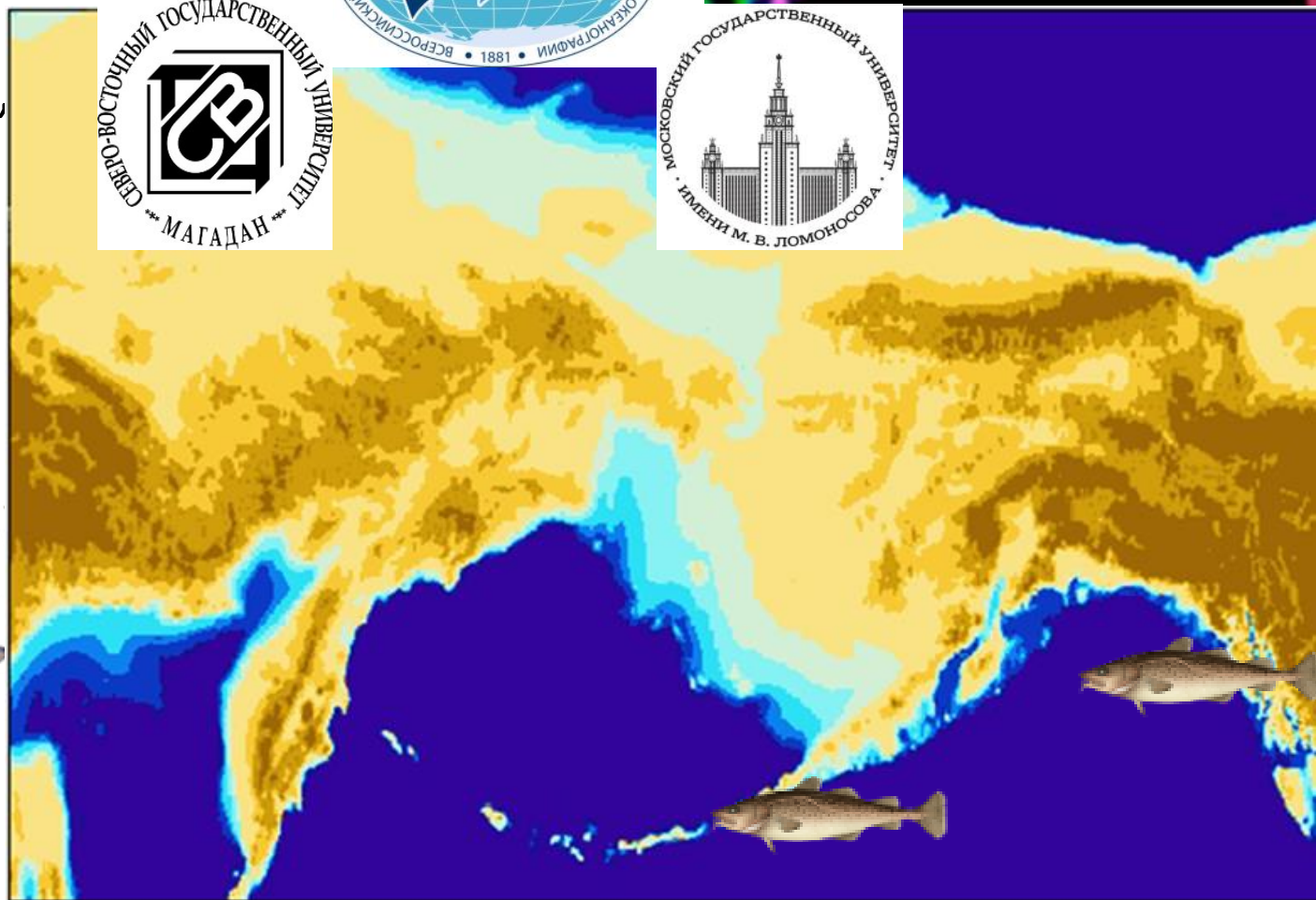


ГЛОБАЛЬНЫЕ КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ У МОРСКИХ РЫБ

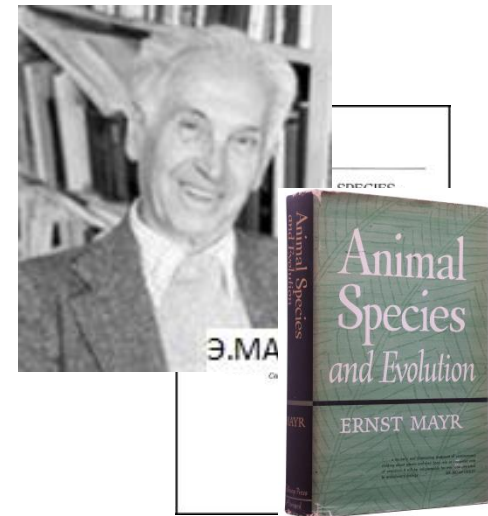
Строганов А.Н.,
Пономарева Е.В.,
Беляев В.А.,
Смирнов А.А.,
Жукова К.А.



Цель нашего сообщения – продемонстрировать особенности и преимущества комплексного подхода при анализе структуры и динамики формообразовательных процессов в группировках морских рыб, выявлении причинно-следственных связей формирования современной надвидовой и внутривидовой структуры у морских рыб.

Так по мнению известного исследователя-эволюциониста Эрнста Майра (Mayr, 1970) применение комплекса дисциплин, включающий генетику, морфологию, биогеографию, систематику, палеонтологию и др. позволяет дать ясную картину структуры формообразовательных процессов. При этом построения на основе какой-либо узкой области приводят, порой, к ложным результатам.

Сходные представления присущи и российским исследователям. Например М.В.Мина (1986) также придерживается мнения необходимости комплексного рассмотрения фенетических и генетических характеристик.

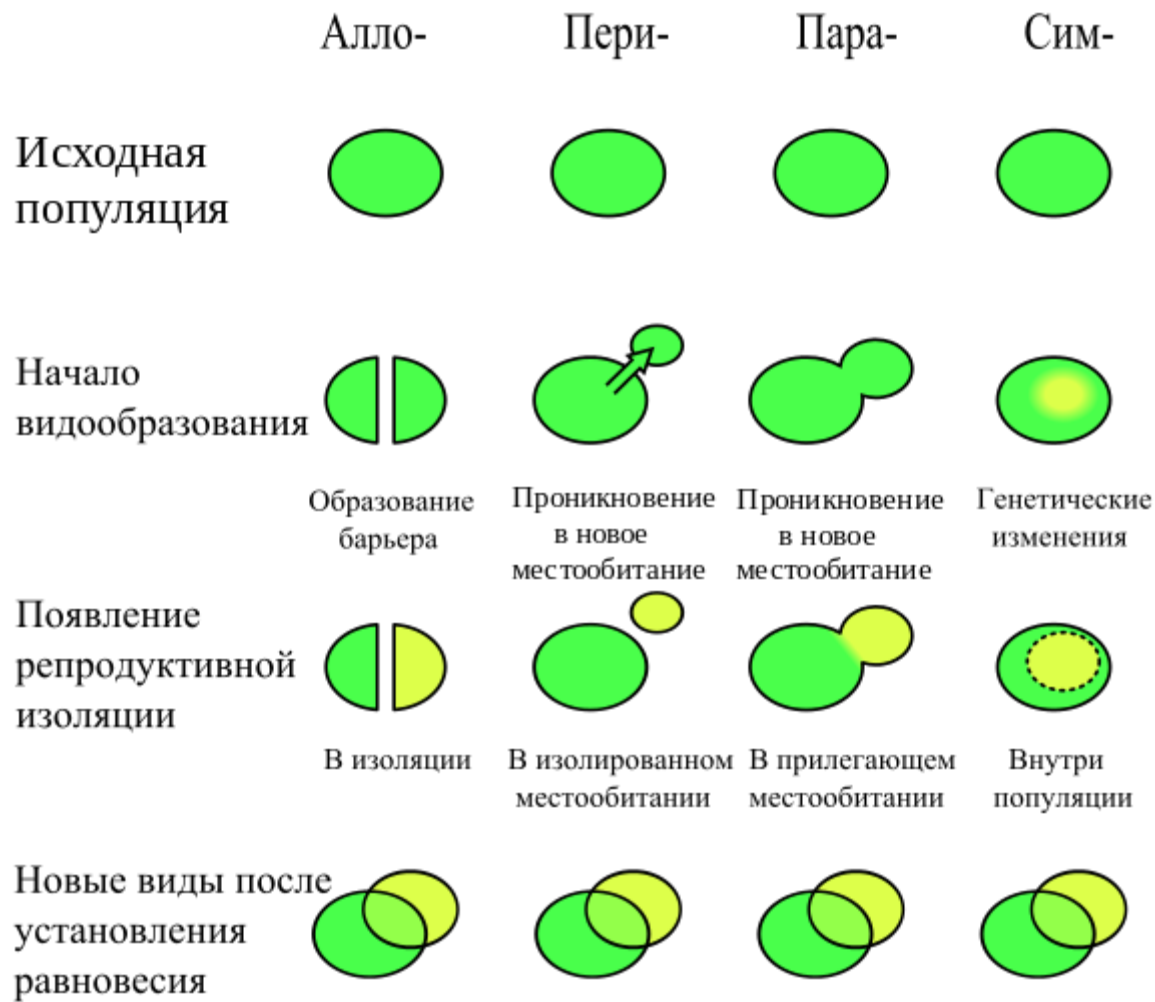


При этом, несмотря на приоритетность в настоящее время результатов генетических исследований и стремлении некоторых исследователей при интерпретации полученных данных ограничиваться использованием подходов на основе статистических алгоритмов, в работах целого ряда авторов отмечается важность применения комплексного подхода с учетом особенностей изменения климато-океанологических характеристик, биологических, морфологических и др. параметров, комплекса дисциплин, включающих генетику, морфологию, биогеографию, систематику, палеонтологию и др. (Алтухов и др., 2004; Абрамсон, 2007, 2009; Картавцев, 2008; Строганов, 2020; Животовский, 2021; Avise, 2009).



Термин «филогеография» (phylogeography) был введен Авайсом и соавторами в 1987 г. (Avise et al., 1987).

Филогеография изучает пространственное распределение генеалогических групп



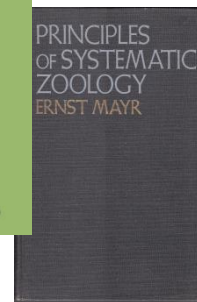
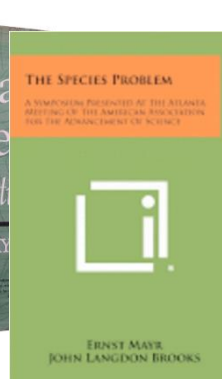
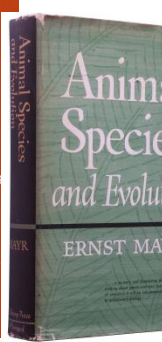
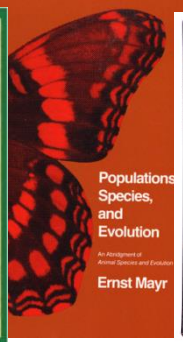
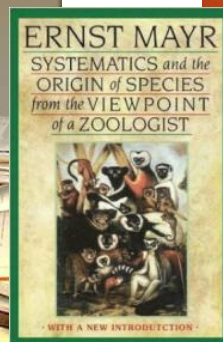
Географическое видообразование

Географическое (аллопатрическое) видообразование, основывающееся на пространственной изоляции, является наиболее распространенным у животных. Идеи о географическом видообразовании, сформулированные в середине XIX века первоначально М. Вагнером, были модифицированы и развиты в XX веке Э. Майром, превращены им в стройную концепцию аллопатрического видообразования. Отмечается, что в изолированной географической популяции действует свое специфическое действие отбора. С течением времени микроэволюционные процессы приводят к накоплению изменений в генофонде изолированной группировки, формированию механизмов репродуктивной изоляции.

В основе причин географической изоляции лежат взаимодействия литосферных плит, которое сопровождается также и изменениями климато-океанологических характеристик на глобальном уровне.



Мориц Вагнер (1813-1887 г.) немецкий географ и естествоиспытатель. На основе наблюдений, сделанных во время путешествий, Вагнер сформулировал представления об эволюции, в соответствии с которыми считается, что географическая изоляция видов является важным условием видообразования. Вагнера признают одним из основоположников зоогеографии.



Эрнст Майр, Mayr Ernst (1904–2005) – один из крупнейших мировых биологов-эволюционистов.



Мобилизм — научное направление в геологии, концепция, допускающая значительные (до тысяч километров) горизонтальные перемещения участков земной коры или литосферы, в том числе континентов. Немецкий ученый метеоролог — Альфред Вегенер 6 января 1912 года выступил на собрании Немецкого геологического общества с докладом о дрейфе материков. Исходной посылкой к созданию теории стало совпадение очертаний западного побережья Африки и восточного Южной Америки, изучение геологии побережья обоих континентов выявило множество схожих геологических комплексов, которые совпадали при совмещении так же, как и береговая линия.

Альфред Вегенер

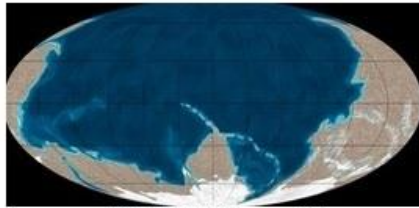
Другим направлением доказательства теории стали палеоклиматические реконструкции, которые демонстрировали климатическую зональность древних геологических эпох единого континентального блока, в состав которого входили Африка, обе Америки и Индия.

Фиксизм — научное направление в геологии, исходящее из представлений о фиксированном, неизменном положении континентов на земной поверхности. Согласно концепции фиксизма, решающая роль в развитии земной коры отводится вертикальным движениям. Возникновение океанов рассматривается как результат опускания континентальной земной коры и её превращения в океаническую, более тонкую. Фиксистские представления были распространены в геологической науке в 30—50-е годы XX века. С середины 1960-х годов вследствие получения массива новых научных данных мобилистские идеи заняли господствующее положение в геологии.

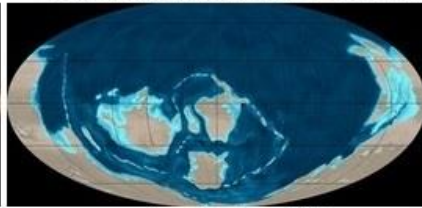
Результаты современных исследований показывают, что в различной степени, но положения обоих направлений имеют место в формировании поверхности Земли.

Шестьсот миллионов лет континентального дрейфа

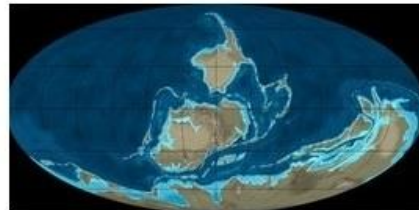
feanoturi.livejournal.com/1464623.html



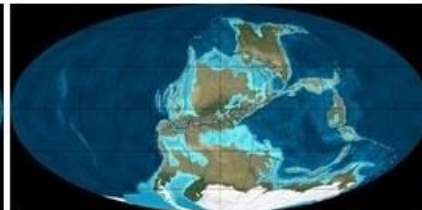
Эдиакарий 600 млн.л.н.



Кембрий 500 млн.л.н.



Девон 400 млн.л.н.



Каменноугольный 300 млн.л.н.



Триасский 220 млн.л.н.



Юрский период 150 млн.л.н.



