

УДК 597.553.2.575.8

ЭВОЛЮЦИЯ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE). 1. ФОРМИРОВАНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ ВИДОВ

© 2018 г. Е. В. Есин*, Г. Н. Маркевич

Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово

*E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.01.2017 г.

Проведён анализ опубликованных материалов по филогенезу и филогеографии лососёвых рыб рода *Salvelinus* в контексте аллопатрической эволюции. Обзор содержит краткие данные об истории возникновения основных групп, путях их исторического расселения и формировании современных ареалов с учётом реконструкций климатогеографических событий. Рассматриваются вопросы соответствия топологий филогенетических деревьев, датировки основных филогенетических событий, родственные отношения между основными группами.

Ключевые слова: гольцы *Salvelinus*, генеалогия, филогеография, происхождение, палеореконструкции.

DOI: 10.7868/S0042875218020066

Гольцы рода *Salvelinus* — это уникальная по разнообразию и экологической пластичности группа лососёвых рыб семейства Salmonidae. Гольцов отличает высочайший адаптивный полиморфизм, они образуют множество географических форм, симпатрических морф, экотипов и т.п. (Савvaitова, 1989; Klemetsen, 2013). Это одна из самых сложных для классификации групп животных, так как тесная связь фенотипа гольцов и условий среды делает малопригодным использование морфологических признаков для выделения таксонов. Представители близкородственных популяций могут кардинально различаться пропорциями тела, окраской, меристическими признаками, краниологическими характеристиками, и, напротив, эволюционно далёкие группы могут обнаруживать значительное конвергентное сходство. В результате только на территории России разными исследователями обсуждалось существование более 25 видов гольцов (Богущая, Насека, 2004), а во всей Голарктике — около 60 видов (Savvaitova, 1995). В настоящее время один из видов группы — арктический голец *S. alpinus* — признаётся некоторыми исследователями (Klemetsen, 2013) самым изменчивым позвоночным животным на Земле.

Согласно современным представлениям, гольцы — это филогенетически молодая группа из центральной трибы семейства (Глубоковский, 1995); она дивергировала от общей ветви лососёвых рыб на границе олигоцена и миоцена 16–25 млн лет назад (Grewe et al., 1990; Осин, Лебедев, 2004;

Crête-Lafrenière et al., 2012; Шедько и др., 2013). Сестринской группой по отношению к гольцам являются тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (Crespi, Fulton, 2004; Животовский, 2015). Активная дивергенция гольцов происходила позже, чем у тихоокеанских лососей, — уже в плиоцене–голоцене, т.е. в условиях глобальных изменений климата (Брыков и др., 2010). К голоцену гольцы распространились циркумполярно: по бассейнам всех арктических морей, Северной Пацифики и Атлантики. Самая северная из известных популяций населяет оз. Хэйзен на о-ве Элсмир в Арктической Канаде (82° с.ш.), самая южная — горные истоки рек на хребте Пэкту (41° с.ш., бассейн Восточно-Корейского залива). Гольцы занимают разнообразные местообитания, могут выживать в горных озёрах на высоте до 2800 м, заселяют профундаль на глубинах до 450 м. Во время ледниковых эпох они расселились по горным районам Альп, Забайкалья и Дальнего Востока, образовав изолированные области обитания, отстоящие от основной части ареала на многие сотни километров.

Построению естественной системы рода *Salvelinus* посвящено множество публикаций, сформулированы различные гипотезы о филогенетических взаимоотношениях внутри данной группы. Некоторые из выдвинутых концепций являются альтернативными и вступают в противоречия друг с другом по ряду ключевых положений. К началу XXI в. широкое распространение получили

две полярные концепции. Согласно первой, в составе рода сформировалось множество самостоятельных биологических видов, принадлежащих двум филогенетическим линиям — арктической и тихоокеанской (Викторовский, Глубоковский, 1977; Олейник, Скурихина, 1999). Виды с широкими ареалами и узкоареальные эндемики имеют сходную степень эволюционной обособленности (Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002; Kottelat, Freyhof, 2007). Согласно другой концепции, разнообразие гольцов включает четыре хорошо обособленных вида и один молодой комплекс близких форм с дискуссионным таксономическим статусом. Первоначально комплекс был разделён на ряд таксонов, предположительно происходящих из берингийского, сибирского и евроатлантического центров эволюционной радиации (Behnke, 1984). Альтернативный сценарий предполагал параллельное и независимое возникновение трёх морфотипов гольцов в разных частях ареала на основе гомологической изменчивости (Савваитова, 1989). Позже в составе комплекса по данным молекулярной изменчивости были выделены пять географических групп, соответствующих основным филогенетическим линиям (Brunner et al., 2001; Moore et al., 2015).

