* показал, что морской возраст рыб (число зим, проведенных в море до нереста) имеет достаточно высокую наследуемость ($h^2 = 0.51$) (Reed et al., 2018). Сообщается также о главном гене вклада в возраст зрелости – locus *vgl13* (Varson et al., 2015). Многие минорные гены также вносят свой вклад в варибельность возраста нерестового возврата (Sinclair-Waters et al., 2020). У горбуши в пределах каждой линии отмечена наследственная детерминация раннего и позднего нереста (McGregor et al., 1998;

Kovach et al., 2013). Гибриды кеты и горбуши (кета созревает в основном в возрасте 4-5 лет, а горбуша – в 2 года), имеют обычно промежуточный возраст (Zhivotovsky et al., 2016).

Трудно предположить, что на ранних этапах формирования аллохронных линий горбуши их общая предковая популяция имела одновозрастную структуру, поскольку это новоприобретение наблюдается только у горбуши. Логичный вывод из этого обстоятельства – одновозрастность (и соответственно обе аллохронные линии) у обеих линий горбуши возникла в филогенезе одновременно, причем, видимо, симпатрически. Симпатрическое видообразование, помимо ассортативности скрещивания, требует естественного отбора против гибридов между этими формами (Coyne and Orr, 2004; Gavrillets, 2004). Потомки особей, вернувшихся на нерест в более поздние или более ранние сроки, имеют меньшую приспособленность, чем потомки рыб, которые отнерестились в оптимальные для данной формы сроки (Smoker et al., 1998).

Таким образом, число возрастных классов у горбуши регулируется двумя основными факторами: 1) наследственной детерминацией возраста полового созревания и, соответственно, большей вероятностью возврата потомства на нерест в сроки, характерные для его родителей; 2) меньшей приспособленностью особей, вернувшихся вне этого срока. Для теоретического понимания того, как эти два условия могут привести к разделению вида на две годичных аллохронных линии, рассмотрим модель, имитирующую эти условия (Животовский, неопубликовано). Согласно этой модели – в ее простейшей, до предела рафинированной форме – аллели A_1 , A_2 и A_3 контролируют возврат гомозиготных особей A_1A_1 , A_2A_2 и A_3A_3 в возрасте один, два и три года, соответственно, а гетерозиготные рыбы равновероятно возвращаются в возрасте, отвечающем каждому из аллелей, или в промежуточном возрасте. В этой модели именно аллель A_2 имитирует годичную аллохронию: особи “аллохронного” генотипа A_2A_2 возвращаются на нерест ровно через год. Эволюция популяции в этой модели инициируется меньшей выживаемостью гетерохронных особей, т.е. гибридных генотипов A_1A_2 , A_1A_3 и A_2A_3 , что формально выражается

коэффициентами отбора против этих генотипов: s_{12} , s_{13} и s_{23} , соответственно.

Результаты моделирования показывают (рис. 4), что достаточно уже одного процента отбора ($s_{13} = 0.01$) против гибридов от скрещивания особей A_1A_1 и A_3A_3 (т.е. выживания 99% особей A_1A_3), чтобы через поколения микроэволюции в популяции доминировали особи аллохронного генотипа A_2A_2 . Особи гетерохронных генотипов полностью исчезают из популяции, и она разделяется на репродуктивно изолированные линии нечетных и четных лет, если наряду с отбором против крайне гетерохронного генотипа (A_1A_3) есть, пусть даже очень слабый, отбор против особей других гетерохронных генотипов (A_1A_2 и A_2A_3). Мы не будем в данной статье углубляться в свойства этой предельно упрощенной модели. Она здесь приведена только для того, чтобы показать принципиальную возможность эволюционного сценария развития аллохронности у горбуши на основе тех ее особенностей экологии и генетики, которые были рассмотрены выше.

Об эволюционном возникновении годичной аллохронии

Хотя реальные причины и эволюционные тренды, ведущие к возникновению линий нечетных и четных лет нереста у горбуши, до сих пор непонятны (Taylor and Friesen, 2017), представленная выше модель эволюционного возникновения линий четных и нечетных лет у горбуши, говорит о возможности их генетической дивергенции по аллохронному типу. Об этом также свидетельствует наличие у горбуши и других видов тихоокеанских лососей сезонной аллохронии – сезонных рас (Gharrett et al., 2013). Трудно себе представить, что у аллохронных линий есть гены адаптации к факторам своего времени размножения, скажем, гены адаптации к нечетным годам или гены адаптации к четным годам нереста. Хотя и возможен вклад в двухгодичную цикличность в доступности того или иного жизненно важного ресурса (периодически возобновляемой пищи, например). Скорее разные генные профили (как адаптивные, так и селективно нейтральные) у дивергировавших линий горбуши могли возникнуть в ходе возрастающей репродуктивной обособленности между ними.