Меловой период 90 млн.л.н.



Палеоген 50 млн.л.н.



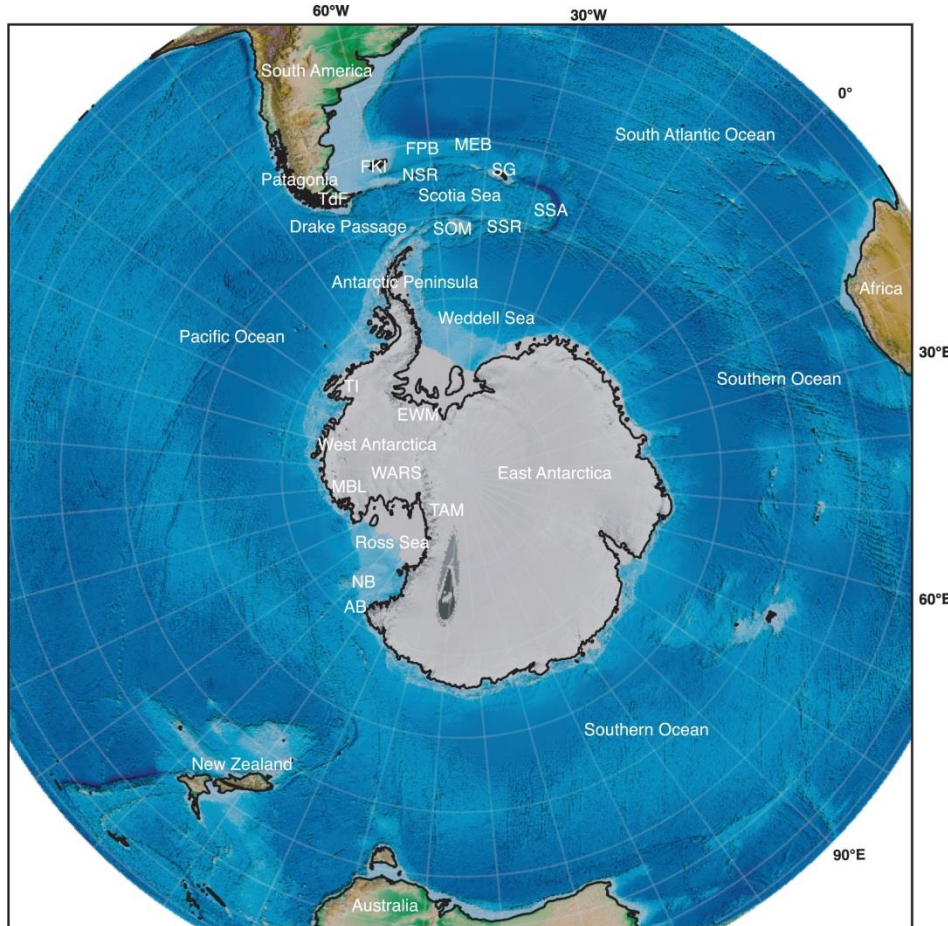
Неоген 20 млн.л.н.



Четвертичный наст. время



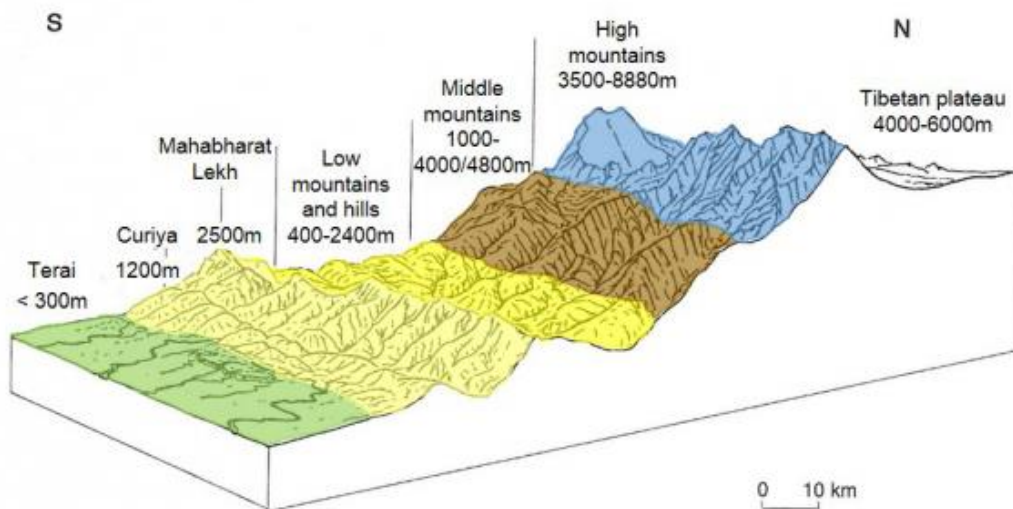
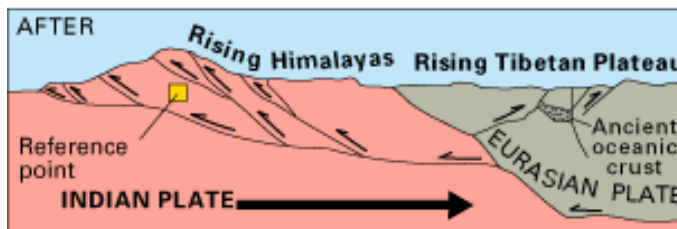
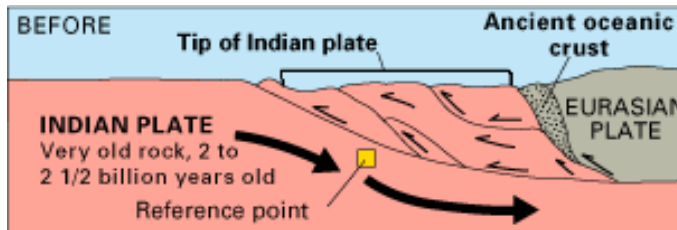
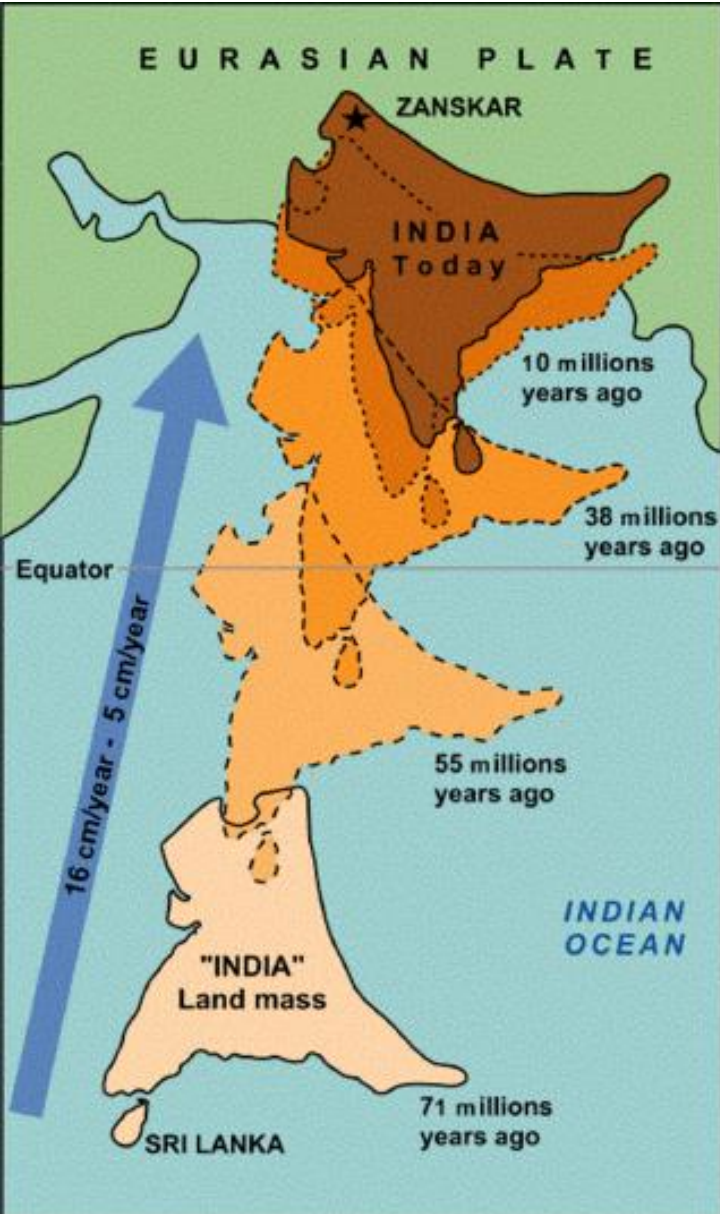
Формирование климато-океанологических условий в северной части Северного полушария связано с взаимодействиями литосферных плит



Отделение Антарктиды от остальных континентальных блоков началось около 50 миллионов лет назад в результате открытия между Антарктидой и Южной Америкой пролива Дрейка (плита Скоша) и Тасманского прохода между Антарктидой и Австралией. Образование и разрастание антарктического ледникового щита связано с расширением плиты Скоша около 30–25 миллионов лет назад и установлением мощного циркумполярного течения, изолировавшего Антарктиду от теплых вод низких широт. Хронологически полное отделение Антарктиды совпадает с началом устойчивого глобального похолодания.

van de Lagemaat S.H.A., Swart M.L.A., Vaes B., Kosters M.E., Boschman L.M., Burton-Johnson A., Bijl P.K., Spakman W., van Hinsbergen D.J.J. Subduction initiation in the Scotia Sea region and opening of the Drake Passage: When and why? // Earth-Science Reviews. 2021. 215. 103551. 1-25.

https://sars.els-cdn.com/content/image1-s2.0-S0012825221000507-gr2_lrg.jpg



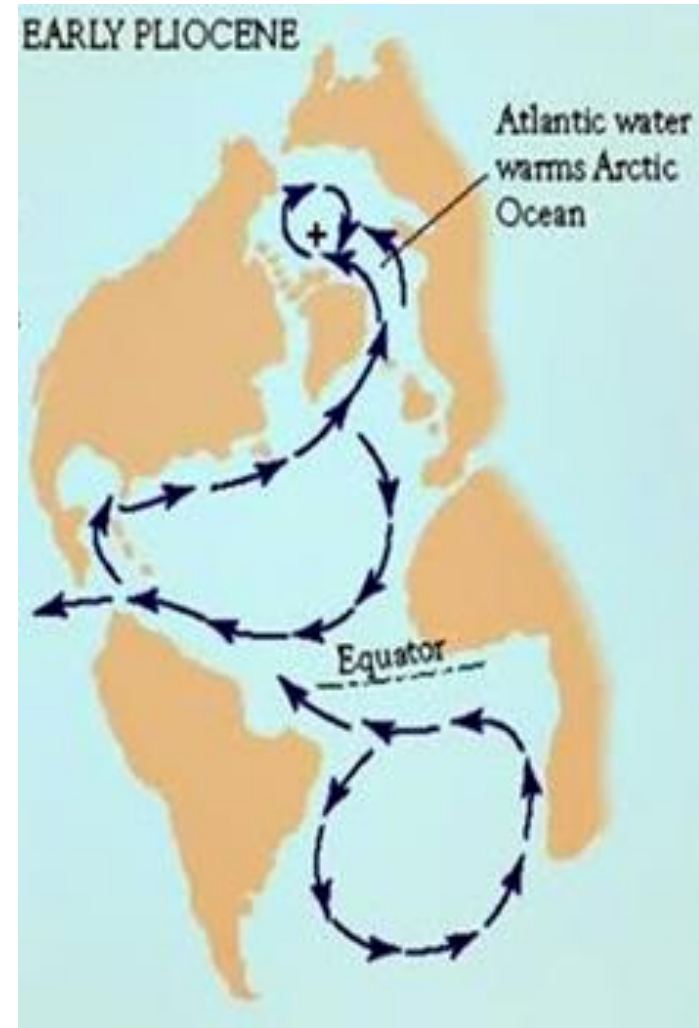
J. Smadja 2003, adapted from figure in Ramsay, 1986

Схема процесса столкновения Индийской и Евразийской плит. Изображение с сайта eoearth.org

Коллизия – столкновение литосферных плит - континентальная кора сходится с континентальной их встречное движение компенсируется деформацией литосферы, ее утолщением и образованием горных складчатых систем.

Pierre Dèzes 1999, "Tectonic and metamorphic Evolution of the Central Himalayan Domain in Southeast Zanskar (Kashmir, India)". Mémoires de Géologie (Lausanne) No. 32, ISSN 1015-3578 or the website: <http://comp1.geol.unibas.ch/zanskar/>
 India-Eurasia collision 70-0 Ma This image comes from an online version of the PhD thesis of Pierre Dèzes (1999; Institut de Mineralogie et Petrographie, Université de Lausanne). Dèzes gives permission for "Documents on this site can be used inasmuch as reference is clearly made to the above-mentioned publication and/or this website". Despite the dates on the image, the author states that the collision with the Eurasian plate occurred 55 Ma.

По литературным данным формирование Панамского перешейка (Центральноамериканский перешеек) между Северной и Южной Америками завершилось около 3 млн.л.н. При этом, процесс формирования перешейка занимало длительное время. Так, например, проникновение глубинных атлантических вод в Тихоокеану практически прекратилось при снижении глубин в районе перешейка до 1000м в среднем миоцене, активный обмен подповерхностных вод Атлантического и Тихого океанов сократился 6 - 5 млн лет назад на фоне прогрессирующего обмеления. Соответственно, и формирование переноса экваториальных атлантических вод в северном направлении также произошло на фоне прекращения возможности перемещения в экваториальной области вод поверхностного западного пассатного течения в Атлантике, что способствовало формированию Палео-Гольфстрима (Kaneps, 1979; Nisancioglu et al., 2003; Schneider B., Schmittner A., 2006; Bloxsom, 2013). Также отмечается, что с увеличением интенсивности Палео-Гольфстрима увеличился перенос влажного воздуха в северный регион, что на фоне тепляющего эффекта привело к ледниковым периодам (Lear et al., 2003).



Образование Панамского перешейка и формирование Гольфстрима ок. 5 млн.л.н.

