

Животовский о лососях

В «Трудах ВНИРО» наткнулся на большую статью-лекцию Льва Анатольевича Животовского «Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей» (т. 157, с. 4-23). Содержание лекции следует статье в журнале «Генетика» (Животовский Л. А. 2015. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. Т. 51. с. 584–599).



Животовский Лев Анатольевич - заведующий лабораторией генетических проблем идентификации ФГБУН Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, профессор, доктор биологических наук, канд. физ.-мат. наук, заслуженный деятель науки РФ, лауреат Государственной премии РФ, лауреат премии им. И. И. Шмальгаузена в области эволюционной биологии РАН, лауреат журн. Профессор кафедры генетики и селекции животных МСХА им. К. А. Тимирязева, профессор кафедры биологии Сахалинского государственного университета, приглашенный профессор Стэнфордского университета (США), приглашенный профессор Университета Тарту (Эстония), почетный профессор Университета штата Аляска, почетный профессор Ун-та им. Э. Кован (Зап. Австралия). Автор и соавтор трех монографий, двух сборников и более 200 научных статей, научный редактор переводов на русский язык 6 книг по генетике, эволюции и статистике. Номинант и лауреат конкурса на лучшую научно-исследовательскую статью 2003 г. среди биологических и медико-биологических журналов мира (The Lancet, 2003). Ведет широкую педагогическую и просветительскую работу, выступая с лекциями по генетике, эволюции, статистике, ДНК-идентификации для студентов и научных сотрудников биологических, сельскохозяйственных, медицинских, юридических специальностей различных учреждений страны. Под руководством Л. А. Животовского выполнено и защищено около 20 кандидатских диссертаций.



Мне нужно благодарить занятия сахалинским тайменем за то, что они подарили мне встречи с такими замечательными людьми, как Лев Анатольевич. Он оказался не только большим ученым, но и простым душевным человеком, любителем полевой работы, как на фотографии со своим учеником Андреем Юрченко. Интересно, что начинал он карьеру как математик, специализирующийся на дифференциальных уравнениях. Как ученый, он всегда



был смел и независим, немало его публикаций вызывали ожесточенные споры и сомнения: от известной статьи совместно с М. К. Глубоковским (Глубоковский М. К., Животовский Л. А. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. № 2. с. 39–44) до неоднозначной книги о личности Т. Д. Лысенко (Животовский Л. А. 2014. Неизвестный Лысенко. М.: Т-во научных изданий КМК. 120 с.). Часть публикаций я дам в виде списка в

самом конце, но этот список еще должен пополняться.

В обсуждаемой статье-лекции представлены генетические данные по эволюции и филогении лососёвых рыб (*Salmonidae*) с акцентом на тихоокеанских лососей и форелей. Бурное развитие молекулярных методов исследования геномов позволило в последние десять лет существенно продвинуться в понимании эволюционных процессов у многих организмов, в т.ч. лососёвых рыб. Однако большинство публикаций на эту тему появляется лишь в специализированных журналах, изобилует сложными молекулярно-биологическими методами и математическими моделями. Автор в учебных целях собрал воедино имеющиеся на сегодняшний день генетические данные по филогении и эволюции лососёвых рыб и представил их в доступном виде. Причем начало было удивительно доступно, судите сами:

«Лососёвые рыбы Тихого океана тысячи лет кормили человека, осевшего в прибрежных районах северной части акватории: от берегов Корейского полуострова и северных островов Японского архипелага до берегов Чукотки - на азиатском побережье, и от северной Калифорнии до Аляски - на американском побережье. Вместе с атлантическими родственниками они освоили почти всё северное полушарие, являются деликатесным продуктом. Лосось - желанная добыча рыбаков-любителей, из-за своих размеров, особенностей рыбалки и просто благодаря красоте.