Вполне возможно, что за этим могли стоять эпигенетически возникшие “гетерохронные” особи, созревающие на первом или третьем году жизни, но имеющие аллохронный генотип. Их потомки созревают ровно в два года, тем более что эпигенетические перестройки могут играть большую роль в эволюции популяций и видов, особенно в измененных условиях среды (Глубоковский, 1995; Васильев, 2009). Не исключено, что именно такая ситуация возникла в Великих озерах, где в 1955 г. оплодотворенная икра линии нечетных лет была выброшена в приток оз. Верхнее и, неожиданно для всех, дала начало обеим линиям, причем до сих пор там наблюдается большое количество зрелых трехлеток (Dennis, 2017). Соответственно, невозможно длительное существование одной лишь линии – только четного или только нечетного года, если она по какой-либо причине возникла (как в Великих озерах), ибо указанные механизмы быстро образуют реципрокную аллохронную линию.

Флуктуирующие стада и аллохронная дивергенция горбуши

Почему линии горбуши во многом различаются, хотя занимают практически один и тот же ареал? Основная причина заключается в том, что они за время своей дивергенции друг от друга, значительно наследственно изменились и теперь различаются своими геномными профилями, по-разному реагируя даже на одни и те же факторы среды. Действительно, GWAS-анализ (Christensen et al., 2021) выявил 17 геномных областей с сериями генов-кандидатов в каждой из них, по которым линии четных и нечетных лет сильно отличались друг от друга. Лимбург с соавторами провели полногеномное сканирование образцов горбуши и выявили 39 генов-кандидатов на отбор между популяциями в линии четных лет, 33 – в линии нечетных лет, и лишь 5 общих (Limborg et al., 2014). Более того, даже по общим генам с варьирующими по ареалу коэффициентами отбора линии могут различаться по частотам аллелей в случае различия в паттернах флуктуирующих генных потоков (Животовский, Глубоковский, 1989). В частности, это выражается в разной степени внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия, эффективного размера популяции и генных

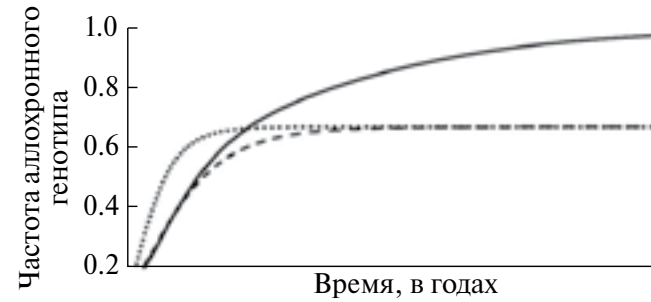


Рис. 4. Динамика частот особей аллохронного генотипа A_2A_2 в популяции при отборе против гетерохронных генотипов. Условные обозначения: жирная линия: отбор против всех гетерохронных особей с интенсивностями $s_{13} = 0.01$, $s_{12} = 0.001$ и $s_{23} = 0.001$; штриховая и пунктирная линии: отбор только против крайне гетерохронных особей A_1A_3 с интенсивностями $s_{13} = 0.01$ и 0.02 , соответственно. Длительность моделирования – 10 тыс. лет.

потоков у горбуши (Животовский и др., 1989; Зеленина и др., 2022; Zhivotovsky et al., 1994).

Горбуша резко отличается от других видов тихоокеанских лососей внутривидовой популяционной структурой, характеризующейся размытостью границ локальных стад внутри репродуктивных линий (Глубоковский, Животовский, 1986; Зеленина и др., 2022). Это обусловлено периодическими значительными изменениями направлений нерестовых потоков во время миграций от мест нагула в океане к местам нереста в реках, которые являют собой крайнюю среди всех лососей выраженность стрейнга (Глубоковский, Животовский, 1986; Каев, Животовский, 2017). В природных популяциях, если физическое перемещение особей завершается внесением их геномов в генофонд реципиентной популяции, стрейнг – это одно из фундаментальных явлений в биологии, формирующее метапопуляции и позволяющее поддерживать за счет генных потоков единство популяционной структуры вида (Животовский, 2021; Keefeg and Caudill, 2014).