Исследования морфоэкологических особенностей гольцов не позволили прийти к консенсусу относительно их разнообразия и дифференциации. Филогенетические схемы, построенные на основе морфологических признаков, оказались зависимы от фенотипической пластичности и адаптивной природы морфологии гольцов. Сложность таксономической структуры и большой интерес специалистов к этой группе сделали её моделью для отработки новых методов эволюционной биологии. На гольцах опробовали большинство молекулярных методов исследования родственных отношений: от гибридизации ДНК (Каукоранта и др., 1982) и анализа аллозимной изменчивости (Осинов и др., 1996; Everett et al., 1997; Омельченко, 2005) до сиквенсов генов комплекса гистосовместимости (Conejeros et al., 2008; Kapralova et al., 2013) и поточного секвенирования функционального генома (Ahi et al., 2013). Доминирующее положение заняли генеалогическая концепция вида (обособленные ветви на эволюционном дереве) и схема выделения групп (линий) по совокупности молекулярно-генетических данных (Phillips et al., 1995; Brunner et al., 2001; Шубина и др., 2006; Yamamoto et al., 2014; Олейник и др., 2015). На этапе синтеза молекулярных данных была выявлена зависимость топологии филогенетических деревьев гольцов от типа анализа и использованных маркеров (Crespi, Fulton, 2004; Олейник, 2013). Тем не менее постепенное расширение набора генетических маркеров позволило

приблизиться к пониманию эволюционных связей внутри рода *Salvelinus*. Последовательность дивергенции основных групп, определённая по сопоставлению нуклеотидных последовательностей в митохондриальном и ядерном геномах (Smith, 1992; Осинов, Лебедев, 2004; Yamamoto et al., 2014), а также эволюции кариотипов (Cavender, Kimura, 1989; Фролов, 2000), демонстрирует явное соответствие. Предлагаемые части эволюционной схемы в отдельных случаях также соответствуют выдвигаемым концепциям дивергенции по морфологическим признакам (Cavender, 1986; Глубоковский, 1995). Калибровка данных о географии гольцов по палеогеографическим реконструкциям плиоцена—голоцена (Mann, Hamilton, 1995; Benn, Evans, 1998; Hewitt, 2000; Montgomery, 2000; Quaternary..., 2011) позволила получить общую схему филогенеза рода и предположить сроки обособления групп.

Обзор посвящён анализу опубликованных материалов по филогенезу и филогеографии гольцов.

ПРЕДПОСЫЛКИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ГОЛЬЦОВ

Начиная с неогена эволюция лососёвых рыб проходила на фоне глобальных изменений климата, которые сопровождались оледенениями и колебаниями уровня Мирового океана. Хотя оценки масштабов этих событий сильно разнятся (Линдберг, 1972; Benn, Evans, 1998; Гросвальд, 1999; Большианов, 2006; Quaternary..., 2011), не вызывает сомнений наличие в истории значительных похолоданий, которые приводили к резкому снижению численности и разделению ареалов пресноводных рыб в северных широтах (Pielou, 1991; Hewitt, 2000). Во времена климатических экстремумов происходили сокращение численности популяций и быстрое аллопатрическое формообразование, во времена оптимумов новые формы активно расселялись и смешивались. Обособленные группировки образовывали новые популяционные системы, вступая в конкуренцию с группами, которые доминировали ранее, или поглощая их (Avice, 2004).

За последние 8 млн лет макроклиматические циклы, сопряжённые с глобальными перестройками водной сети, проходили минимум пять раз. В Северной Пацифике и восточном секторе Арктики в это же время происходили крупные тектонические преобразования бассейнов и расчленение участков побережья (Montgomery, 2000). Множественная фрагментация ареалов, повторяющаяся экспансия новых групп в сопредельные районы, мозаичное вымирание и интрогрессия приводили к формированию сложной мозаики алло-, пара- и симпатричных групп. При сравни-

тельно небольшом сроке существования отдельных групп, незавершённости эволюционного процесса и изменчивости условий среды в Голарктике сформировался целый ряд комплексных видов, состоящих из единиц разного иерархического уровня с незавершённой диверсификацией (Майр, 1968; Мина, 1986; Савваитова, 1989). Среди них, в частности, сига *Coregonus lavaretus sensu lato* (Hudson et al., 2010; Sajdak, Phillips, 2011), гольяны *Rhynchocypris* spp. (Сафронов, Никитин, 2005; Sakai et al., 2006), щуковые *Dallia* spp. (Campbell, Lopez, 2014).