Лососёвые рыбы - обитатели холодных вод субарктических морей и прилегающих акваторий. Однако ввиду их высокой коммерческой ценности и интереса к ним как к объектам спортивного рыболовства, они (в первую очередь атлантические и тихоокеанские лососи) введены в аквакультуру по всему миру, в т. ч. в такие удалённые от родных берегов места как Южная Америка, Австралия и Новая Зеландия, и даже интродуцированы в их воды. Более того, в Новой Зеландии чавыча из Северной Америки образует самовоспроизводящиеся стада, нерестящиеся в реках Южного острова, а также разводится там на небольших рыбоводных заводах. Вследствие коммерческой и спортивной привлекательности некоторых видов, например, сахалинского тайменя, их численность приблизилась к критической отметке, они уже внесены в Красные книги многих стран и международную Красную книгу и стали объектом природоохранных исследований и мероприятий (Zhivotovsky et al., 2015).

Уникальность лососёвых рыб выражается в многообразии их жизненных циклов: от пресноводного образа жизни до анадромности, от коротких выходов в море до тысячекилометровых миграций в океан с демонстрацией высокого хоминга, от

многократного воспроизводства в течение ряда лет до моноцикличности. *Анадромность* означает, что рыбы рождаются в пресноводных водоёмах, проводят там какое-то время, затем уходят в море - в прибрежные или более далёкие воды, могут неоднократно возвращаться в реки и снова уходить в море, но после созревания мигрируют обратно в пресные воды на нерест. *Хоминг* - это способность лосося к навигации в открытом море и вблизи берегов, позволяющая возвращаться на нерест, как правило, в тот водоём, где он родился. Термин *моноцикличность* указывает на то, что лосось размножается только раз в жизни, погибая через несколько дней после нереста.

Благодаря гигантской площади нерестилищ по обоим берегам Тихого океана, сравнительно высокой выживаемости икры и океаническим ресурсам численность лососёвых рыб, в первую очередь тихоокеанских лососей, достигает больших величин. Эти виды играют значительную роль в жизни пресноводных и прибрежных экосистем, поскольку переносят накопленную за время многомесячного нагула огромную биомассу из морских «столовых» в родные водоёмы. Их высокая экологическая пластичность обусловила наличие внутривидовых группировок - от подвидов и экотипов до разнообразных взаимодействующих локальных популяций. Возможность заводского разведения привела к широкомасштабному выпуску в природу искусственных популяций и конкуренции их с природными лососями. Коммерческая привлекательность лососей приблизила некоторые популяции к краю гибели из-за неумеренного промысла. Всё это обусловило широкий интерес к изучению тихоокеанских лососей, да и всего рода *Oncorhynchus*. В настоящее время лососёвые рыбы - одни из наиболее интенсивно и глубоко изучаемых таксонов. В этой лекции представлены данные по их эволюции и филогении с акцентом на тихоокеанских лососей и форелей».

Можно сказать, что на этом доступность текста для рядового читателя и кончилась. Я иногда почитываю статьи по генетике, а не так давно вместе с внучкой (готовил ее к ЕГЭ по биологии) повторил весь школьный курс общей биологии. Но продирался с трудом через такие отрывки текста, как вот этот, например:

«Генетически удвоение генома одного предкового вида означало возникновение т. н. автотетраплоида (в отличие от аллотетраплоида - результата гибридизации двух различных предковых видов), подтверждением чему является сегодня вдвое больший размер генома у Salmonidae, чем у видов сестринской клады Esociformes (Gregory, 2002), и высокая степень конкордантности между многими парами хромосомных плеч - бывшими тетрасомными гомологами (Danzmann et al., 2008). У только что возникших автотетраплоидов отсутствует обычная парная конъюгация и сегрегация хромосом, присущая диплоидным видам, и поэтому полногеномные дубликации эволюционно сопровождаются т. н. фракцинацией генов (т. е. уменьшением доли дублицированных функциональных участков генома, которые оказались в определённом смысле лишними) и ре-диплоидизацией (т. е. формированием нормальных хромосомных бивалентов в мейозе)».