Противоречат ли концепция флуктуирующих стад горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986) и ее аллохронная эволюция друг другу? Можно было бы возразить, что большие миграционные обмены между локальными стадами горбуши заблокируют дивергенцию репродуктивных линий горбуши. Однако это не так. Действительно горбуша, как и другие виды лососей, состоит из нескольких крупных географических региональных группировок.

Согласно гипотезе флуктуирующих стад, миграционные обмены между ними возникают эпизодически, в разное время и с разной интенсивностью в пределах линий четных и нечетных лет. Эффективный размер популяции на каждом уровне географической подразделенности складывается из соответствующих эффективных размеров нижнего уровня, достигая сотен тысяч и даже миллионов экземпляров в каждой из линий (Zhivotovsky et al., 1994). Поэтому флуктуирующие стада горбуши являются важнейшей популяционной особенностью в пределах каждой из линий, но, по нашему мнению, мало влияют на аллохронную эволюцию горбуши. В рамках миграционно-дрейфовой модели время полудивергенции линий потребует более чем $(0.2 \div 2) \times 10^7$ поколений (Zhivotovsky et al., 1994). Это значение слишком велико и оно говорит о том, что на самом деле указанное выше время дивергенции далеко не достигнуто, а расхождение этих двух криптических видов все еще идет в настоящее время. Поэтому, с учетом всех вышеприведенных фактов и оценок, обе аллохронные линии горбуши – это молодые, все еще дивергирующие друг от друга, близкородственные виды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования морфологической и генетической дифференциации горбуши позволили сделать вывод, что в бассейне северной части Тихого океана существуют два филогенетически близкородственных криптических вида тихоокеанских лососей, которые до нашего исследования рассматривались как один вид – горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). Описан новый вид тихоокеанских лососей – горбушка Крашенинникова *O. gorbuschka* sp. nova, а также выдвинута гипотеза о механизмах его микроэволюции и видообразования.

Мы полагаем, что виды *O. gorbuscha* sensu stricto и *O. gorbuschka* произошли путем аллохронного видообразования (возможно симпатрически), т.е. вследствие возникновения годичной аллохронии у общей многовозрастной предковой формы. Отмеченные нами различия между этими видами обуславливают их разную реакцию на одинаковые условия современной среды обитания и на их возможные эволюционные изменения в будущем, вызванные глобальной динамикой климата

и антропогенными факторами, включая загрязнение среды и промысел.

Перечисленные обстоятельства важно учитывать при проведении фундаментальных и прикладных исследований тихоокеанских лососей в целях долгосрочного управления их промысловыми запасами, а также при развитии аквакультуры и регулировании рыболовства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Д.А. Зеленину (ВНИРО) за предоставление результатов дифференциации линий горбуши по SNP маркерам и Н.Ю. Шпигальскую (Камчатское отделение ВНИРО) за содействие в сборе типовых экземпляров горбуши из рек Авача и Паратунка.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Всероссийского НИИ рыболовства и океанографии и Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук в рамках государственного задания “Генетические технологии в биологии, медицине и сельском хозяйстве № 122022600162-0”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Локальный этический комитет ИОГен РАН (протокол № 1 от 01.12.2022) вынес решение, что эксперименты на животных были обоснованы, условия содержания животных обеспечивали нормальный биологический фон и полностью соответствуют требованиям СНИЛ. Исследование не угрожает биоразнообразию. Все процедуры проведены при соблюдении ветеринарных правил, разработанных в РФ для работы с рыбами (ГОСТ 33219-2014).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоценотического кризиса // Биосфера. 2009. Т. 1. С. 166–177.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 1995.

- Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley. Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 5–66.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. 1986. Т. 12. С. 39–44.
- Горшкова Г.В., Горшков С.А. Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных лет // Доклады АН СССР. 1983. Т. 273. С. 1023–1024.
- Животовский Л.А. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Типография “Вертикаль”. 2021.
- Животовский Л.А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 157 (ч. 2). С. 4–23.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К. Роль миграций и отбора в генетической дифференциации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. С. 1235–1240.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. 1989. Т. 25. С. 1261–1274.
- Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошнина В.А. и др. Внутривидовая дифференциация азиатской горбуши по данным о последовательности митохондриального гена *cytb* // Генетика. 2022. Т. 58. С. 1280–1291.
- Иванков В.Н. О возрастной структуре популяции горбуши // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 4. С. 662–667.
- Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой // Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2003.
- Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. С. 264–274.
- Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки, т. 1. СПб: Академия наук, 1755. (репринтное издание 1994 года СПб.: Наука).
- Крашенинников С.П. Описание Земли Камчатки: с приложением рапортов, донесений и других неопубликованных материалов. Т. 1. М.-Л.: Изд-во Главсевморпути. 1949.
- Кровнин А.С., Кивва К.К., Мурый Г.П., Сумкина А.А. Влияние климатических факторов на межгодовые колебания запасов камчатской горбуши в 2014–2020 гг. // Вопр. рыболовства. 2021. Т. 22. С. 35–45. doi:10.36038/0234-2774-2021-22-4-35-45
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 1971.
- Майр Э. Популяции виды и эволюция. М.: Мир. 1974.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК. 2004.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть. 1966.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики / Генетика и размножение морских животных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. 95–104.
- Салменкова Е.А., Гордеева Н.В., Омельченко В.Т. и др. Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum в азиатской части ареала // Генетика. 2006. Т. 42. С. 1371–1388.
- Световидов А.Н. Типы видов рыб, описанные П.С. Палласом в “Zoographia Rosso-Aziatica”. Л.: Наука. 1978.
- Artedi P. Genera piscium in quibus systema titum ichthyologiae proponitur cum classibus, ordinibus, generum characteribus, specierum differentiis, observationibus plurimis. *Ichthyologiae Part III*, Emendata et aucta a J.I. Walbaum. Grypeswalidae. 1792.
- Aspinwall N. Genetic analysis of North American population of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) possible evidence for the neutral mutation random drift hypothesis // Evolution. 1974. V. 28. P. 295–305.
- Barson N.J., Aykanat T., Hindar K. et al. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon // Nature. 2015. V. 528. P. 405–408. https://doi.org/10.1038/nature16062
- Beacham T.D., Withlei R.E., Gould A.P. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 1474–1483.
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. Population structure of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in British Columbia and Washington, determined with microsatellites // Fish Bull. 2012. V. 110. P. 242–256.
- Bilton H.T., Ricker W.E. Supplementary checks on the scales of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) // J. Fish. Res. Board of Canada. 1965. V. 22. P. 1477–1489.
- Churikov D., Gharrett A.J. Comparative phylogeography of the two pink salmon broodlines: an analysis based on a mitochondrial DNA genealogy // Mol. Ecol. 2002. V. 11. P. 1077–1101.
- Christensen K.A., Rondeau E.B., Sakhrani D. et al. The pink salmon genome: uncovering the genomic consequences of a strict two-year life-cycle // PLoS One. 2021. V. 16. e0255752. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255752
- Coyne J.A., Orr H.A. Speciation. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 2004.
- Dennis J. Little giants: the unlikely journey of pink salmon in the Great Lakes. 2017. https://jerrydennis.net/1/