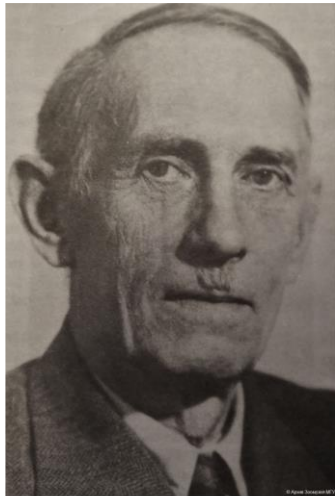
В рамках реализовавшегося комплексного подхода рассматривались также теоретические разработки, выполненные в середине прошлого века на каф.ихтиологии МГУ:

- Периодизации развития рыб (проф. В.В.Васнецов)
- Экологические группы рыб (по типу нереста) (проф. С.Г.Крыжановский)
- Зоогеографические комплексы у рыб (чл.корр.АН СССР Г.В.Никольский)

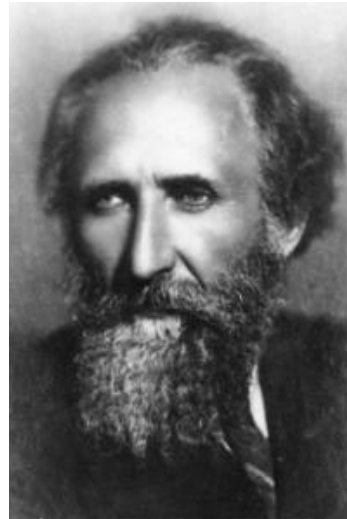
Периодизации развития рыб - применительно к выделению денатантной и контрнатантной фаз в онтогенезе рыб (по: Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М.-Л.: Изд. АН СССР. 1947 (с.19)

Экологические группы рыб – применительно к пелагофильной и субстратофильной группам

Зоогеографические комплексы у рыб – применительно к распределению рыб бореальной, Бореально-арктической зон



Васнецов Владимир Викторович
(1889 – 1953)



С.Г. Крыжановский. Архив Зоомузея МГУ.
1891–1961



Никольский
Георгий Васильевич
(1910 – 1977)

Денатантная фаза онтогенеза в связи с практически полной зависимостью от экологических условий, характеризуется высоким уровнем морфо-физиологической изменчивости (ценогенезы). Так, например, строение и свойства яйцевых оболочек у костистых рыб в большей степени определяются экологией нереста вида, чем его систематической принадлежностью (Расс, 1953; Соин, 1968; Микодина, 1980; Макеева, 1992; Чмилевский, 2009).

Микодина Е.В. 1980. Структура яйцевых оболочек зрелых яиц некоторых костистых рыб // Онтогенез. № 1. С. 101–106.

Макеева А. П. Эмбриология рыб. М.: МГУ. 1992. 216 с.

Соин С.Г. Приспособительные особенности развития рыб. М.: МГУ, 1968. 90 с.

Чмилевский Д. А. Параллелизмы в организации морфологических структур развивающихся ооцитов костистых рыб // Вестник Санкт-петербургского университета. 2009. Сер.3. Вып. 3. С. 69-81.

Расс Т. С. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб //Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: АН СССР. 1953. С. 183–199.

В качестве модельных объектов для исследования формообразовательных процессов выбраны роды *Clupea* и *Gadus*. Как морские обитатели с амфибореальным распространением, активные пловцы, треска и сельдь не ограничена локальными водоемами. В связи с высокой численностью на формирование их генофондов не оказывают влияние стохастические процессы. Высокая плодовитость препятствует формированию малочисленных группировок с признаками инбридинга.

Также треску и сельдь можно считать рекордсменами среди рыб по количеству проведенных научно-исследовательских работ различной направленности как отечественными, так и зарубежными исследователями.

Проведение сравнительного анализа особенностей расселения и формообразования представителей рр. *Clupea* и *Gadus* под воздействиями палеоклиматических событий и условий среды обеспечивает в определенной степени **верификацию достоверности выполняемых реконструкций макро- и микроэволюционных процессов, исходя из постулата, что сходные паттерны у разных видов свидетельствуют о том, что они сформировались под влиянием одних и тех же палеогеографических событий [Абрамсон, 2007, 2009].**

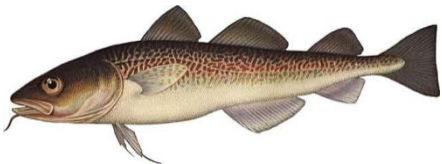
Атланти́ческая треска́ (*Gadus morhua*)



Атлантическая сельдь (*Clupea harengus*)



Тихоокеанская треска (*Gadus macrocephalus*)



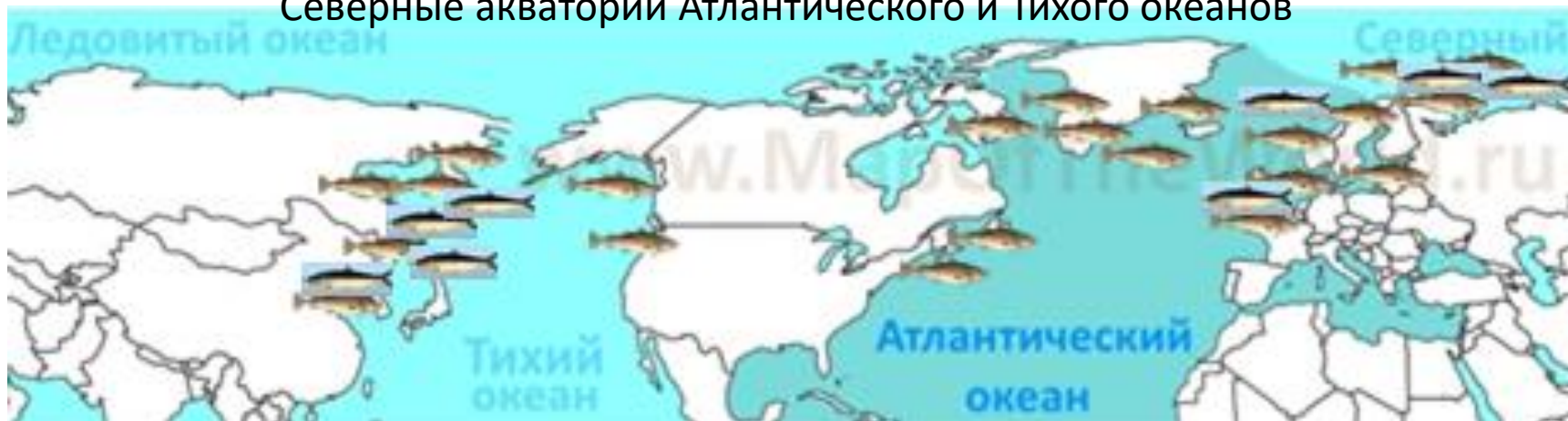
Сельдь тихоокеанская (*Clupea pallasii*)



Информация по объему материала сельди и трески

(данные биологических, морфологических, популяционно-генетических исследований)

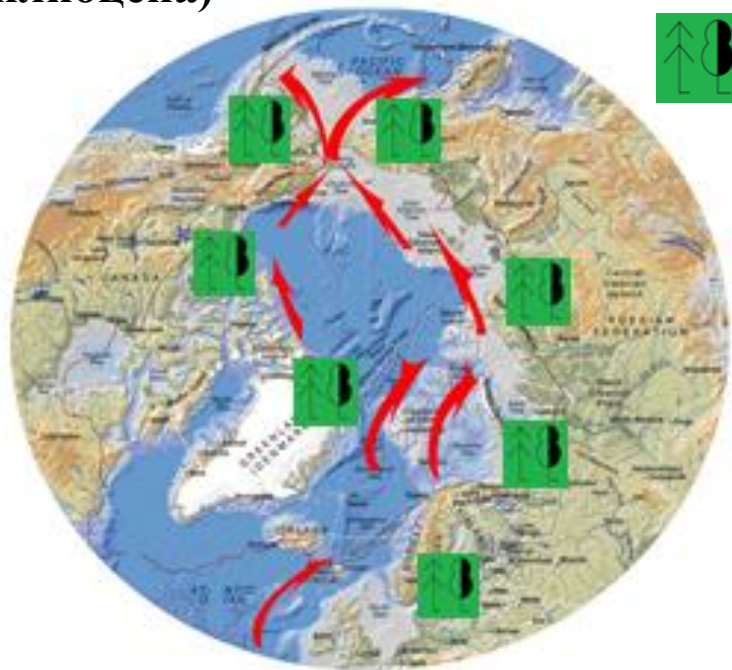
Северные акватории Атлантического и Тихого океанов



Северный Ледовитый океан – евроазиатские прибрежные акватории



Расселение сельди и трески в Северную Пацифику около 5 млн.лет назад (на границе миоцена и плиоцена)

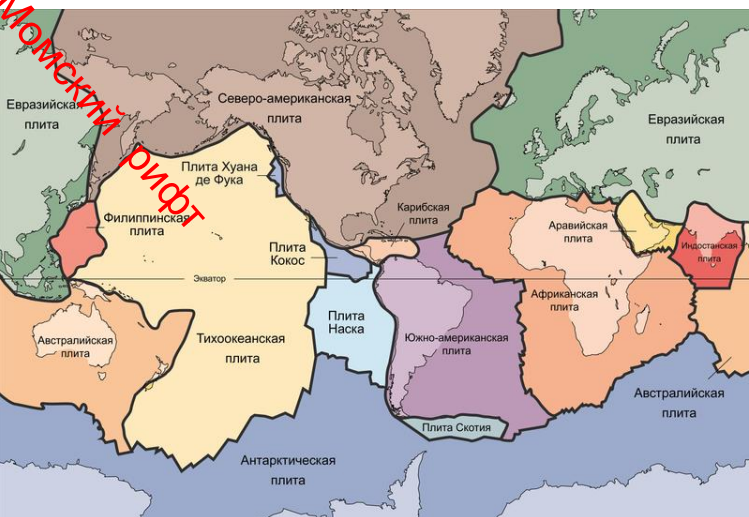


- зона смешанных хвойных и мелколиственных лесов

Пролив между Чукотской и Алясской отсутствовал около 100 млн.лет. (с верхнего мела по верхний неоген), благодаря чему четко отслеживаются центры видообразования таксонов бореального комплекса у рыб



происходят сдвиговые смещения плит.



Открывшийся около 5 млн.лет назад (на границе миоцена и плиоцена) Берингов пролив (ширина 35-86 км и глубина 30-50 м), представляет собой узкий тектонический грабен суб-меридионального простирания, образовавшийся в результате опускания жестких тектонических блоков Чукотского и Юконского массивов в результате взаимодействия (сдвиговые смещения плит, транс-формные границы) Евразийской литосферной плиты и Североамериканской (Момский рифт).

Возможность расселения сельди и трески из Северной Атлантики через арктические акватории в северную часть Тихого океана была обеспечена на фоне отсутствия оледенения Арктики (бореальная область), более высоких температур воды (на арктическом побережье не было тундры, распределялась зона смешанных хвойных и мелколиственных лесов) в нижнем плиоцене.

Первая фаза видообразования в родах *Clupea* и *Gadus*

Похолодание Арктики в плиоцене (около 3,5 – 3,0 млн. лет назад) с последующим ростом объемов ледниковых щитов и регрессией океана (около 50м) способствовало вытеснению представителей бореальной ихтиофауны - сельди и трески из арктических вод с формированием репродуктивно изолированных группировок в Атлантике и Пацифике (географическая изоляция) -

аллопатрическое (географическое) видообразование

Сельдь тихоокеанская
Clupea pallasii

Треска тихоокеанская
Gadus macrocephalus



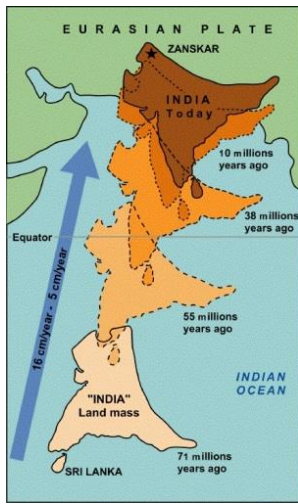
Clupea harengus
Сельдь атлантическая

Треска атлантическая
Gadus morhua

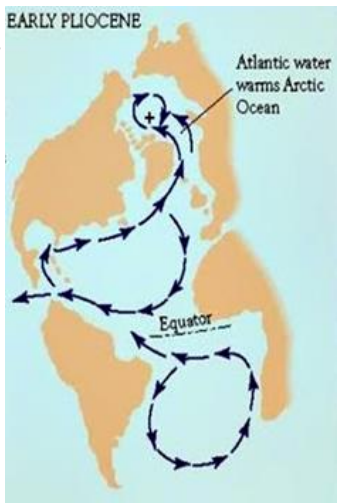
А.



Б.



В.



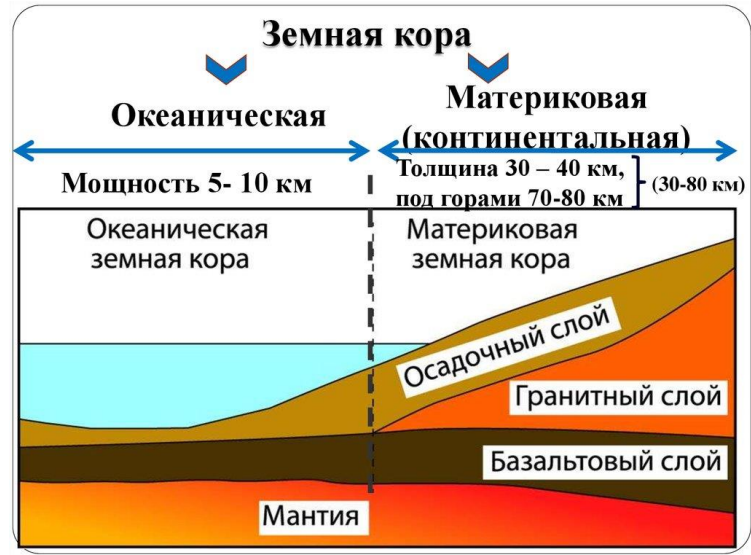
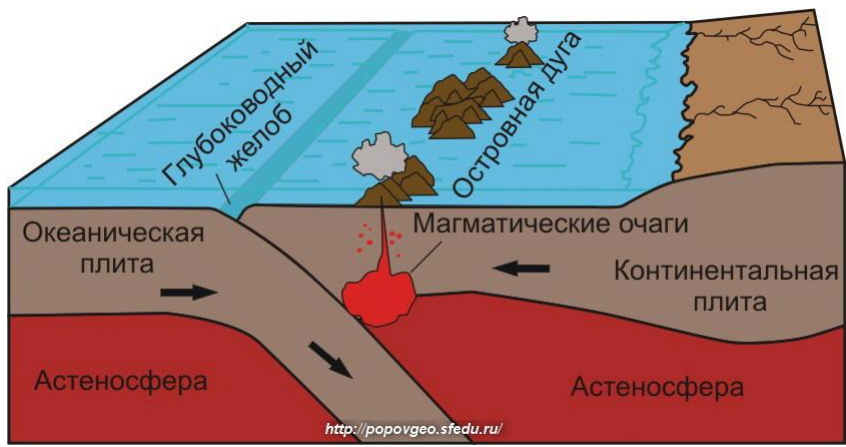
На процесс интенсификации плиоценового похолодания Арктики влияние оказали последовательно тектонические процессы: обособление Антарктиды (А), конвергенция Индостанской плиты с Евразийской (Б) и формирование сухопутной связи между Северной и Южной Америками (В) вследствие конвергенции Североамериканской и Южноамериканской литосферных плит

Зоогеографические комплексы у рыб

Вселившись через Берингов пролив, треска и сельдь в Северной Пацифике столкнулись с совершенно отличающейся от атлантической морфоструктурой дна океанского ложа.



В Тихом океане, в связи с особенностями взаимодействия материковой и океанической коры (субдукция), нижняя сублитораль, гораздо уже, чем в Атлантике, и переходит в окаймляющие материки и архипелаги глубоководные желоба (глубина 6000 м и более).



Зоны субдукции в Тихом океане. Глубоководные желоба.