Но что поделаешь, - это же генетика, высокая наука. Все же внимательное чтение дает ответы на многие сложные вопросы. В обзоре рассмотрены материалы по нуклеотидным последовательностям различных фрагментов митохондриальной и ядерной ДНК, а также по мобильным генетическим элементам (SINE-элементы). Рассмотрена роль геномных преобразований в эволюции, в частности полногеномной тетраплоидизации, приводятся аргументы в пользу автополиплоидного происхождения лососёвых рыб. Естественное начало генетической истории отряда Salmonidae—это полногеномная дубликация WGD4, что расшифровывается как «the 4th whole genome duplication», возникшая вскоре после отделения от щукообразных Esociformes (по разным оценкам, от 70 до 96 млн. лет назад). Приведено филогенетическое дерево Salmonidae как компромиссная схема различных частных филогений, с оценкой времени событий по молекулярным данным и привязкой к стратиграфической шкале. Более детально представлена филогения подсемейства лососёвых Salmoninae; из которой следует, в частности, что гольцы (*Salvelinus*) являются сестринским родом по отношению к тихоокеанским лососям и форелям. Обсуждён

взаимный статус тихоокеанских лососей и форелей и необычное систематическое положение симы *Oncorhynchus masou*. Сопоставлены филогении по морфологическим и молекулярным признакам и обсуждены причины их неполного соответствия. Приведены аргументы в пользу пресноводного происхождения линии, ведущей к Salmonidae, восходящего по времени к разделению отрядов щукообразных и лососеобразных.



Теперь – внимание! Почему эта статья-лекция для меня так важна? Она дает общий взгляд на позицию сахалинского тайменя на эволюционном дереве лососевых. С подачи моих старших товарищей (Глубоковский, 1995; Золотухин и др., 2000) я относился к СТ как к древнейшему лососю на Землю, уникальному и неповторимому основателю и прародителю, этот высокий статус позволял более эмоционально «заряжать» его образ в целях пропаганды его особой ценности и необходимости специальной охраны. \

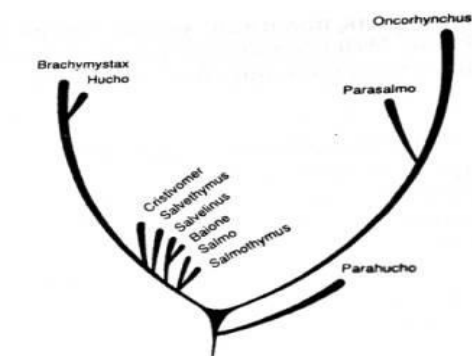


Рис. 2.20. Филограмма высших таксонов лососевых рыб

Вот как об этом мы писали раньше (есть еще материал в моем отчете о путешествии «Пропащая экспедиция-2»):

«В середине эоцена, около 40 млн. лет назад, произошла дивергенция общего предка лососевых рыб на три ствола. Первый, наиболее архаичный, сохранил морфологические и экологические признаки предка, остался в нативном ареале и дал начало представителям подсемейства *Parahuchoninae*. Древний дальневосточный таймень проживал в реках, впадающих в мелководную лагуну на месте нынешнего Японского моря (Линдберг, 1972; Черешнев, 1998; Золотухин и др., 2000).

Дальнейшая эволюция лососевых шла двумя независимыми стволами – тихоокеанским и аркто-атлантическим (рис. 2.20 из Глубоковский, 1995). Таким образом, сахалинского тайменя можно считать единственным представителем не только рода *Parahucho*, но и древнего подсемейства *Parahuchoninae*. Плезiomорфные черты его подтверждены многими исследованиями, вид можно считать персистентным реликтом, без существенных изменений дошедшим до нашего времени».

А вот как пишет об этом Лев Анатольевич в своем обзоре на стр. 14:

«Радикальным изменениям за последние десятилетия подверглось также положение сахалинского тайменя - раньше его относили к роду тайменей *Hucho*. В 1963 г. В. Д.