- post/2017/09/saga-of-the-pink-salmon.html (accessed 01.06.2023).
- Gavrilets S. Fitness landscapes and the origin of species. Princeton, NJ: Princeton University Press. 2004.
- Gharrett A.J., Joyce J., Smoker W.W. Fine-scale temporal adaptation within a salmonid population: mechanism and consequences // *Molecular Ecology*. 2013. V. 22. P. 4457–4469.
- Gharrett A.J., Smoker W.W. Two generations of hybrids between even- and odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): a test for outbreeding depression? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 1744–1750.
- Gharrett A.J., Smoker W.W., Reisenbichler R.R., Taylor S.G. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-broodyear pink salmon // *Aquaculture*. 1999. V. 173. P. 117–129.
- Gharrett A.J., Zhivotovsky L.A. Migration. “Population genetics: principles and applications for fisheries scientists”, Bethesda, Maryland: Am. Fish. Soc. 2003. P. 141–174.
- Gilk S.E., Wang I.A., Hoover C.L. et al. Outbreeding depression in hybrids between spatially separated pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, populations: marine survival, homing ability, and variability in family size // *Env. Biol. Fish.* 2004. V. 69. P. 287–297.
- Hartl D.L., Clark A.G. Principles of population genetics (2nd Ed.). Sunderland, Mass.: Sinauer Ass. Inc. Publ. 1989.
- Hendry A.P., Day T. Population structure attributable to reproductive time: Isolation by time and adaptation by time // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 901–916.
- Kovach R.P., Gharrett A.J., Tallmon D.A. Temporal patterns of genetic variation in a salmon population undergoing rapid change in migration timing // *Evol. Appl.* 2013. V. 6. P. 795–807.
- Keefer M.L., Caudill Ch.C. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates // *Rev Fish Biol, Fisheries*. 2014. V. 24. P. 333–368.
- Limborg M.T., Waples R.K., Seeb J.E., Seeb L.W. Temporally isolated lineages of pink salmon reveal unique signatures of selection on distinct pools of standing genetic variation // *J. Heredity*. 2014. V. 105. P. 835–845.
- McGregor A.J., Lane S., Thomason M.A. et al. Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon // *N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull.* 1998. V. 1. P. 262–273.
- Nicolette J.P., Spangler G.R. Population characteristics of adult pink salmon in two Minnesota tributaries to Lake Superior // *J. Great Lakes Res.* 1986. V. 12. P. 237–250.
- Podlesnykh A.V., Kukhlevsky A.D., Brykov V.A. A comparative analysis of mitochondrial DNA genetic variation and demographic history in populations of even and odd-year broodline pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), from Sakhalin Island // *Environ. Biol. Fish.* 2020. V. 103. P. 1553–1564.
- Reed T.E., Prodöhl P., Bradley C. et al. Heritability estimation via molecular pedigree reconstruction in a wild fish population reveals substantial evolutionary potential for sea-age at maturity, but not size within age-classes // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 2018. V. 76. 5. https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0123
- Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region // *Environ. Biol. Fish.* 2017. V. 100. P. 1355–1372.
- Sinclair-Waters M., Ødegård J., Korsvoll S.A. et al. Beyond large-effect loci: large-scale GWAS reveals a mixed large effect and polygenic architecture for age at maturity of Atlantic salmon // *Genet. Select. Evol.* 2020. V. 52. P. 9. https://doi.org/10.1186/s12711-020-0529-8
- Smoker W.W., Gharrett A.J., Stekoll M.S. Genetic variation of return date in a population of pink salmon: A consequence of fluctuating environment and dispersive selection? // *Alaska Fish. Res. Bull.* 1998. V. 5. P. 46–54.
- Tarpey C.M., Seeb J.E., McKinney G.J. et al. Single-nucleotide polymorphism data describe contemporary population structure and diversity in allochronic lineages of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2018. https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/cjfas-2017-0023
- Taylor R.S., Friesen V.L. The role of allochrony in speciation // *Mol. Ecol.* 2017. V. 26. P. 3330–3342.
- Zhivotovsky L.A., Tochilina T.G., Shaikhaev E.G. et al. Hybrids between chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*O. gorbuscha*): High growth rate, intermediate age, intermediate color pattern, different scale shape, and potential negative effects on pink and chum salmon production // *J. Fish Biol.* 2016. V. 89. P. 2098–2106.
- Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J., McGregor A.J. et al. Gene differentiation in Pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): Facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // *Canad. J. Aquat. Sci.* 1994. V. 51 (suppl. 1). P. 223–232.

A New Species of Pacific Salmon – Rosy Salmon *Oncorhynchus gorbuschka* sp. nova: Description and Genesis of the Taxon

M. K. Glubokovsky^a, L. A. Zhivotovsky^{a, b}

^a*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography*

^b*Vavilov Institute of General Genetics*

Many years of comprehensive research in the morphological and genetic differentiation of pink salmon led us to the conclusion that there are two closely related cryptic Pacific salmon species in the North Pacific basin, which had previously been regarded as a single species of *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). A new species of Pacific salmon, the rosy salmon (as a colloquial name) *O. gorbuschka* sp. nova Glubokovsky et Zhivotovsky, occupies almost the same range as the nominate species pink salmon (as a colloquial name) *O. gorbuscha* (Walbaum). The most striking ecological difference of these species – rosy salmon spawns only in odd years, and pink salmon – only in even years, forming two reproductively isolated broodlines throughout the natural range. There are quite relief differences between them, that can be detected with the modern research methods, in demographic features, multidimensional morphological traits, protein and DNA markers, and full-genome profiles. Presumably, both of these species are relatively young, evolutionarily diverging from each other during sympatric allochronic evolution leading to a single age class. As a result, all sexually mature individuals of each broodline – of even and odd years of spawning (with rarest exceptions within the natural spawning range) – reproduce in river basins in exactly two years, dying soon after spawning. Presence of two species of *O. gorbuscha* requires their separate accounting at fundamental and applied researches, fishery and regulation of fishery, protection, artificial reproduction.

Keywords: pink salmon, rosy salmon, Pacific salmon, new species, allochronic evolution, species divergence, reproductive isolation