<https://teach-in.ru/file/synopsis/pdf/geology-of-the-seas-and-oceans-kopaevich-M.pdf>

Изменение биологии нереста у сельди и трески в Северной Пацифике

Сельдь, вселившись в северную Пацифику, вынужденно изменила локализацию нерестилищ. Если в Северной Атлантике сельдь нерестится на галечно-песчаных грунтах (субстратофильная, псамофильно- литофильная экологическая группа) обширного материкового шельфа на глубинах преимущественно 100–200 м (нижняя сублитораль), то в Северной Пацифике нерестилища на растительный субстрат (субстратофильная, фитофильная экологическая группа) располагаются на глубинах всего от 3 до 15м, в связи с чем сельдь вынуждена была адаптироваться на физиологическом уровне (ценогенезы) к характерным для акваторий нижней литорали значительным изменениям температурно-соленостных характеристик (от - 0,8°C до +11°C, солености в пределах 5 – 34 ‰, к повреждающему воздействию комплекса дополнительных факторов, как нагонно-волновые воздействия, приливно-отливные течения, инсоляция, льды, выросший объем выедания икры и др. Переход тихоокеанской сельди к нересту в зоне нижней литорали определил рост эврибионтности в период раннего развития, что обеспечило тихоокеанской сельди расселение вдоль арктического побережья Евразии в послеледниковый период в голоцене (11-6 тыс.лет назад)..

Бурный нерест тихоокеанской сельди в прибрежье залива Анапка (Берингово море) в мае 2022г.

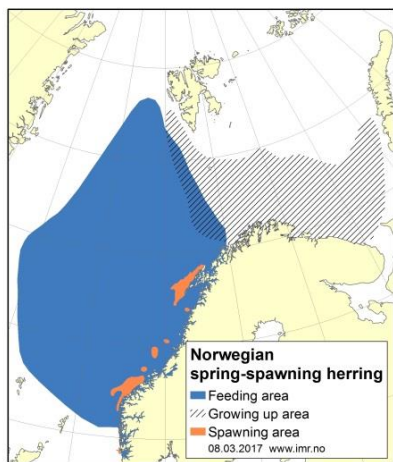
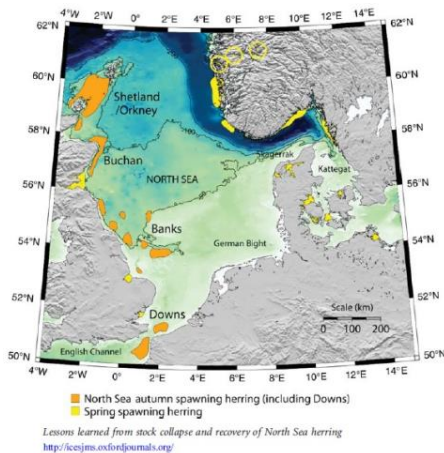


Пример отложенной икры тихоокеанской сельди на растительном субстрате



Сокращение площадей нерестилищ при ледниковых регрессиях океана

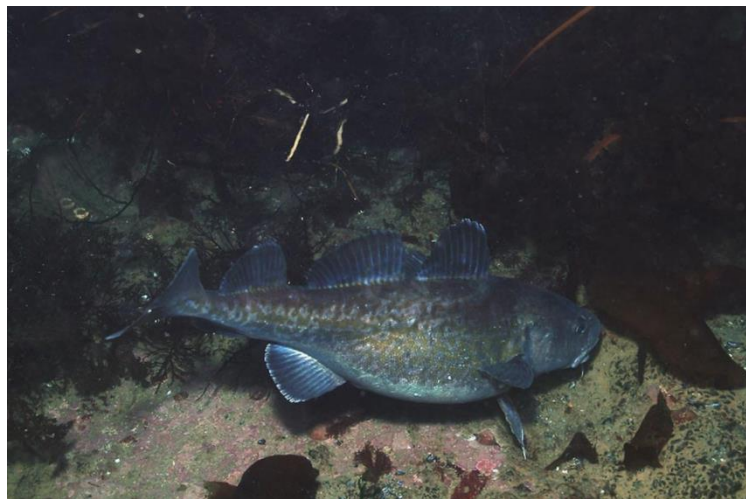
**Экологические группы рыб по типу нереста
Периодизации развития рыб**



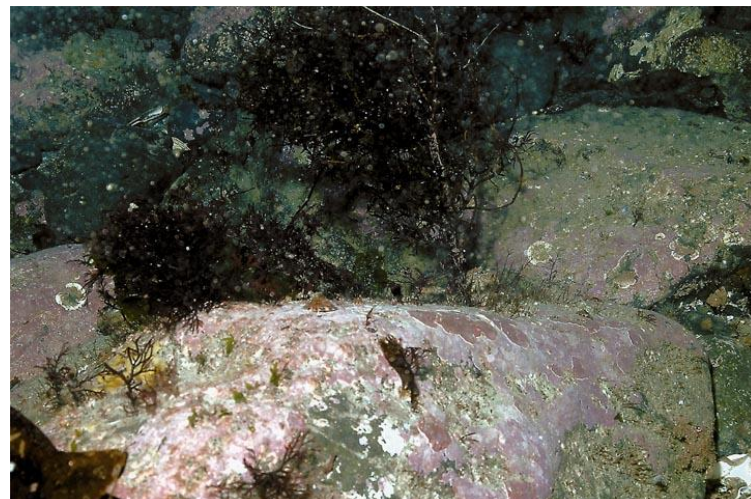
<https://www.hi.no/en/hi/tema sider/species/herring>

Треска, вселившись в северную часть Тихого океана через открывшийся в нижнем плиоцене Берингов пролив, с целью сокращения денатантной фазы в раннем онтогенезе и опасности выноса молоди в зоны глубоководных желобов, вынуждена была сменить экологическую группу пелагофилов на субстратофилов (фито-, литофилы). На фоне отсутствия необходимости гидратации на завершающей фазе оогенеза, соответственно, уменьшения диаметра ооцитов, треска получила возможность перейти от порционного к единовременному нересту.

Нерест тихоокеанской трески в прибрежье Тауйского залива (Охотское море) (фото Белый М.Н.).



Пример отложенной икры Тихоокеанской трески



Оболочка икры

А – атлантическая треска; Б – тихоокеанская треска.

1 – первичная оболочка (лучистая);

2 – вторичная оболочка (хорион)



Икра пелагическая

Gadus morhua

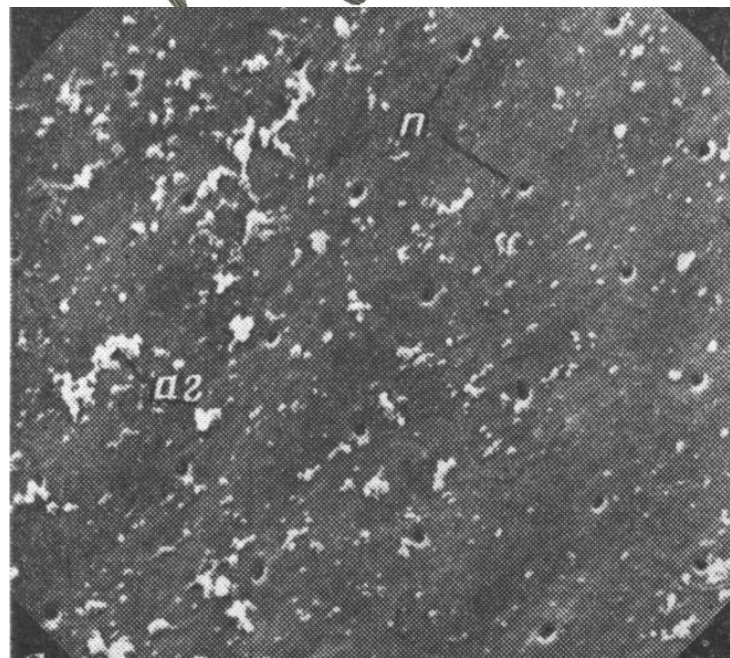


Икра донная

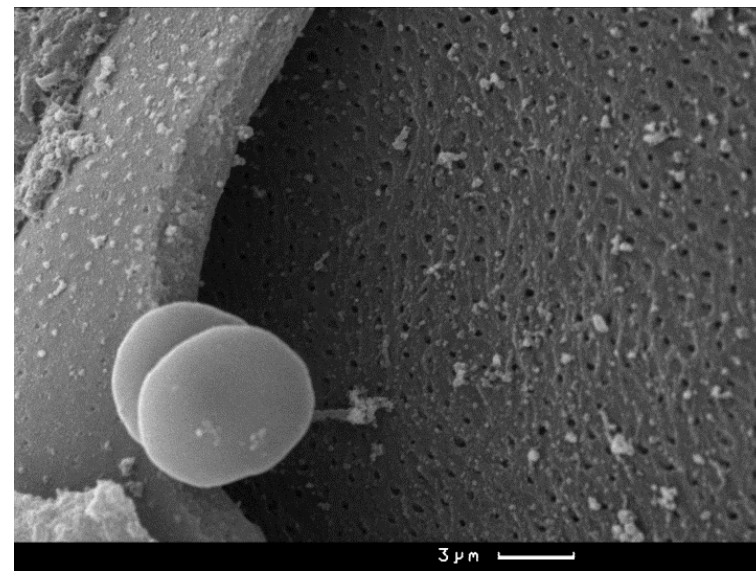


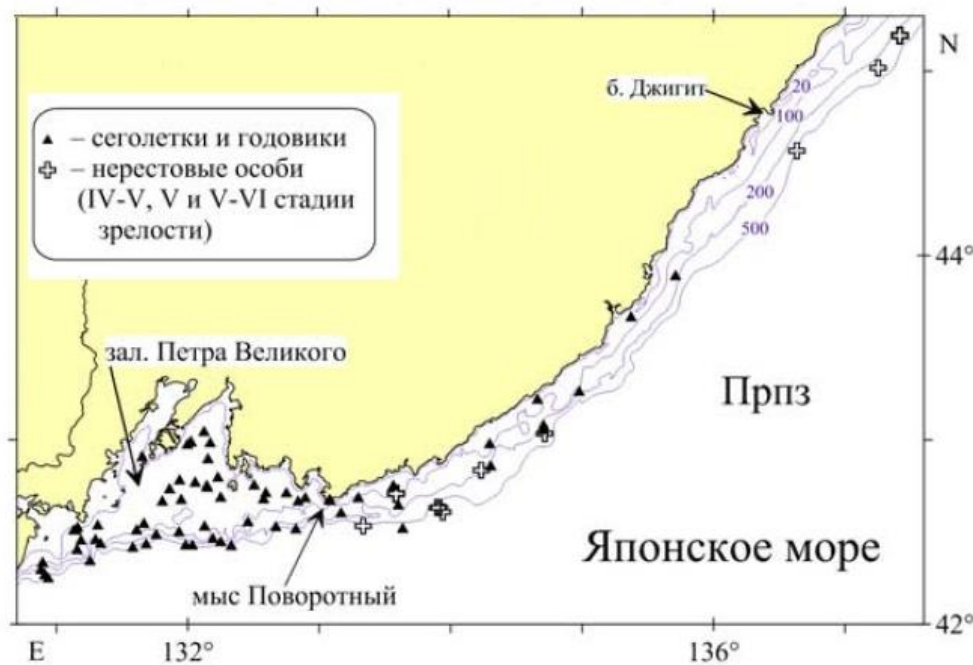
Gadus macrocephalus

Оболочка овулировавшего яйца трески (*Gadus macrocephalus*)



Оболочка овулировавшего яйца трески (*Gadus morhua*): п – поры (Микодина, 1987)





Распределение мест поимок нерестовой тихоокеанской трески и её молоди в западной части Берингова моря (по: Савин, 2016)

Распределение мест поимок нерестовой трески и её молоди по: Савин, 2016

Савин Андрей Борисович e-mail: andrsavin@tinro.ru

Откладывание тихоокеанской треской донной адгезивной икры в прибрежных акваториях, чтобы избежать гибели молоди в глубоководных желобах

Нерестилища тихоокеанской трески в северных частях ареала находятся на внешнем крае шельфа и верхней части склона в открытых водах или на мелководье в прибрежной зоне. Нерестилища в открытых водах располагаются в местах, где благодаря существующей динамике вод обеспечены условия переноса выклюнувшихся пелагических личинок и мальков на мелководья — в места дальнейшего развития, где снижен риск их выноса в открытое море.

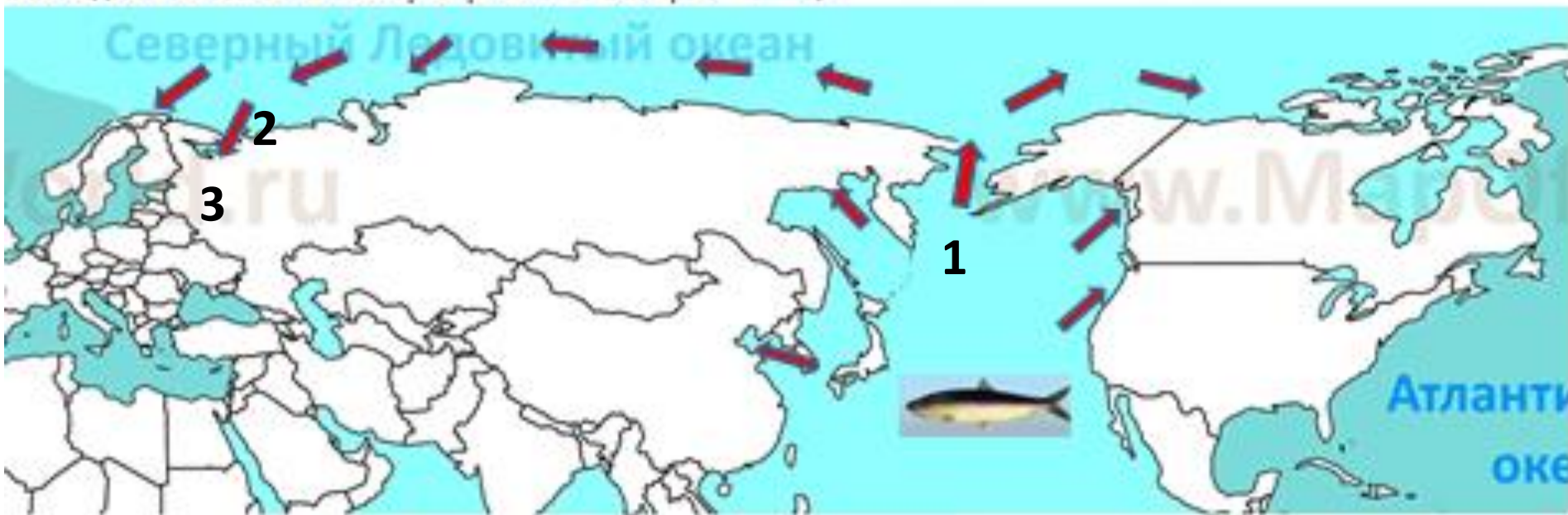
Савин А.Б. Нерестилища тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в северо-западной части Тихого океана // Известия ТИНРО. 2016. Т.187. С.48-71

Таким образом, показано, что сельдь и треска в Северной Пацифике эволюционировали в разные фазы онтогенеза различным образом. В контрнатантную фазу видимые морфологические отличия, практически, отсутствуют у трески и сельди в Атлантике и Пацифике. При этом, треска и сельдь в денатантную фазу онтогенеза коренным образом отличались. Так, сельдь перешла из экологической группы псамо- литофилов перешла в группу фитофилов. Это не требовало морфологических изменений, но требовало выработку адаптаций на физиологическом уровне, обеспечивающих высокую устойчивость к значительной флуктуации температуры, солености, механических волновых воздействий и др. Треска в Северной Пацифике перешла из группы пелагофилов в группу литофилов (субстратофилов), что требовало, по крайней мере, к первичной оболочке формирование вторичной яичевой оболочки – хориона, обеспечивающего адгезию к субстрату. Также нерест в прибрежных акваториях требует выработки адаптаций, обеспечивающих устойчивость к значительной флуктуации температуры, солености, механических волновых воздействий и др. Таким образом, приобретенные при освоении Северной Пацифики адаптации в денатантной фазе онтогенеза (ценогенезы) обеспечили сельди и треске амфибореальное расселение путем формирования в Северной Пацифике таксонов видового статуса - географическое (аллопатрическое) видообразование.