Владыков по остеологическим особенностям выделил его в ранг подрода *Hucho*: *Parahucho* Vladykov, 1963 (Богуцкая, Насека, 2004, с. 153), с единственным представителем – сахалинским тайменем *P. perryi* Brevoort, 1856. Затем ему был придан статус рода на основе анализа краниологических и кариологических признаков (Глубоковский, Глубоковская, 1981). В дальнейшем это было подтверждено генетическими данными: по разным типам маркёров различия между *Hucho* и *Parahucho* оказались больше, чем между *Hucho* и *Brachymystax* (Осинов, 1991; Phillips et al., 1995; Shed'ko et al., 1996), что привело к выделению последних как сестринских и тем самым к окончательному утверждению *Parahucho* в качестве рода; более того, *Hucho* и *Parahucho* характеризуют различные SINE-элементы (Matveev et al., 2007).

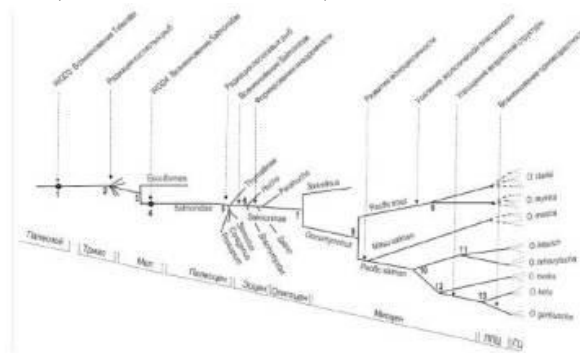


Рис. 3. Филогения лососиных рыб в тонкой дифференциации типологических лососей и форель; основные молекулярные события в датециях согласно молекулярным данным [Животинский, 2005, с. илл.модификация]

Примечание:

Стратиграфический шкала. Расположение и даты стратиграфических подразделений даны с разницей масштабов для разных периодов и эох, чтобы можно было сопоставить времена радиометрического датирования палеонтологической шкалы (всплознными стрелками) и датирования Молекулярной стратиграфической шкалы (всплознными стрелками). Сайт 2009 г. <http://www.stratigraphy.org/IC/Chart/Chart2004-02.pdf>.

Сокращения: ППЦ — палеонтологический ЦП — геолог.

Палеонтологические датирования. Иллюстрация датирования в млн лет, в скобках — соответствующая шкала палеонтологического датирования, 270 (H) означает 270 млн лет назад, данные по [Hafrey et al., 2007]. Палеонтологические датирования в млн лет, в скобках — соответствующая шкала палеонтологического датирования, данные по [Hafrey et al., 2007]. Палеонтологические датирования в млн лет, в скобках — соответствующая шкала палеонтологического датирования, данные по [Hafrey et al., 2007].

Обозначения сайтов: CA — Осинов, Лобачев [2004]; III — Шидано и др. [2012]; A — Alexandrou et al. [2013]; B — Bertolo et al. [2004]; C — Campbell et al. [2013]; H — Hafrey et al. [2007]; S — Saito et al. [2009]; C.L. — C. L. Lohr et al. [2012].

1 — генетика дупликация WGD3 и дупликация генов: 390 (H); 2 — радиация кистельных рыб: 395 (S), 219 (H); 3 — дивергенция лососеобразных и щукообразных: 113 (S), 94 (CA), 106 (III), 83 (A), 113–106 (C); 4 — генетика дупликация WGD4: 85–75 (CA), 80–70 (A), 96 (B); 5 — дивергенция лососевых рыб: 69 (A), 54 (S), 59 (C.L.), 46 (CA), 55–40 (C); 6 — дивергенция Salmoninae: 55 (A), 33–28 (C), 34 (C.L.), 24 (III); 7 — расхождение генов и типологических лососей/форелей: 31 (A), 32 (S), 25 (C.L.), 26 (III); 8 — расхождение типологических лососей и форелей: 16 (C.L.), 22 (A), 8 (CA), 9 — дивергенция типологических форелей: 11 (C.L.), 13 (A), 10 — расхождение видов горбыль-лещ и кижуч-чирок: 16 (A), 11 — дивергенция кижуч-чирок: 9.5 (C.L.), 11 (A), 5.5 (CA); 12 — дивергенция тундры-лещика-лещ-горбыль: 11 (C.L.), 10 (A); 13 — дивергенция лещика и горбыль: 7 (C.L.), 6 (A).