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ГОЛЬЦОВ

В составе рода *Salvelinus* выделяются четыре обособленных вида, существование которых не вызывает сомнений, а также пять—семь более молодых групп с обширными ареалами, приближающихся к видовому уровню обособленности. Согласно доминирующим представлениям, в миоцене предки гольцов населяли восточный сектор Арктического бассейна и Северную Пацифику (Behnke, 1989; Grewe et al., 1990). Процесс генетической дивергенции в группе начался 5.2–9.5 млн лет назад (Osinov et al., 2015). Вероятно, на границе миоцена—плиоцена произошло первичное разделение монофилитической линии на тихоокеанскую и атлантическую ветви — 1-й этап дивергенции (рис. 1, 2а). Атлантическая ветвь дала начало североамериканским видам — *S. fontinalis* и *S. namaycush*; пацифическая — всему остальному разнообразию рода. Первичное разделение голь-

цов могло стать следствием вымирания промежуточной цепи популяций в северных широтах (Behnke, 1980, 1989). Датировка разделения линий, полученная на основе сопоставления последовательностей мтДНК (Олейник и др., 2015), хорошо согласуется с данными о глобальных климатогеографических событиях этого периода. На начало плиоцена приходится развитие ледового покрова на полюсах (Zachos et al., 2001), тектоническое поднятие Северной Аляски и, вероятно, осушение проливов между островами северного Нунавута (Ivanov, 1994; Montgomery, 2000). Необходимо отметить, что близкий срок определён для дивергенции наиболее молодых видов тихоокеанских лососей — кеты *O. keta* и горбуши *O. gorbuscha* (Smith, 1992; Животовский, 2015). Последующая специализация американской линии гольцов шла по пути разделения нерестовых и нагульных ниш: *S. fontinalis* занял биотопы текучих вод бассейнов северо-восточного стока, *S. namaycush* заселил крупные северные озёра. Разделение этих видов, по всей видимости, закончилось уже к началу плейстоцена.

В бассейне Тихого океана похолодание начала плиоцена привело к океанической регрессии (Kobayashi, Takano, 2001; Zachos et al., 2001). В таких условиях Японское и Охотское моря превращались в опреснённые полужамкнутые водоёмы с озёрно-речной сетью на осушенных шельфах (Линдберг, 1972; Kobayashi, Takano, 2001). Наиболее вероятно, что в этих рефугиумах обособились две системы популяций, впоследствии давшие начало максимально дивергировавшим видам