Сельдь тихоокеанская *Clupea pallasii* - голоцен



Северный Ледовитый океан



Сельдь тихоокеанская *Clupea pallasii*

I – расселение на оводнившиеся в ходе послеледниковой трансгрессии районы в Северной Пацифике

II- расселение в Арктику через открывшийся в ходе послеледниковой трансгрессии Берингов пролив (ок.14000 км)

1 - *Clupea pallasii pallasii*

2 - Сельдь чешско-печорская *Clupea pallasii suvorovi* (парапатрия, территориально-механическая изоляция)

3 - Сельдь беломорская *Clupea pallasii marisalbi* (парапатрия, морфо-физиол.форма биологической изоляции, в рамках подвида две симпатрические группировки с эколого-этологической формой биологической изоляции)

Вторая фаза видообразования в родах *Clupea* и *Gadus*

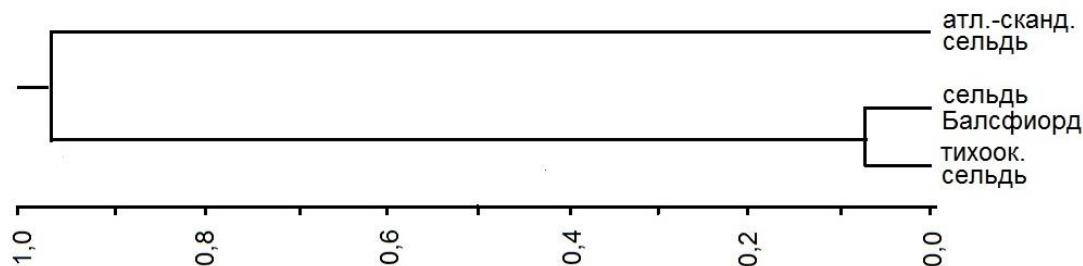
Сельдь атлантическая *Clupea harengus* - голоцен →



Сельдь атлантическая *Clupea harengus*

4 - *Clupea harengus harengus*

5 - Сельдь балтийская *Clupea harengus membras* (парапатрия, морфо-физиол.форма биологической изоляции)



Дендрограмма генетических дистанций в выборках атлантической и тихоокеанской сельди

Jørstad K.E., Dahle G., Paulsen O.I. Genetic comparison between Pacific herring *Clupea pallasii* and a Norwegian fjord stock of Atlantic herring *Clupea harengus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V.51. P.233–239.

Doi:10.1139/f94 309



Gadus macrocephalus (тихоокеанская треска), голоцен

I – расселение на оводнившиеся в ходе послеледниковой трансгрессии районы в Северной Пацифике; II- расселение в Арктику (североамериканский шельф) через открывшийся в ходе послеледниковой трансгрессии Берингов пролив

1 - *G.m.macrocephalus* (ном.подв.тих.треска)

2 - *G.m.ogac* (гренландская треска) (парапатрия, территориально-механическая изоляция)

3 - *G.m.marisflaveo* (треска Желтого моря) (парапатрия, морфо-физиол.форма биологической изоляции)



Gadus morhua (атлантическая треска), голоцен

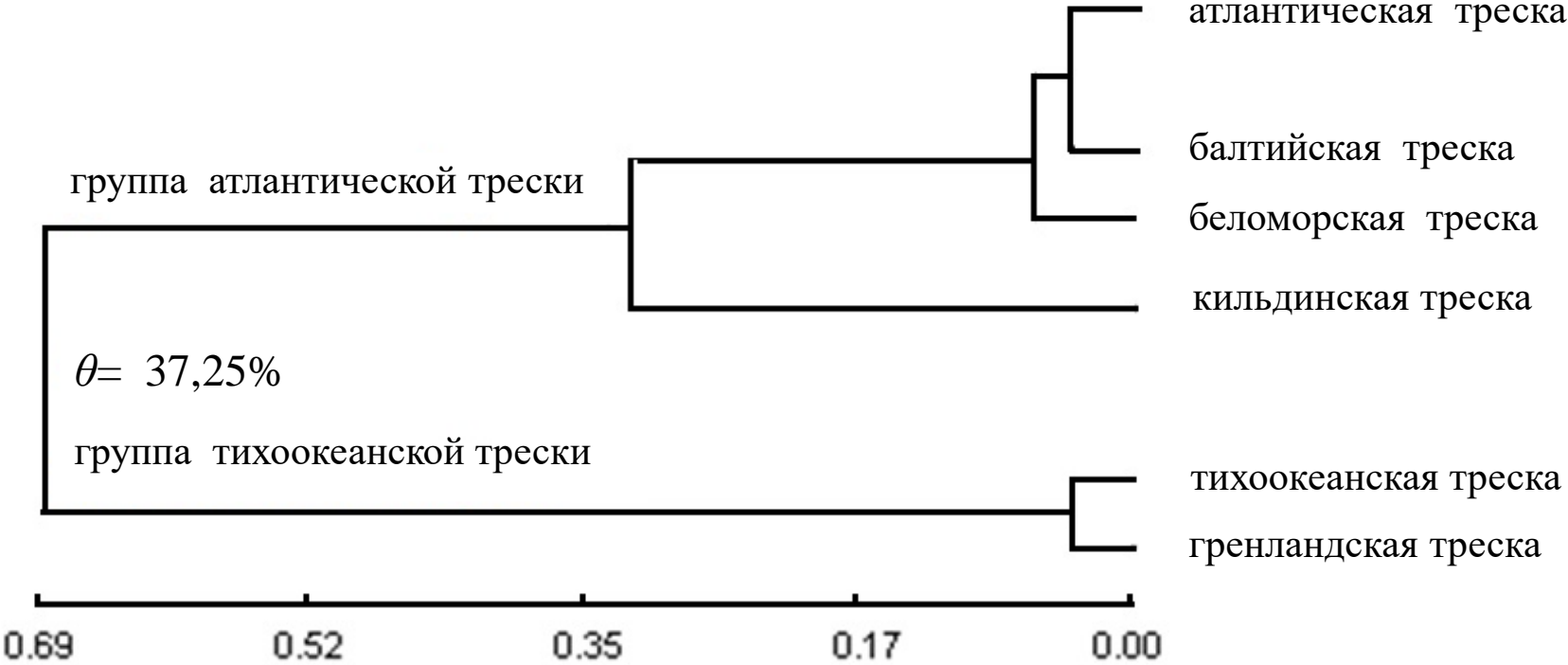
4 - *G.m.morhua* (ном.подв.атл.треска)

5 - *G.m.callarias* (балтийская треска) (парапатрия, морфо-физиол.форма биол. изоляции)

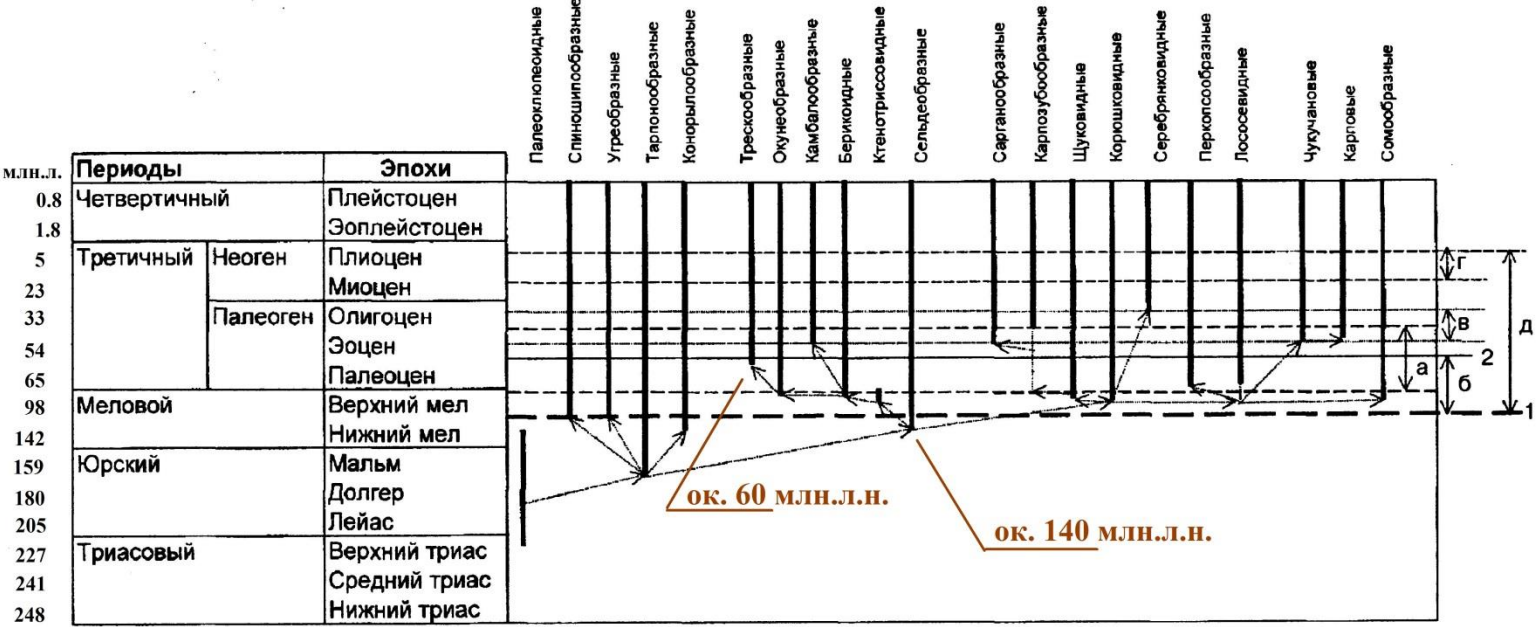
6 - *G.m.marisalbi* (беломор.треска) (парапатрия, морфо-физиол.форма биол. изоляции)

7 - *G.m.kildinensis* (кильдин.треска) (перипатрия, территориально-механич. изоляция)

UPGMA – дендрограмма генетических дистанций в выборках трески (по микросателлитным локусам)



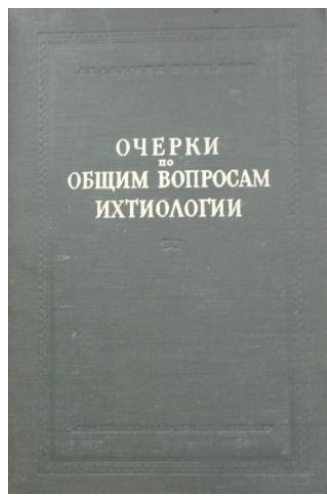
Clupeidae (Fauna of the U.S.S.R. Fishes, v.2, no.1)



Распределение главнейших групп Костистых рыб во времени и их предполагаемые генетические связи: *a* — время перемещения Индии от Африки до Азии; *b* — время существования эпиконтинентальных морей Лавразии; *в* — Тунгайский пролив; *г* — Сарматское море; *д* — время существования Берингии; *1* — распад Пангеи на Лавразию и Гондвану; *2* — распад Лавразии на Северную Америку и Евразию

Н.О. Милкулин, 2003 с измен.

Световидов А.Н. О чертах сходства и различия в распространении, экологии и некоторых других особенностях между треской и океанической сельдью // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: Изд.АН СССР. 1953. С. 122-133



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на систематическую удаленность таксонов, различия анатомические, физиологические, поведенческие и т.д., сельди и трески сходным образом отвечали на палеогеологические и палеоокеанологические события третичного и четвертичного периодов: открытие в ходе рифтового взаимодействия литосферных плит Берингова пролива, выхолаживание Арктики на фоне череды тектонических событий, сходной направленности эволюция в денатантную фазу онтогенеза «в ответ» на субдукцию земной коры материкового и океанического типов в тихоокеанском регионе, плейстоценовые трансгрессии и регрессии Мирового океана и др.

pp. *Clupea* и *Gadus* демонстрируют определенное сходство в темпе и структуре эволюционного процесса в денатантную и контрнатантную фазы онтогенеза в рамках направляющего и регулирующего действия эволюционного фактора – естественного отбора.

Все это обеспечило амфибореальное расселение, активное освоение новых акваторий в послеледниковый период (голоцен) на фоне океанской трансгрессии путем образования таксонов видового, подвидового уровней в ходе макро-, микроэволюционных процессов

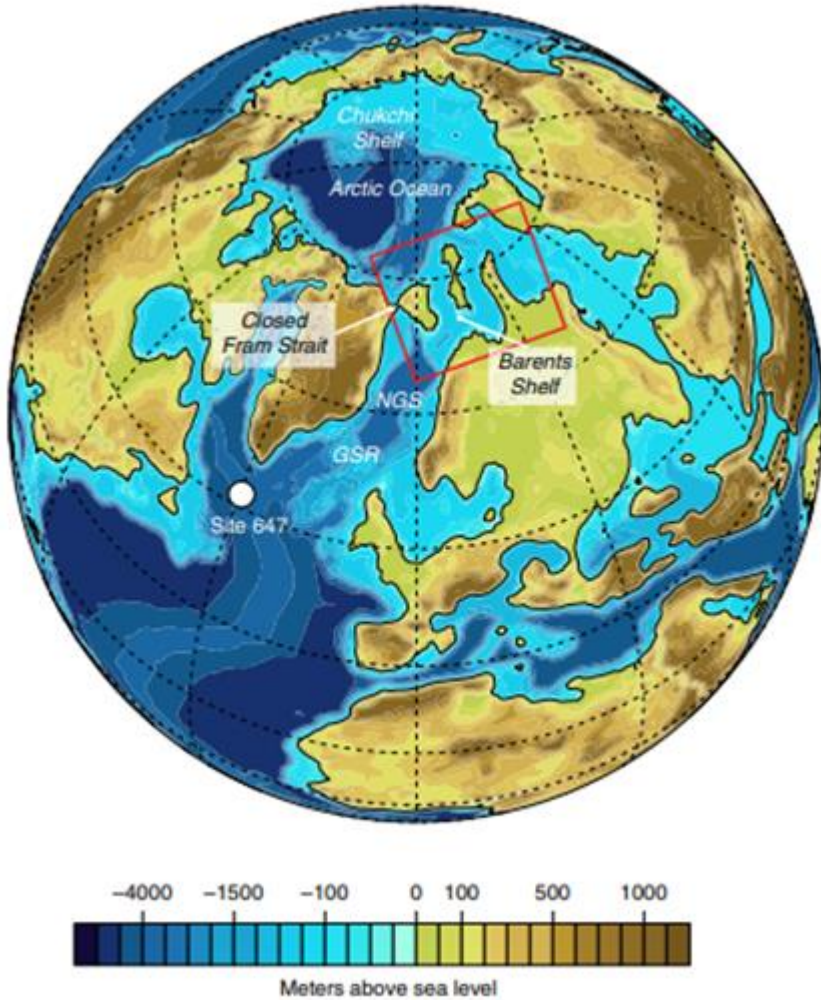
СПАСИБО ЗА
ВНИМАНИЕ



Страганов А.Н.

andrei_str@mail.ru

The Eocene-Oligocene Transition (EOT),
approximately 34 Ma ago



NATURE COMMUNICATIONS |
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-11828-z>

file:///C:/Users/%D0%90%D0%BD%D0%B4%D1%80%D0%B5%D0%B9
%20%D0%9D%D0%B8%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D0%B0%D0%B5%D
0%B2%D0%B8%D1%87/Downloads/s41467-019-11828-z.pdf

Mallotus villosus Müller, 1776

Mallotus villosus villosus

авторы выделяют в составе вида подвида: собственно мойва *Mallotus villosus villosus* Müller, 1776 и тихоокеанская мойва *Mallotus villosus catervarius* Pennatt, 1784

Атлантическая мойва *Mallotus villosus villosus* Müller, 1776 субстратофил литофил икра откладывается на глубинах около 100м
нерест тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* Pennatt, 1784 происходит в прибрежной зоне на глубинах 1-3м на песчаных, галечниковых грунтах.