Другие сокращения. Типология подотряда карповых и сиговых следует данным по SINE-элементам [Matveev, Okada, 2009], а родов лососей и тайменя, базируясь на анализе генов и геномных данных как консистентные по [C. L. Lohr et al., 2012; Campbell et al., 2013; Alexandrou et al., 2013]. Подотряд лососей Salmoninae определяется в период между событиями 5 и 6, исключая род *Salvelinus*, вид *E. fallax* рассматривается как сестринская группа по отношению к остальным типологическим Salmoninae, датировка – 30 млн лет [Wilson, 1977, P. 54], по ископаемой здесь стратиграфической шкале эта датировка соответствует времени залужения Восточной Сибири и Среднего Запада. Нарядом с традиционными лососевыми элементами обозначены события, связанные с типологическими лососями и форелью, тонкая стратиграфия — дифференциация лососевых типологических лососей и форелей.

Однако положение его на филогенетическом дереве, построенном только по морфологическим признакам (в основании Salmoninae) (Глубоковский, 1995), отличается от такового по молекулярным данным, которые указывают на место *Parahucho* непосредственно перед отделением ветви *Oncorhynchus* (Wilson, Williams, 2010; Шедько, 2012; Crete-Lafreniere et al., 2012; Campbell et al., 2013; Alexandrou et al., 2013).

Таким образом, морфологические признаки могут приводить иногда к филогенетическим схемам, сильно отличающимся от представляемых на основе анализа ДНК-маркёров».

Конечно, для научной объективности я должен добавить упомянутые публикации на новый сайт о сахалинском таймене:

Богуцкая Н. Г., Насека А. М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: КМК. 389 с.

Глубоковский М. К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 341 с.

Глубоковский М. К., Глубоковская Е. В. 1981. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. с. 5–66

Золотухин С. Ф., Семенченко А. Ю., Беляев В. А. 2000. Таймени и ленки Дальнего Востока России. Хабаровск. 128 с.

Линдберг Г.У.1972. Крупные колебания уровня Океана в четвертичный период. Л.: Наука. 548 с.

Осинов А. Г. 1991. Генетическая дивергенция и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachymystax* и тайменей родов *Hucho* и *Parahucho* // Генетика. Т. 27. с. 2127–2136

Черешнев И. А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 131 с.

Шедько С. В., Мирошниченко И. Л., Немкова Г. А. 2012. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и её молекулярная датировка: анализ ядерного гена RAG1 // Генетика. Т. 48. с. 676-680

Alexandrou M. A., Swartz B. A., Matzke N. J., Oakley T. H. 2013. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 69. p. 514-523.

Campbell M. A., Andres Lopez J., Sado T., Miya M. 2013. Pike and salmon as sister taxa: detailed intraclade resolution and divergence time estimation of Esociformes + Salmoniformes based on whole mitochondrial genome sequences // Gene. V. 530. p. 57-65

Crete-Lafreniere A., Weir L. K., Bernatchez L. 2012. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // PLoS One 7: e46662

Matveev V., Nishihara H., Okada N. 2007. Novel SINE families from salmon validate *Parahucho* (Salmonidae) as a distinct genus and give evidence that SINEs can incorporate

LINE-related 3'-tails of other SINEs // Molecular Biology and Evolution. V. 24. p. 1656–1666

Phillips R. B., Oakley T. H., Davis E. L. 1995. Evidence supporting the paraphyly of *Hucho* (Salmonidae) based on ribosomal DNA restriction maps // Journal of Fish Biology. V. 47. p. 956-961

Shed'ko S. V., Ginatulina L. K., Parpura I. Z., Ermolenko A. V. 1996. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial

DNA divergence // Journal of Fish Biology. V. 49. p. 815–829

Vladykov V. 1963. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution // Trans. R. Soc. Can. V. 1. p. 459-504

Wilson M. V. H., Williams R. G. 2010. Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds. J. S. Nelson, H.-P. Schultze, M. V. H. Wilson. Friedrich Pfeil, Munchen, Germany. p. 379–409

А вот начало списка публикаций Л. А. Животовского:

Животовский Л. А. 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука. 183 с.