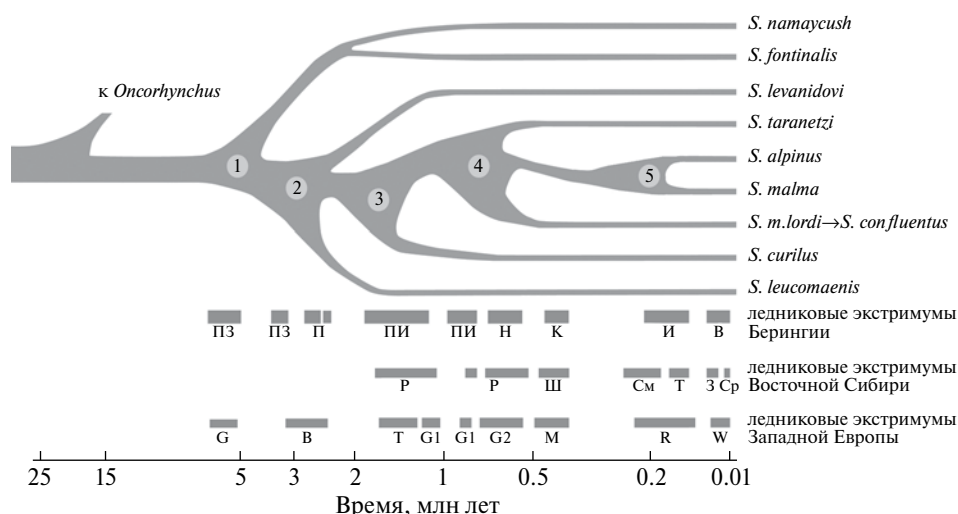


Рис. 1. Дендрограмма вероятного пути эволюции гольцов рода *Salvelinus* (1–5 — этапы дивергенции) и примерные сроки североамериканских, восточносибирских и альпийских оледенений. Ледниковые экстремумы Берингии: ПЗ — Презанклские, П — Пьячензские, ПИ — Преиллинойские, Н — Небрасский, К — Канзасский, И — Иллинойский, В — Висконсинский; Восточной Сибири: Р — Раннешайтанские, Ш — Шайтанский, См — Самарский, Т — Тазовский, З — Зырянский, Ср — Сарпанский; Западной Европы: G — Gilber, B — Biber, T — Tiglian, G1 — Gunz 1, G2 — Gunz 2, M — Mindel, R — Riss, W — Wurm.

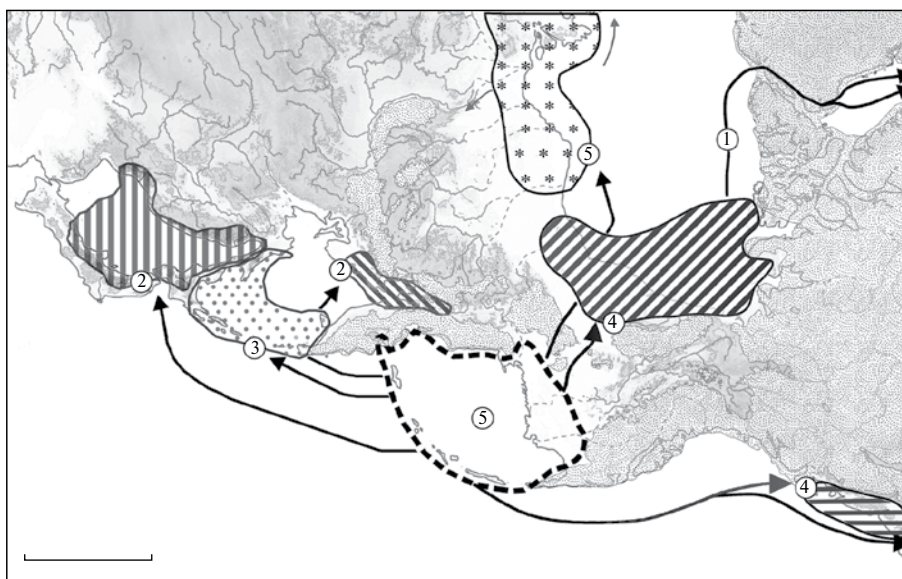


Рис. 2. Карта-схема вероятных областей формирования основных групп гольцов рода *Salvelinus*. Ареалы образующихся групп в пределах показанной области: (||||) — *S. leucomaenis*, (|||||) — *S. levanidovi*, (— — —) — *S. curilus*, (≡) — *S. lordi*, (▨) — *S. taranetzi sensu lato*, (**) — *S. alpinus sensu stricto*; (---) — граница области распространения предковой берингийской группы, из которой выделилась *S. malma*; (—) — пути расселения групп. Стрелки за область карты в зал. Королевы Мод — *S. fontinalis* + *S. namaycush*, в прол. Хекете — *S. confluentus*. Уровень Мирового океана (–100 м) и положение ледников (■) по: Barr, 2014; Manley, Kaufman, 2002; этапы дивергенции см. на рис. 1. Масштаб: 1200 км.

тихоокеанской группы. На севере Охотского моря, куда впадала крупнейшая река региона палео-Пенжина, выделилась линия *S. levanidovi*, в бассейне Японского моря — *S. leucomaenis* (2-й этап: рис. 1, 2а).