Структура рода *Gadus*

род *Gadus*

монофилетический олиготипный
представлен двумя политипными видами

Gadus morhua
(атлантическая треска)

ПОДВИДЫ

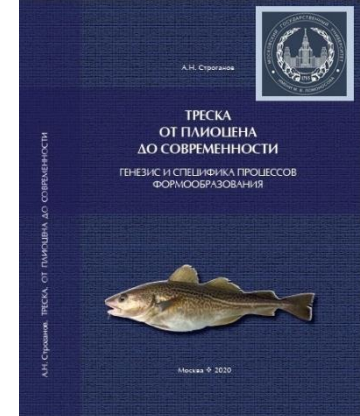
G.m.morhua (ном.подв.атл.треска)
G.m.callarias (балтийская треска)
G.m.marisalbi (беломор.треска)
G.m.kildinensis (кильдин.треска)

Gadus macrocephalus
(тихоокеанская треска)

ПОДВИДЫ

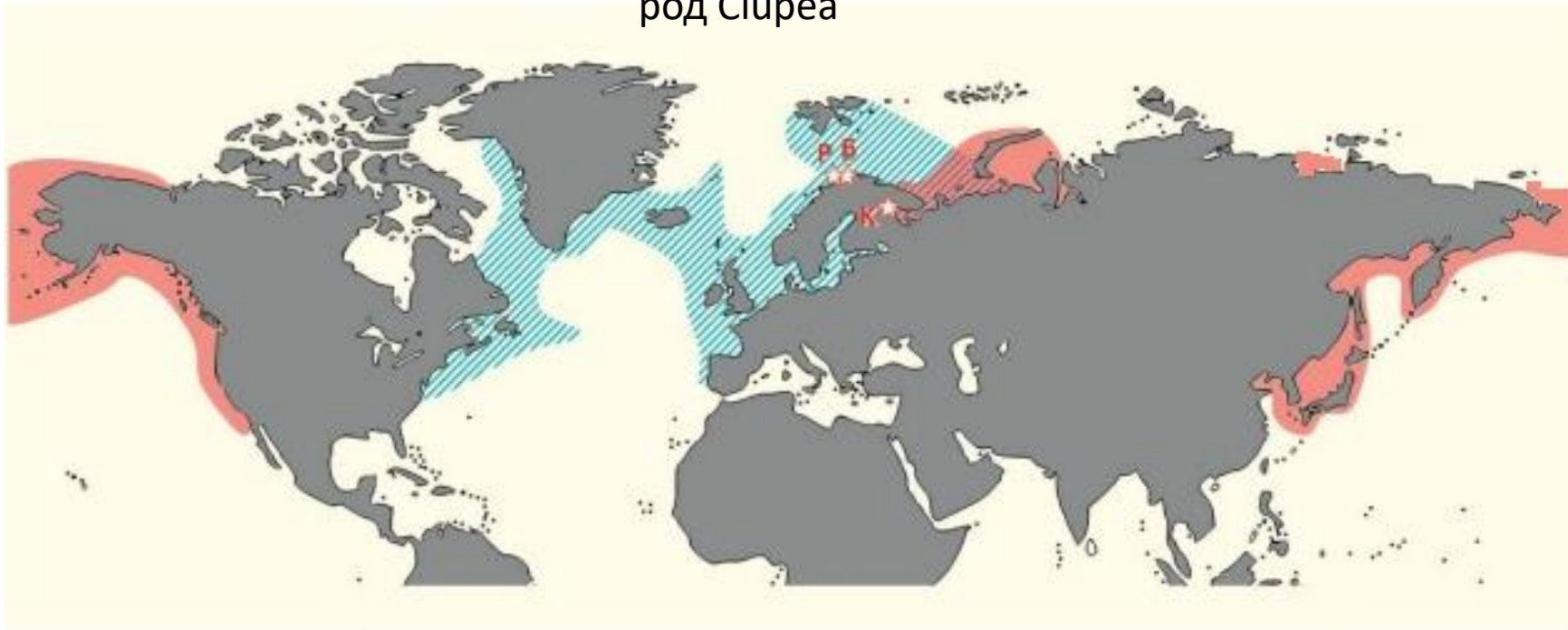
G.m.macrocephalus (ном.подв.тих.треска)
G.m.ogac (гренландская треска)
G.m.marisflaveo (треска Желтого моря)

В основу отнесения к роду *Гадус* было положен комплекс морфологических, биологических, генетических характеристик. В связи с этим в единую группировку рода не попали, относившиеся к этому роду некоторыми авторами такие представители подсемейства Тресковидных, как пикша, сайда, минтай, навага и т.п. Соответствие выполненной реконструкции данным климато-океанологическим, палеогеографическим и т.д. свидетельствуют в пользу выполненных реконструкций.



Строганов А.Н. Треска от плиоцена до современности: генезис и специфика процессов формообразования. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2020. 230 с. УДК 5 97 ISBN 978-5-907213-85-2

род *Clupea*



Распространение сельдей рода *Clupea* в Северном полушарии. Ареал атлантической сельди показан голубым цветом, тихоокеанской — розовым. Звездочками отмечены Россфиорд (Р), Балсфиорд (Б) и Кандалакша (К).

по: Стрелков и др., 2016 (с измен.)

Структура монофилетического политипического рода *Clupea*

два вида с подвидами

Сельдь атлантическая *Clupea harengus*
Clupea harengus harengus
Сельдь балтийская *Clupea harengus membras*

Сельдь тихоокеанская *Clupea pallasii*
Clupea pallasii pallasii
Сельдь беломорская *Clupea pallasii marisalbi*
Сельдь чешско-печорская *Clupea pallasii suvorovi*

Изоляция, нарушая панмиксию и способствуя закреплению различий в генотипах, как случайных, так и возникших под действием отбора, является одним из важных факторов эволюции. В нашем примере с сельдью основную значимость имеет изоляция географическая (синоним – пространственная, территориально-механическая) (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). При этом, есть примеры и других изолирующих механизмов. Так, кроме отмечаемой потенциально важной генетической формы изоляции, может быть выявлен, и достаточно четко проявил себя один из видов биологической изоляции – изоляция эколого-этологическая (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

В Кандалакшском заливе Белого моря на ограниченной акватории существуют две группы малопозвоночных сельдей: весенне-егорьевская и летненерестующие (ивановская). Можно предположить, что формирование весенненерестующей группировки произошло уже в Белом море после расселения в него тихоокеанской сельди. Эта весенненерестующая группировка (единственная из беломорских сельдей с нерестом и ранним развитием при отрицательных температурах) была сформирована «с целью» освоения кормовых ресурсов наиболее мощной первой, весенней вспышки зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря.



Обобщенные морфо-биологические и экологические показатели беломорской сельди (Белое море, Кандалакшский зал.) (по: Алтухов и др., 1958; наши данные)

Показатели	Весенненерест., егорьевская сельдь	Летненерест., ивановская сельдь
Макс. длина	до 23-25см	32-37 см
Макс. масса	Около 80-100 г	500-600 г
Продолж. жизни	6-7 лет	до 20 лет
Возраст половозрел.	2-3 года	5 лет
Экол. группа	фитофил	фитофил
Индивид. плодовитость	в среднем 7-8 тыс.шт.	н.д.
Время нереста	апрель	конец мая - июнь
Темпер., соленость нереста	-1,5 - +0,3°C 25-26 ‰	6-8°C 20-22 ‰
Глубина нереста	От 0,5 до 5м, в среднем 1-2м	2-7м
Глубина обитания	пелагиаль	пелагиаль
Темпер., соленость обитания	5-7°C 34-35 ‰	2,0-14,0 °C 20-24 ‰

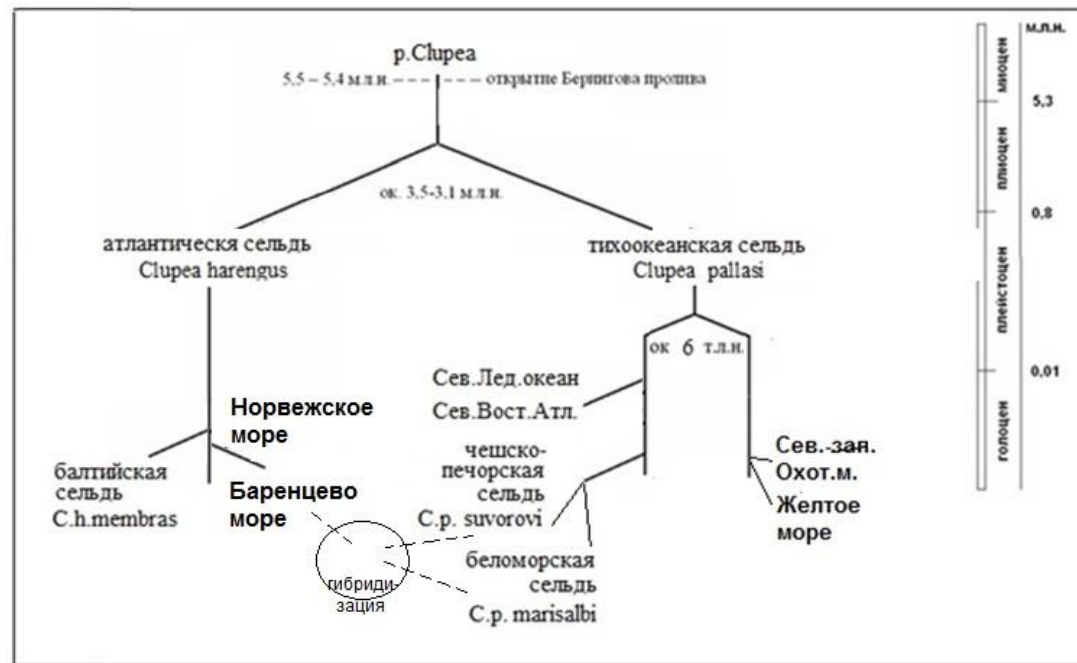
Несмотря на систематическую удаленность таксонов, различия анатомические, физиологические, поведенческие и т.д., сельди и трески сходным образом отвечали на палеогеологические события плио-плейстоцена инициацией макроэволюционных процессов. В качестве фактора эволюции проявился естественный отбор, в наибольшей степени выраженный в денатантную фазу онтогенеза в виде спектра морфо-физиологических адаптаций (ценогенезы).

Таким образом, синтетическую теорию эволюции можно охарактеризовать как теорию органической эволюции путём естественного отбора признаков, детерминированных генетически.

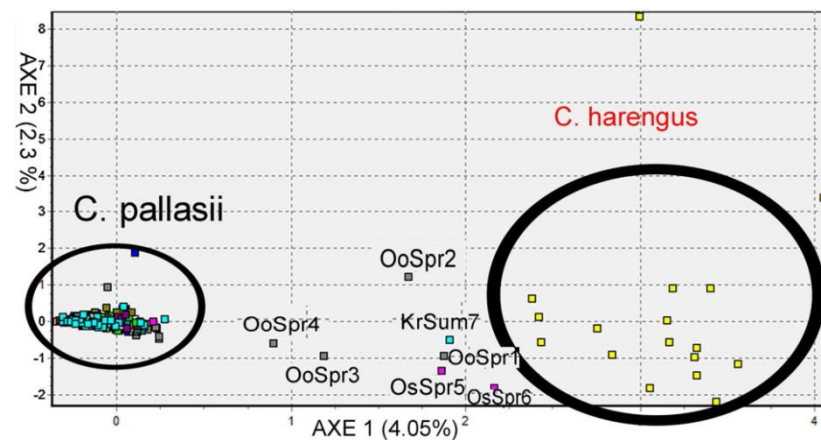
Естественный отбор — основной фактор эволюции, в результате действия которого в популяции увеличивается число особей, обладающих более высокой приспособленностью к условиям среды (наиболее благоприятными признаками), в то время как количество особей с неблагоприятными признаками уменьшается. В свете современной синтетической теории эволюции естественный отбор рассматривается как главная причина развития адаптаций, видообразования и происхождения надвидовых таксонов. Естественный отбор — единственная известная причина закрепления адаптаций, но не единственная причина эволюции.

Естественный отбор приводит к формированию адаптаций и повышению приспособленности.

Благодаря совместному рассмотрению результатов генетического анализа, данных по сельди биологических, морфологических, поведенческих, информации о палеогеографических, палео-океанологических, палеоботанических исследованиях и др., построена современная структура рода *Clupea* (пути и динамика расселения сельди), вскрыты причинно-следственные связи создания современных ареалов атлантической и тихоокеанской сельди, а также создания зоны вторичной интрогрессии между этими видами — представителями рода *Clupea*.