Животовский Л. А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 267 с.

Животовский Л. А. 2002. О наследовании приобретенных признаков. В сб.

«Материалы научной генетической конференции. 26-27 февраля 2002 г.». М., изд-во Моск. сельскохоз. акад. им. К.А. Тимирязева. с. 110-119

Животовский Л. А. 2003. Наследование приобретенных признаков: Ламарк был прав // Химия и Жизнь, №4, с. 22-26

Животовский Л. А. 2004. Исследование генетической структуры и эволюции популяций человека по данным об аутомсомных микросателлитных ло- кусах // Матер. VII популяционного семинара. Сыктывкар.

Животовский Л. А. 2004. Гены и расы: Все мы одного роду-племени // Наука в России. № 4. с. 33–38

Животовский Л. А. 2005. ДНК-различия между этническими группами и их эволюционное становление // Эволюция, поведение, общество: этология человека / Ред. М. Л. Бутовская. М.: Ин-т антропологии и этнографии РАН.

Животовский Л. А. 2005. ДНК-датирование древних популяционных событий // Эволюция, поведение, общество: этология человека / Ред. М. Л. Бутовская. М.: Ин-т антропологии и этнографии РАН.

Животовский Л. А. 2006. Эколого-генетические принципы разведения тихоокеанских лососей. // Труды Междун. научн. семинара «Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока» (30 ноября – 1 декабря 2006 г., Петропавловск-Камчатский). Всемирный фонд дикой природы (WWF). с. 153-159

Животовский Л. А. 2006. Микросателлитная изменчивость в популяциях человека и методы ее изучения // Информационный Вестник ВОГиС, т.10, №1, с.74-96

Животовский Л. А. 2010. О сохранении генофондов лососей в лососевых рыбохозяйственных заповедных зонах. // В кн. «Рыбохозяйственные заповедные зоны Дальнего Востока России» (ред. Павлов Д. С. и Глубоковский М. К.)

Животовский Л. А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопросы ихтиологии. Т. 53. с. 371–376

Животовский Л. А., Афанасьев К. И., Рубцова Г.А. 1987. Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши // Генетика. Т. 23. № 10. с. 1876–1883

Животовский Л. А., Афанасьев К. И., Рубцова Г. А., Шитова М. В., Малинина Т. В., Ракицкая Т. А., Прохоровская В. Д., Салменкова Е. А., Фёдорова Л. К., Борзов С. И., Погодин В. П. 2008. О создании базы ДНК-данных для решения проблем воспроизводства, идентификации и сертификации популяций тихоокеанских лососей на примере кеты о. Итуруп. // Вопросы рыболовства, т. 9, №1 (33), с. 96-109

Животовский Л. А., Глубоковский М. К., Викторовский Р. М. и др. 1989. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. с. 1261–1274

Животовский Л. А., Глубоковский М. К. 1989. Роль миграций и отбора в генетической дифференциации горбуши // Докл. АН СССР. Т. 308. с. 1235–1240

Животовский Л. А., Ким Х. Ю. 2015. Морфологические маркеры пола у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 55. № 1. с. 107-109

Животовский Л. А., Рубцова Г. А., Шитова М. В., Малинина Т. В., Ракицкая Т. А., Прохоровская В. Д., Афанасьев К. И.. 2009. Генетические принципы экологической сертификации промысла тихоокеанских лососей. // В: Шунтов В.П. (ред.). Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток, ТИНРО-центр. Бюл. № 4. с. 117-125

Животовский Л. А., Рубцова Г. А., Шитова М. В., Малинина Т. В., Ракицкая Т. А., Прохоровская В. Д., и Афанасьев К. И. 2011. Перспективы создания банка ДНК-данных в целях экологической сертификации промысла тихоокеанских лососей. В сб. «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб». Изд. ГосНИОРХ, С-Петербург.