Использование разных методов построения филогенетических деревьев приводит к тому, что базальное положение в составе рода может занимать любой из перечисленных четырёх видов (Crête-Lafrenière et al., 2012; Олейник и др., 2015; Osinov et al., 2015). Нестабильное положение видов в дендрограммах косвенно указывает на близкий срок их происхождения. Примечательно, что по полиморфизму кодирующего гена *cyt b* мтДНК базальное положение в роде занимают *S. fontinalis* и *S. leucomaenis*, сформировавшиеся на периферии изначального ареала гольцов, в то время как *S. namaycush* и *S. levanidovi* с центрами происхождения, более приближенными к Берингии, выделяются на следующих этапах филогении (Osinov et al., 2015). По другим данным, морфологическая и генетическая близость американских видов на фоне отличий от всех прочих гольцов скорее указывает на то, что обособление *S. fontinalis* — *S. namaycush* и *S. levanidovi* — *S. leucomaenis* прошло в два последовательных этапа (Behnke, 1989; Crespi, Fulton, 2004; Шубина и др., 2006). Предполагая, что сроки обособления основных групп

приходились на климатические экстремумы, обособление линий *S. levanidovi* и *S. leucomaenis* могло произойти в ходе следующего глобального похолодания, пришедшегося на Пьячензский период 2.4–3.3 млн лет назад (Zachos et al., 2001; Manfred, Maureen, 2005). В это время также произошло осушение проливов между островами к югу от Корякии, в результате чего появился Камчатский п-ов (Hopkins, 1972; Сметанин, Демидов, 2007).

На участке побережья от Берингии до Японского архипелага в плиоцене сформировалась крупная система популяций, в дальнейшем давшая начало всему остальному комплексу гольцов (мальмюидных, арктоидных и альпиноидных). Рыбы из этой клады расселились по нерестовым водоёмам южного побережья Охотского моря, оформившейся Камчатки, а также Корякии, Чукотки, Алеутского архипелага и Аляски. В результате столь широкого распространения поток генов между отдалёнными популяциями неизбежно был ограничен, началось первичное разделение популяций за счёт изоляции расстоянием. Последующая дивергенция тихоокеанских гольцов проходила в несколько этапов. Окончательное обособление групп, находящихся на краю ареала, происходило при снижении численности во времена температурных экстремумов. В итоге к голоцену общая линия распалась на пять генеалогических групп (по: Brunner et

al., 2001). Степень дивергенции групп на порядок ниже, чем у описанных выше видов, критерий репродуктивной несовместимости при их выделении применим не полностью. В выявлении механизмов возникновения разнообразия внутри данного комплекса и филогенетических связей между его членами состоит суть так называемой гольцовой проблемы.

В южных широтах, вне ледникового влияния, эволюция гольцов проходила без катастрофических сокращений численности и глобальных фрагментаций ареала. Вероятно, уже к плейстоцену в результате нарушения репродуктивных связей с берингийскими популяциями на юге Охотского моря обособилась группа, впоследствии давшая начало мальмоидным гольцам *S. curilus* (= *S. malma krascheninnikovi*). Датировка выделения южной азиатской линии (3-й этап: рис. 1, 2a) по уровню дивергенции разных фрагментов мтДНК даёт временной интервал от 2.1 млн лет (Yamamoto et al., 2014; Олейник и др., 2015) до 3.5 млн лет назад (Osinov et al., 2015). Включение в анализ полного сиквенса мтДНК позволило получить время дивергенции около 1.2 млн лет назад (Balakirev et al., 2016a). При этом на оценку могли повлиять последствия вторичной интрогрессивной гибридизации с северными группами гольцов (Шедько и др., 2007). По аллельному разнообразию некоторых ферментов срок самостоятельной истории *S. curilus* исчисляется временем 1 млн лет (Salmenkova et al., 2000; Осинов, 2001). Согласно данным кариологического анализа, *S. curilus* представляет последнюю ветвь в базальной части филогенетического древа гольцов (Фролов, 2000). На фоне морфологического сходства с молодыми группами мальмоидных гольцов, архаичный кариотип сближает *S. curilus* с *S. leucotaenis* и *S. fontinalis* и делает эту группу сестринской по отношению ко всемкладам, выделившимся впоследствии.

Дивергенция северной группы популяций продолжилась в среднем плейстоцене. В климатические оптимумы гольцы Берингии и Северной Пацифики расселялись в Арктику, вдоль Алеутского архипелага они проникли в зал. Аляска и далее — в Британскую Колумбию. Наиболее правдоподобная датировка первичного разделения этой группы (4-й этап: рис. 1, 2b) соответствует периоду Преиллинойских похолоданий (Grewe et al., 1990; Олейник и др., 2015). Океаническая регрессия Небрасского—Канзасского ледниковых периодов 400—700 тыс. лет назад привела к обособлению систем популяций моря Бофорта и арктического Нунавута, полузакрытого Берингова моря, а также зал. Аляска с внутренними материковыми рефугиумами.