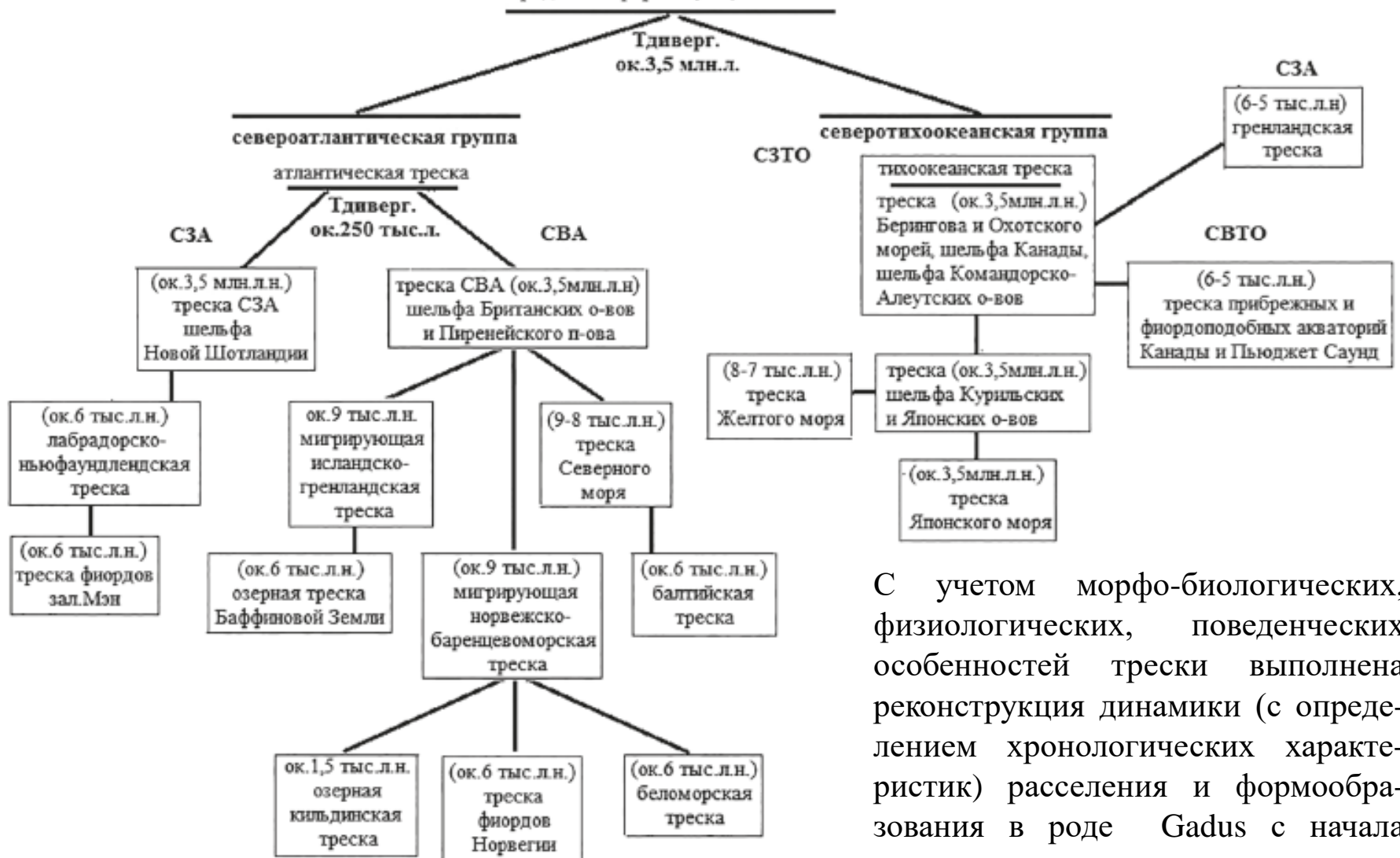


Результаты генетического анализа сельдей — типичной атлантической, типичной тихоокеанской и обитающей в Балсфиорде [1]. В середине рисунка представлена электрофореграмма аллозимов (продуктов аллелей гена фермента) глюкозо-6-фосфатизомеразы-2 (*Gpi-2*) этих рыб. Гомозиготы проявляются как одна точка, гетерозиготы — как три, поскольку фермент представляет собой димер.



Большая часть гибридов обнаружена в популяциях весенне-нерестующей беломорской сельди (3,85% от общего количества), 2,7% в группировке летненерестующей беломорской сельди. В юго-восточной части Баренцева моря доля гибридов составила 4,7% (в выборке чешско-печорской сельди *C. pallasii suworowi*).

открытие Берингова пролива, проникновение трески в Северную Пацифику, формирование мета-группировки трески в Арктике, на севере Атлантики и Пацифики
 предковая форма 5,5-5,4 млн.л.н.



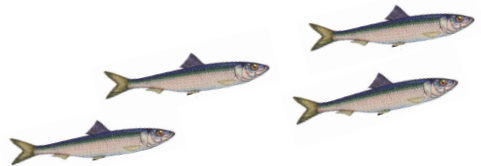
С учетом морфо-биологических, физиологических, поведенческих особенностей трески выполнена реконструкция динамики (с определением хронологических характеристик) расселения и формообразования в роде *Gadus* с начала плиоцена и до голоцена.

Филогеография рода *Gadus*

Проведенный анализ биологических и морфологических характеристик выявил механизмы обеспечения обитания трески в различных биотопах: морских и прибрежных; активного расселения в бореальных акваториях, а также освоение арктических и тропических вод



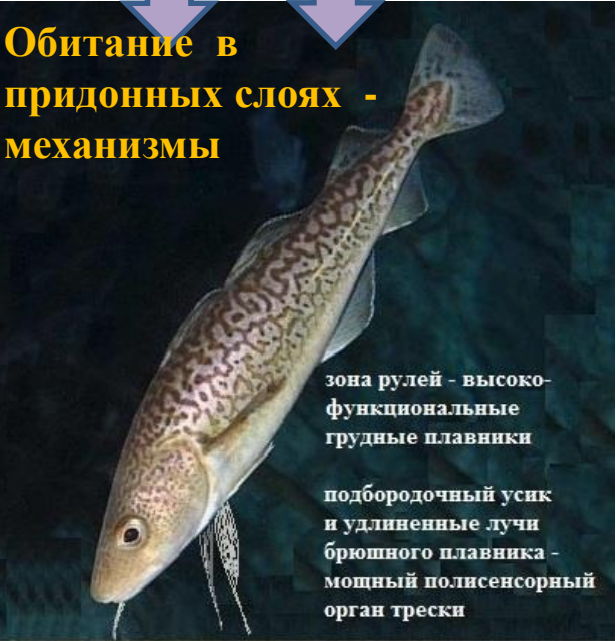
широкое раскрытие рта



обтекаемое тело с высоким показателем формы (Y) развитое зрение

мощный локомоторный орган в составе: третий спинной, второй анальный и хвостовой плавники

Обитание в толще воды - механизмы



Обитание в придонных слоях - механизмы

зона рулей - высокофункциональные грудные плавники

подбородочный усик и удлиненные лучи брюшного плавника - мощный полисенсорный орган трески

Морфо-биологическая универсальность трески обеспечивает эффективное обитание (откорм, миграции) как в толще воды, так и в придонных слоях, активную без адаптации смену биотопов

«Высокооснащенные» тактильными и вкусовыми рецепторами подбородочный усик и свободные лучи брюшного плавника обеспечивают эффективный поиск кормовых организмов на донном субстрате, среди густой растительности

Показатели генетической дифференциации между популяциями трески по микросателлитным локусам (по: Строганов, 2020)

Объекты сравнения	Значение генет. диффер. (θ , в %) по 8 икросат.лок.	95%-й доверит. бутстреп-интервал	Время дивергенции (млн. лет)	Интенс. генных потоков (Nm), кол-во особей на поколение
Атл. треска – Тихоок. треска	39,046	20,389–58,651	3,5	0,39



тихоокеанская треска



атлантическая треска

Морфо-биол. и экологич. показатели

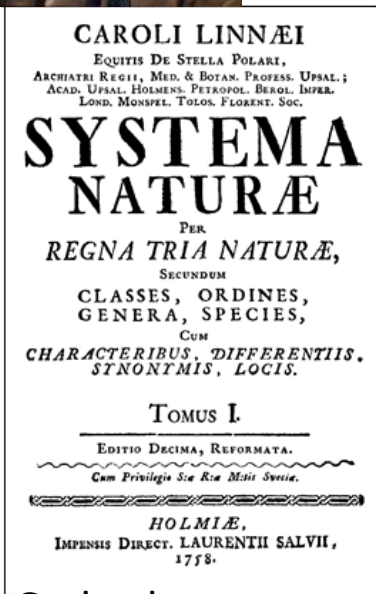
Показатели	Тихоок. треска	Атлант. треска
Макс. длина	120см	180см
Макс. масса	15-16кг	40кг
Ср. длина в уловах	60-70см	43-80см
Продолж. жизни	13-15 лет	до 30 лет
Возр. Половозрел.	3-5лет	5-8 лет
Экол. группа	субстратофил, слабоклейкая негидратир. икра	пелагофил неклеякая гидратир. икра
Плодовитость, тип нереста	до 6,4 млн.шт., единовремен.	до 19, 2 млн.шт. порционный
Время нереста	Янв.-апрель	Янв-июнь
Усл. нереста	0-5 ⁰ C , 35 ‰	2-7 ⁰ C , 35 ‰
Глубина нереста	до 290м	до 200м
Усл. обитания	от -1,5 0C до 16 0C, 35 ‰, 10-550м	от 0-20C до 160C, 35 0/00 , до 600м

Несмотря на длительную эволюцию в условиях географической разобщенности, приобретение вселившейся в Северную Пацифику трески (по сравнению с североатлантической предковой формой) системы морфо-физиологических адаптаций (преимущественно ранний онтогенез) атлантическая треска и тихоокеанская треска сохранили сходство морфологических характеристик на фоне кардинальных отличий по генетическим маркерам (аналог **ВИДОВ-двойников**).

При этом, различия на уровне раннего онтогенеза, то они могут найти отражение в генотипе, что и было показано (табл. вверху).

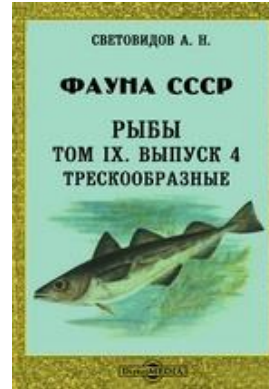
XVIII век

Проблемы систематики рода *Gadus* (Трески) насчитывают уже многовековую историю, начинаясь в 18в. С издания К.Линнея «Система природы» (1758г.). В 20в. систематика этого рода претерпевала дальнейшие «чудесные» трансформации.



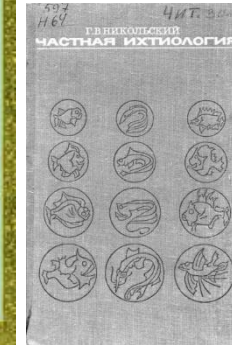
род *Gadus* (Трески)

- Gadus morhua*
- G.m.morhua*
- G.m.ogac*
- G.m.callarias*
- G.m.kildinensis*
- G.m.marisalbi*
- G.m. macrocephalus*



Световидов
Анат.Ник.

Никольский
Георг.Вас.



- Gadus morhua*
- G.m.morhua*
- G.m.ogac*
- G.m.callarias*
- G.m.kildinensis*
- G.m.marisalbi*
- G.m.macrocephalus*

- Gadus (Pollachius) virens*
- Gadus (Melanogrammus) aeglefinus*

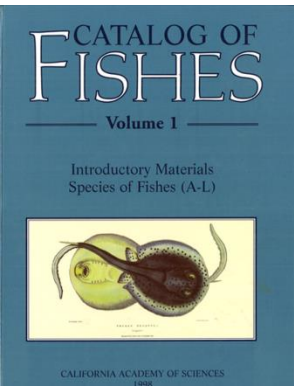


XX век

Caroli Linnaei. Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Holmiæ [Stockholm]: impensis direct. Laurentii Salvii. 1758. [4] Bl., S. 6-823.

- Gadus luscus* тризоптерус
- Gadus merluccius* мерлуза
- Gadus merlangus* мерланг
- Gadus virens* сайда
- Gadus aeglefinus* пикша
- Gadus morhua* треска

XXI век
добавил
вариантов



William Eschmeyer

CATALOG OF FISHES

Fricke, Eschmeyer,
Van der Laan, 2022.

Gadus morhua

G.m.morhua

G.m.callarias

G.m.kildinensis

G.m.marisalbi

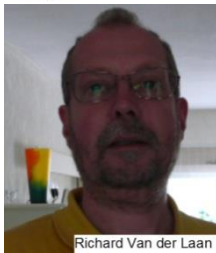
G.macrocephalus

G.ogac

G. chalcogrammus

G. chalcogrammus

finmarchica



Richard Van der Laan

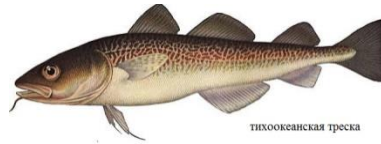


Ronald Fricke

род *Gadus* - Трески



атлантическая треска



тихоокеанская треска

Систематика

варьирует

Развитие

исследований внесло

дополнительные «варианты»

Григорьев, 2021

Григорьев, 2021

Gadus morhua

G. macrocephalus

G. ogac

G. chalcogrammus

G. chalcogrammus

finmarchica

G. navaga

Gadus morhua

G.m.morhua

G.m.ogac

G.m.callarias

G.m.marisalbi

G.m.kildinensis

Gadus macrocephalus

рода *Gadus*

кардинально.

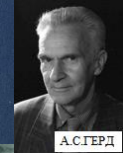
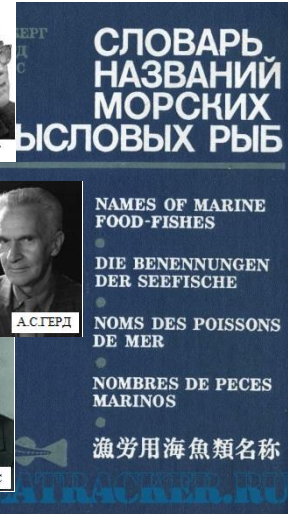
генетических

«Род — это таксономическая категория, включающая один вид или монофилетическую группу видов, отделенную от других таксонов того же ранга [других родов] явным разрывом» (с.113) – Майр Э. ПРИНЦИПЫ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ. М.: Мир. 1971. 454с.

XX век



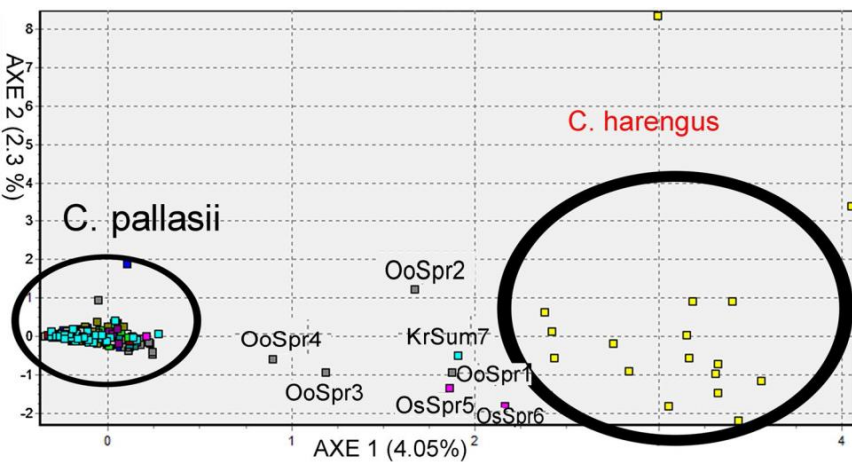
Г.У.ЛИНДБЕРГ



А.С.СЕРД



Т.С.ПАСС



Факторный анализ мультилокусных генотипов атлантической сельди *C. harengus* и тихоокеанской *C. pallasii* из Белого, Баренцева и Карского морей

Fig. 3 Results of STRUCTURE analysis of ten microsatellite loci in herring sampled from 13 locations in the White, Barents and Kara Seas. Vertical lines are proportional to the probability of individual membership in two simulated clusters ($K=2$)