Животовский Л. А., Шайхаев Е. Г., Шитова М. В. 2013. Метод идентификации биологических образцов лососевых рыб по микросателлитным маркерам с использованием идентичного набора ПЦР-праймеров // Биология моря. Т. 39, № 6. с. 459–466

Афанасьев К. И., Рубцова Г. А., Шитова М. В., Малинина Т. В., Ракицкая Т. А., Прохоровская В. Д., Шевляков Е. А., Заварина Л. О., Бачевская Л. Т., Черешнев И. А., Брыков В. А., Ковалев М. Ю., Шевляков В. А., Сидорова С. В., Борзов С. И., Погодин В. П., Федорова Л. К., Животовский Л. А. 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37, № 1. с. 39–47

Афанасьев К. И., Рубцова Г. А., Шитова М. В., Шайхаев Е. Г., Животовский Л. А. 2011. Расширение набора микросателлитных маркеров с целью повышения точности идентификации кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) // Генетика. Т. 47. с. 1473–1480

Афанасьев К. И., Рубцова Г. А., Шайхаев Е. Г., Животовский Л. А. 2013. Микросателлитная изменчивость кунджи *Salvelinus leucomaensis* Сахалинской области // Генетика. Т. 49. с. 1088–1092

Глубоковский М. К., Животовский Л. А. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. № 2. с. 39–44

- Глубоковский М. К., Животовский Л. А. 1989. Популяционная структура горбуши: факты и модели // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, с. 47–67
- Глубоковский М. К., Животовский Л. А., Викторовский Р. М. и др. 1989. Популяционная организация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. с. 1275–1284
- Каев А. М., Афанасьев К. И., Рубцова Г. А., Малинина Т. В., Шитова М. В., Борзов С. И., Фёдорова Л. К. и Животовский Л. А. 2008. О генетической дифференциации кеты речного и озёрного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова). // В кн. «Современное состояние водных биоресурсов». Владивосток: ТИПРО-центр, с. 372-374
- Кордичева С. Ю., Рубцова Г. А., Шитова М. В., Шайхаев Е. Г., Афанасьев К. И., Животовский Л. А. 2010. Выявление нуль-аллелей в микросателлитном локусе кеты кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) // Генетика. Т. 46. с. 1143–1147
- Рубцова Г. И., Афанасьев К. И., Малинина Т. В., Шитова М. В., Ракицкая Т. А., Прохоровская В. Д., Животовский Л. А. 2008. Дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) по микросателлитным и аллозимным маркерам: сравнительный анализ. // Генетика, т. 44, №7, с. 964-971
- Рубцова Г. А., Афанасьев К. И., Малинина Т. В., Шитова М. В., Ракицкая Т. А., Прохоровская В. Д., Животовский Л. А. 2011. Сравнительный анализ дифференциации популяций кеты (*Oncorhynchus keta* W.) по микросателлитным и аллозимным маркерам. // В сб. «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб». Изд. ГосНИОРХ, С-Петербург.
- Шайхаев Е. Г., Животовский Л. А. 2014. Эволюция микросателлитных локусов лососевых рыб // Генетика. 2014. Т. 52. с. 967–974
- Шитова М. В., Афанасьев К. И., Рубцова Г. А., Малинина Т. В., Сидорова С. В., Животовский Л. А. 2009. Микросателлитная изменчивость заводских популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) о. Сахалин. // Вопросы рыболовства, т. 10, №1, с. 102-115
- Шитова М. В., Рубцова Г. А., Афанасьев К. И., Малинина Т. В., Животовский Л. А. 2011. Микросателлитный анализ как метод изучения генетической структуры заводских популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) островов Сахалин и Итуруп. // В сб. «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб». Изд. ГосНИОРХ, С-Петербург
- Zhivotovsky L. A. 1999. A new genetic distance with application to constrained variation at microsatellite loci // Mol. Biol. Evol. V. 16. p. 467–471
- Zhivotovsky L. A. 2001. Estimating divergence time with the use of microsatellite genetic distances: impacts of population growth and gene flow // Mol. Biol. Evol. V. 18. p. 700–709
- Zhivotovsky L. A. 2002. A model of the early evolution of soma-to-germline feedback. J. of Theoret. Biol. 216: 51-57
- Zhivotovsky L. A. 2010. Studies in genetic structure of Pacific salmon populations in the Russian Far East with use of microsatellite markers. Bull. North Pacific Anadrom Fish Commission. #1274. 14 p.
- Zhivotovsky L. A., Bennett L., Bowcock A. M., Feldman M. W. 2000. Human population expansion and microsatellite variation // Mol. Biol. Evol. V. 17. p. 757–767
- Zhivotovsky L. A., Fedorova L. K., Rubtsova G. A., Shitova M. V., Rakitskaya T. A., Prokhorovskaya V. D., Smirnov B. P., Kaev A. M., Chupakhin V. M., Samarsky V. G., Pogodin V. P., Borzov S. I., Afanasiev K. I. 2011. Ecological and genetic impacts of an expanded hatchery stock on neighboring wild populations: An example from a chum salmon metapopulation in Iturup Island. // Special Issue: Ecological Interactions Between Wild and Hatchery Salmon. Environmental Biology of Fishes, Springer Netherlands.
- Zhivotovsky L. A., Fedorova L. K., Rubtsova G. A., Shitova M. V., Rakitskaya T. A., Prokhorovskaya V. D., Smirnov B. P., Kaev A. M., Chupakhin V. M., Samarsky V. G., Pogodin V. P., Borzov S. I., Afanasiev K. I. 2012. Rapid expansion of an enhanced stock of chum salmon and its impacts on wild population components // Environmental Biology of Fishes. Vol. 94. p. 249–258