В Арктической Берингии образовался сильно опреснённый водоём, окружённый обширными

осушенными шельфами с развитой озёрно-речной сетью и наледями (Grantz et al., 1980; Киселев, 1986). Здесь обособилась группа, давшая начало комплексу арктоидных гольцов *S. taranetzi sensu lato* (арктическая группа по: Brunner et al., 2001), включая узкоареальные таксоны северо-востока Азии: *S. andriashevi*, *S. elgyticus*, *S. boganidae* из чукотских озёр, *S. krogiusae*, *S. sp.* 4—7 (Богущая, Насека, 2004), а также *S. alpinus erythrinus* (sensu Behnke, 1984) из Арктической Канады и, вероятно, *S. czerskii* бассейна р. Большая Чукочья. Окончательное выделение этой линии датируется временным интервалом 460—215 тыс. лет назад (Taylor et al., 2008; May-McNally et al., 2015).

Группа популяций из Британской Колумбии оказалась за южной границей распространения ледникового щита, испытала меньшее сокращение численности и, сохранив элементы предкового генома, дала начало американскому комплексу мальмоидных гольцов *S. malma lordi* — *S. confluentus*. Согласно анализу полиморфизма мтДНК, эта группа оказалась генетически ближе к гольцу Таранца, чем к разделяющей их географически северной мальме из Берингова моря (Yamamoto et al., 2014; Олейник и др., 2015; Osinov et al., 2015). Архаичные элементы, сближающие *S. m. lordi* — *S. confluentus* с древними видами гольцов, также выявлены в ядерном геноме (ряд аллозимов и спейсеры рРНК *ITS1+2*) (Phillips et al., 1999; Шедько и др., 2013).

На заключительном 5-м этапе дивергенции *S. confluentus* отделился от *S. malma lordi* в бассейне р. Колумбия (Taylor et al., 2001; Redenbach, Taylor, 2002), а из берингийского популяционного центра сформировались две оставшиеся большие группы гольцов (рис. 1, 2b). Из популяций бассейна Берингова моря в результате сокращения численности и утраты значительной части изначального полиморфизма в Иллинойский и последний Висконсинский ледниковые периоды выделилась группа северных мальмоидных гольцов *S. malma* (Осинов, 2002; Олейник и др., 2013). В один из плейстоценовых оптимумов, вероятно, в Ярмутское (в Берингии) — Тобольское (в Сибири) межледниковье 200—400 тыс. лет назад, гольцы смогли расселиться по Арктике на запад за пределы водной сети Берингии и Колымы. Эта группа колонизировала бассейны сибирских морей. Во время Самарского и Тазовского (названия по: Еникеев, 2009) ледниковых экстремумов 130—200 тыс. лет назад популяции нижнего течения восточно-сибирских рек, по-видимому, вымерли, что способствовало окончательной дивергенции евразийской линии от базальной аркто-берингийской. В континентальных водоёмах Сибири обособилась новая группа альпиноидных гольцов *S. alpinus sensu stricto*. В дальнейшем эта группа широко рас-

селилась по Сибири, проникла в Фенноскандию, Европу и далее через Арктические архипелаги в Северную Америку (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009).

На филогенетических деревьях группы *S. taranetzi* – *S. m. lordi* – *S. malma* – *S. alpinus*, построенных по данным соответствия гаплотипов мтДНК (сиквенсы участков и тотальный рестриктивный анализ), *S. malma* всегда сближается с *S. alpinus*, а *S. taranetzi* – с *S. m. lordi*. Сходный результат даёт анализ полиморфизма генов гистосовместимости (Conejeros et al., 2012). По частотам аллелей спейсеров рРНК (ITS) близки *S. malma* и *S. taranetzi* на фоне обособленности *S. confluentus* (при отсутствии в анализе *S. alpinus*) (Phillips et al., 1995, 1999). По данным анализа аллозимной изменчивости и ядерного гена *RAG1*, *S. malma* сближена с *S. m. lordi*, а *S. taranetzi* – с *S. alpinus* (Осинов, 2001; Шедько и др., 2012; Osinov et al., 2016). По морфологическим признакам линии плейстоценового возраста явно разделяются на *S. malma* – *S. m. lordi* и *S. taranetzi* – *S. alpinus*, но по нерестовой окраске на общем фоне выделяется *S. taranetzi*. Таким образом, нестабильное положение групп плейстоценового возраста на филогенетических дендрограммах косвенно указывает на сходный возраст их дивергенции и их близкий таксономический статус.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ГОЛЬЦОВ