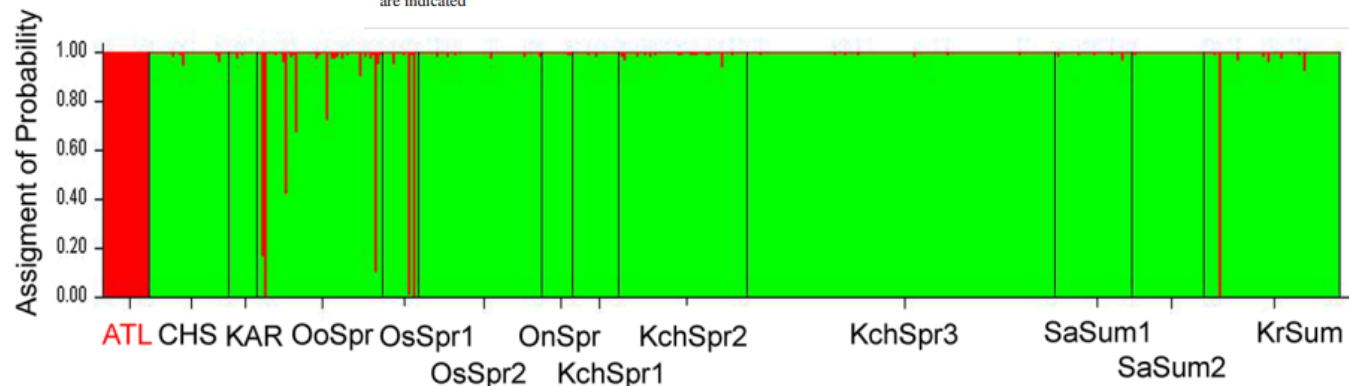
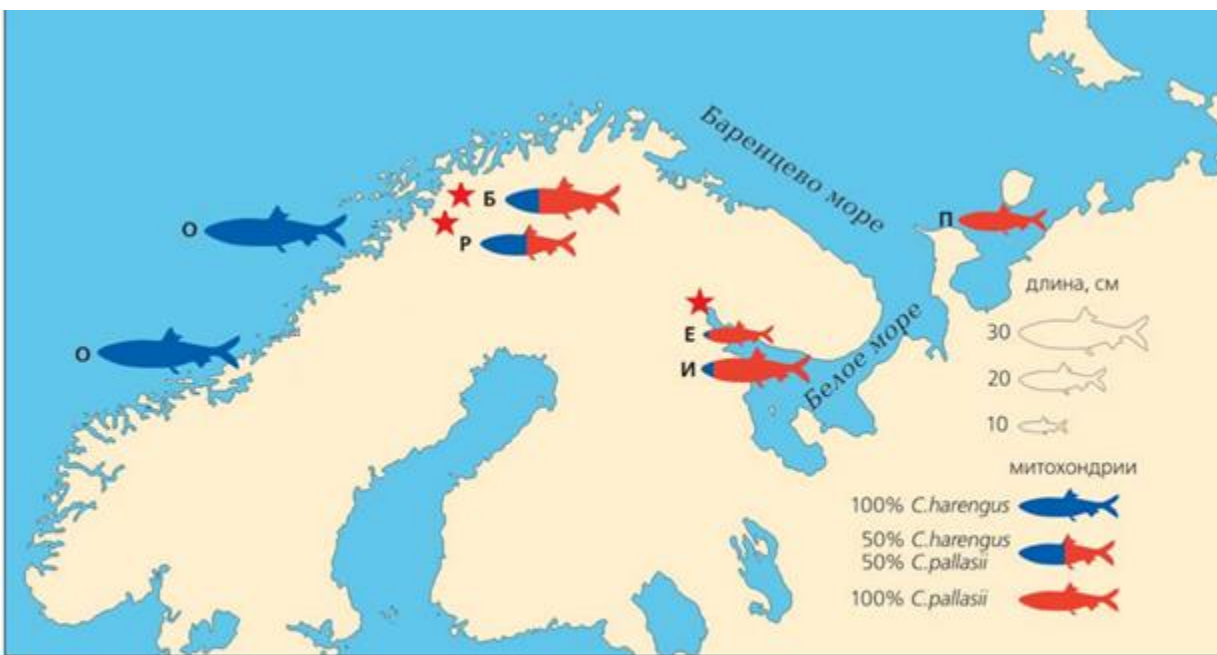


Table 3 Summary of results for 18 Pacific herring individuals detected as hybrids from analyses by STRUCTURE and NEWHYBRIDS

Sample	Population	STRUCTURE			NEWHYBRIDS					
		Cluster I <i>C. harengus</i> $Q_i=0.998$	Cluster II <i>C. pallasii</i> $Q_{ii}=0.975$	90% CI cluster II	<i>C. harengus</i>	<i>C. pallasii</i>	F1	F2	Backcross × <i>C. harengus</i>	Backcross × <i>C. pallasii</i>
1	OoSpr	0.994	0.006	0.000, 0.029	0.616	0.000	0.000	0.187	0.196	0.000
2	OoSpr	0.834	0.166	0.000, 0.487	0.000	0.000	0.000	0.978	0.022	0.000
3	OoSpr	0.897	0.103	0.000, 0.443	0.000	0.000	0.0002	0.656	0.344	0.0001
4	OoSpr	0.576	0.424	0.117, 0.720	0.000	0.012	0.000	0.977	0.007	0.003
5	OoSpr1	0.986	0.014	0.000, 0.101	0.126	0.000	0.000	0.657	0.216	0.000
6	OoSpr1	0.996	0.004	0.000, 0.017	0.746	0.000	0.000	0.135	0.118	0.000
7	KrSum	0.995	0.005	0.000, 0.022	0.677	0.000	0.000	0.184	0.138	0.000
8	OoSpr	0.324	0.676	0.244, 1.000	0.000	0.938	0.000	0.055	0.0002	0.006
9	OoSpr	0.273	0.727	0.412, 1.000	0.000	0.925	0.000	0.066	0.000	0.009
10	CHS	0.057	0.943	0.722, 1.000	0.000	0.995	0.000	0.002	0.000	0.003
11	CHS	0.039	0.961	0.752, 1.000	0.000	0.978	0.000	0.010	0.000	0.011
12	OoSpr	0.042	0.958	0.731, 1.000	0.000	0.999	0.000	0.0005	0.000	0.0003
13	OoSpr	0.099	0.901	0.632, 1.000	0.000	0.997	0.000	0.0008	0.002	0.000
14	OoSpr	0.045	0.955	0.718, 1.000	0.000	0.951	0.000	0.034	0.014	0.000
15	OoSpr1	0.043	0.957	0.771, 1.000	0.000	0.994	0.000	0.002	0.000	0.004
16	KchSpr2	0.061	0.939	0.732, 1.000	0.000	0.998	0.000	0.0009	0.000	0.001
17	KrSum	0.038	0.962	0.793, 1.000	0.000	0.997	0.000	0.001	0.000	0.002
18	KrSum	0.075	0.925	0.689, 1.000	0.000	0.985	0.000	0.007	0.000	0.008

Nine of them (1–9 samples) showed individual proportions of membership (Q_{ii}) to cluster II (*C. pallasii*) smaller than 0.90, and 9 individuals (10–18 samples) showed values of the 90% credibility intervals (90% CI) to cluster II larger than 0.80–1.00. Sampling region (see Fig. 1; Table 1), average (Q_i , Q_{ii}) and individual (q_1 , q_2) proportion of membership to cluster I (*C. harengus*) and II (*C. pallasii*), 90% credibility intervals obtained with STRUCTURE are provided. The posterior probability assignments to different hybrid classes generated by NEWHYBRIDS are indicated

Большая часть гибридов обнаружена в популяциях весенне-нерестующей беломорской сельди (3,85% от общего количества), 2,7% в группировке летненерестующей беломорской сельди. В юго-восточной части Баренцева моря доля гибридов составила 4,7% (в выборку чешско-печорской сельди *C. pallasii* suworowi).



Район исследования сельдей и частота митохондрий двух видов в изученных выборках сельди: ивановской (И), егорьевской (Е), чёшко-печорской (П), норвежской океанической (О), из Балсфиорда (Б) и из Россфиорда (Р). Размер пиктограмм пропорционален размеру взрослых рыб, частота митохондрий атлантического вида показана синим цветом, тихоокеанского — красным.

В погоне за гибридной Сельдью

П.П.Стрелков

Д.Л.Лайус

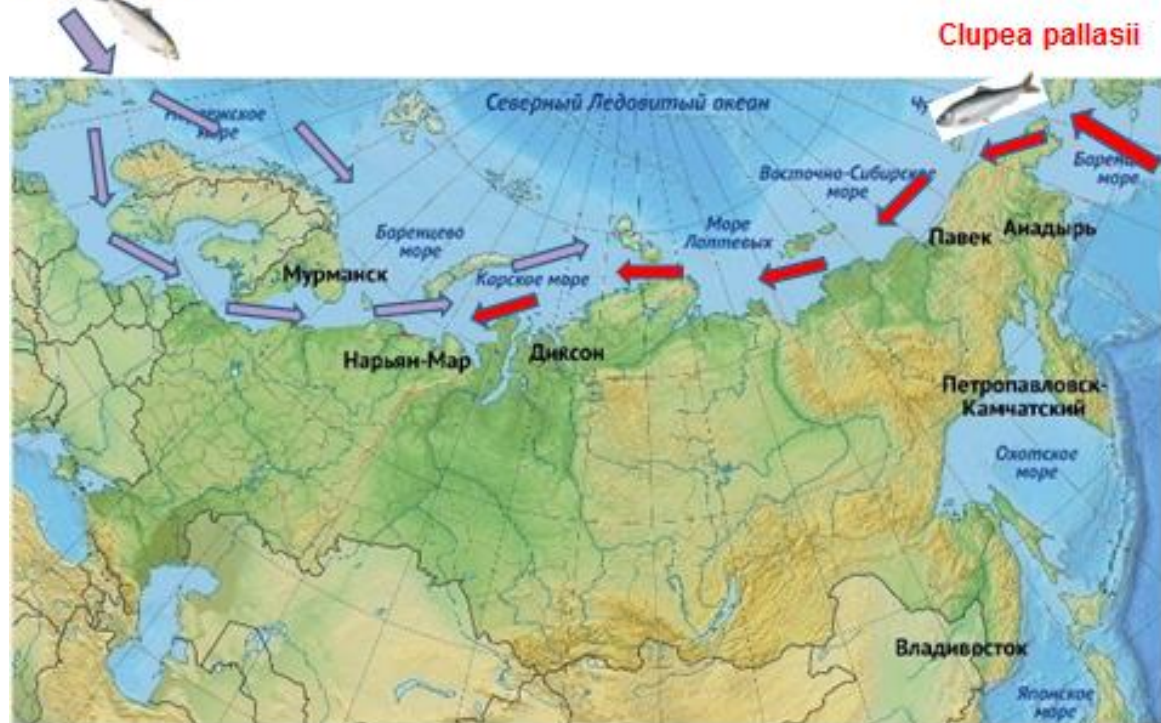
Р.О.Вайнола



Результаты генетического анализа сельдей — типичной атлантической, типичной тихоокеанской и обитающей в Балсфиорде [1]. В середине рисунка представлена электрофореграмма аллозимов (продуктов аллелей гена фермента) глюкозо-6-фосфатизомеразы-2 (Gpi-2) этих рыб.

Гомозиготы проявляются как одна точка, гетерозиготы — как три, поскольку фермент представляет собой димер.

Clupea harengus



Clupea pallasii

Предполагаемое расселение атлантической и тихоокеанской сельди в миккулинское (рисс-вюрмское) межледниковье (около 125 тыс.л.н.)

Так, например, формирование зоны гибридизации (и сопутствующая этому генетическая форма изоляции) может являться источником формообразовательного процесса (в нашем случае, видимо, в связи с ограниченностью масштабов гибридизации мы не видим связанных с этим изменений генома). Дело в том, что можно с достаточной уверенностью предполагать существование такой зоны межвидовой гибридизации (скорее всего на акватории Карского моря) около 125 тыс.лет назад во время миккулинского или рисс-вюрмского межледниковья.

Одним из важных эволюционных факторов является изоляция, нарушающая панмиксию и способствующая закреплению различий в генотипах, как случайных, так и возникших под действием отбора. В нашем варианте основную значимость имеет изоляция географическая (синоним – пространственная, территориально-механическая). При этом, есть примеры и других изолирующих механизмов.

Изоляция, нарушая панмиксию и способствуя закреплению различий в генотипах, как случайных, так и возникших под действием отбора, является одним из важных факторов эволюции. В нашем примере с сельдью основную значимость имеет изоляция географическая (синоним – пространственная, территориально-механическая) (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). При этом, есть примеры и других изолирующих механизмов. Так, выявляемая в рамках генетических исследований зона межвидовой гибридизации атлантической и тихоокеанской сельди (и сопутствующая этому генетическая форма изоляции) может являться источником формообразовательного процесса (в нашем случае, видимо, в связи с ограниченностью масштабов гибридизации мы не видим связанных с этим изменений генома). Более того, можно с достаточной уверенностью предполагать существование такой зоны межвидовой гибридизации (скорее всего на акватории Карского моря) около 125 тыс. лет назад во время микулинского (или рисс-вюрмского) межледникового. Другой пример проявляется более ярко. Это один из видов биологической изоляции – изоляция эколого-этологическая (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). В Кандалакшском заливе Белого моря на ограниченной акватории существуют две группы малопозвонковых сельдей: весенне- и летненерестующие. Можно предположить, что формирование весенненерестующей группировки произошло уже в Белом море после расселения в него тихоокеанской сельди. Эта весенненерестующая группировка (единственная из беломорских сельдей с нерестом и ранним развитием при отрицательных температурах) была сформирована «с целью» освоения кормовых ресурсов наиболее мощной первой, весенней вспышкой зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря. в беломорско-баренцевоморском регионе



Предполагаемое расселение атлантической и тихоокеанской сельди в микулинское (рисс-вюрмское) межледниковье (около 125 тыс.л.н.)



Снижение глубин нерестилищ привело к росту вариабельности факторов среды в период эмбрионально-личиночного развития сельди в Северной Пацифике. Тихоокеанская сельдь в раннем развитии, в, так называемую, пассивную (денатантную) фазу онтогенеза вынуждена была адаптироваться на физиологическом уровне (ценогенезы) не только к характерным для акваторий нижней литорали значительным изменениям температурно-соленостных характеристик (от минус 0,8 град.С до 11 град.С и солености в пределах 5 – 34 промилле). Но также и повреждающему воздействию комплекса дополнительных факторов, как нагонно-волновые воздействия, приливно-отливные течения, инсоляция, льды, выросший объем выедания икры и др. (Бонк, 2005).

Показатели	Атлантич. сельдь	Тихоокеанская сельдь
Макс. длина	до 42см	40 см
Макс. масса	Около 600 г	600 г
Продолж. жизни	20-25 лет	до 20 лет
Возраст половозрел.	3-6 лет	2-7 лет
Экол. группа	псамо- литофил	фитофил
Индивид. плодовитость	в среднем 80 тыс.шт.	до 46 тыс.шт.
Время нереста	Весна, лето, зима, осень (в разных попул.)	Февр.-сент. (в разных попул.)
Темпер., соленость нереста	5-9 ⁰ С 34-35 ‰	-0,8-+11,0 ⁰ С 5-34 ‰ (в разных попул.)
Глубина нереста	100 - 200м	3-15м
Глубина обитания	пелагиаль	пелагиаль
Темпер., соленость обитания	5-7 ⁰ С 34-35 ‰	-0,8 - +14,0 °С 5-34 ‰ (в разных попул.)

Таким образом, в ходе эволюции тихоокеанская сельдь выработала устойчивость к изменениям экологических факторов в широких пределах. Результаты проведенных исследований полиморфизма ядерной ДНК (как и белкового полиморфизма) соответствуют представлениям о том, что коадаптированными генными комплексами обеспечивается экологическая устойчивость к комплексу факторов у сельди в Северной Пацифике.

Морфо-биологические и экологические показатели представителей рода *Clupea*