- Zhivotovsky L. A., Feldman M. W. 1995. Microsatellite variability and genetic distances // Proc. Natl Acad. Sci. USA. V. 92. p. 11549–11552
- Zhivotovsky L. A., Feldman M. W., Grishechkin S. A. 1997. Biased mutations and microsatellite variation // Mol. Biol. Evol. V. 14. p. 926–933
- Zhivotovsky L. A., Goldstein D. B., Feldman M. W. 2001. Genetic sampling error of distance ($\delta\mu$)² and variation in mutation rate among microsatellite loci // Mol. Biol. Evol. V. 18. p. 2141–2145
- Zhivotovsky L. A., Rosenberg N. A., Feldman M. W. 2003. Features of evolution and expansion of modern humans inferred from genome-wide microsatellite markers. Amer. J. Hum. Genet. 72: 1171-1186
- Zhivotovsky L. A., Underhill P. A. 2004. On the evolutionary mutation rate at Y-chromosome STRs: Comments on paper by Di Giacomo et al. // Hum. Genet. 2005. V. 116. p. 529–532
- Zhivotovsky L. A., Underhill P. A., Cinnoglu C., Kayser, M., Morar B., Kivisild T., Scozzari R., Cruciani F., Destro-Bisol G., Spedini G., et al. 2004. The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time. Am. J. Human Genet. 74, 50-61
- Zhivotovsky L. A., Yurchenko A. A., Nikitin V. D., Safronov S. N., Shitova M. V., Zolotukhin S. F., Makeev S. S., Weiss S., Rand P. S., Semenchenko A. Yu. 2015. Ecogeographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // Conservation Genetics. V. 16. p. 431–441
- Rand P. S., Lincoln R., Berejikian B. A., Bidlack A., Bottom D., Gardner J., Kaeriyama M., Nagata M., Pearsons T. N., Schmidt M., Smoker W. W., Weitkamp L. A., Zhivotovsky L. A. 2012. Ecological interactions between wild and hatchery salmonids and key recommendations for research and management actions in selected regions of the North Pacific // Environmental Biology of Fishes. 2012. Vol. 94. p. 343–358