***S. fontinalis*.** Нативный ареал американского ручьевого гольца охватывает северо-восток Северной Америки от р. Сил, впадающей в Гудзонов залив, до притоков зал. Лоуэр и левобережных притоков Миссисипи, стекающих с Аппалачских гор (Power, 1980). На юге ареала, вне зоны влияния плейстоценовых оледенений, распространена сильно обособленная группа ручьевых популяций. Уровень различий между северной и южной формами достигает подвидового уровня, зона гибридизации между ними проходит по бассейну р. Нью Ривер (Guffey, 1998; Davis, 2008). Северные популяции *S. fontinalis* представлены ручьевой, речной и реже озёрной формами; в притоках Гудзонова залива воспроизводится проходная форма (McPhail, Lindsey, 1970; Power, 1980). Анализ филогеографии вида затрудняют повсеместная масштабная интродукция и искусственное воспроизводство ручьевого гольца на фоне деградации естественных популяций. При этом вид является самым теплолюбивым среди гольцов Северной Америки (McCormick et al., 1972; Power, 1980), что может указывать на его формирование южнее зоны оледенений. На основе анализа аллозимной и микросателлитной изменчивости было установлено, что во время Висконсинского

ледникового периода северная форма сохранялась в водоёмах верхнего течения рек Миссисипи и Миссури и на осушенном шельфе Атлантики в районе зал. Мэн (Perkins et al., 1993; Pilgrim et al., 2012). После расселения по северо-востоку континента около 10 тыс. лет назад обмен генами между популяциями разных бассейнов фактически прекратился (Castric et al., 2001). В результате, например, в Южном Квебеке, по разнообразию гаплотипов D-петли мтДНК выделяются три–четыре аллопатричные группы, сохранившиеся со времён заселения бассейнов (Angers, Bernatchez, 1998).

***S. namaycush*.** Ареал вида охватывает озёра Северной Америки от Аляски до Квебека, исключая бассейн Юкона, и почти целиком совпадает с областью распространения ледников конца плейстоцена. Специализация вида шла по пути освоения озёрных биотопов (Martin, Olver, 1980). К середине плейстоцена этот голец широко расселился по северным водоёмам Америки. *S. namaycush*, по преимуществу хищник, достигает массы 46 кг, может обитать на глубинах до 400 м (Behnke, 1980). На участке арктического побережья от дельты р. Маккензи до Гудзонова залива в состав популяций также входят полупроходные особи (Swanson et al., 2010). В конце плейстоцена крестивомер сохранялся в озёрных системах на четырёх приледниковых участках: во внутреннем рефугиуме Британской Колумбии (к востоку от Берегового хребта), в верховьях рек Миссисипи и Миссури, на осушенном шельфе зал. Мэн и на шельфе моря Бофорта. Во время последнего таяния ледников вид быстро распространился по системе перигляциальных озёр и спиллвеев вдоль всего континента, в результате рыбы с Аляски достигли озёр Квебека, а с побережья Атлантики – района Великих озёр (Wilson, Hebert, 1996, 1998). В голоцене поток генов между популяциями разных озёр прекратился (Harris et al., 2013).

***S. levanidovi*.** Гонец Леванидова сохранил примитивный кариотип, свойственный также американским видам (Фролов, 2000; Frolov, Frolova, 2004), и архаичный митохондриальный геном (Олейник и др., 2003), приобретая в результате длительной изоляции специфические фиксированные аллели белков скелетных мышц и некоторых ферментных локусов (Омельченко и др., 1996). В конце плиоцена в результате неотектонических процессов был перекрыт выход рек из Марковской депрессии в южном направлении, в результате чего бассейн р. Пенжина отделился от Анадырского и оформился в современных очертаниях (Берингия ..., 1976). Судя по уникальной ихтиофауне района, данный рефугиум сохранялся в течение всех четвертичных оледенений (Черешнев, 1998). В условиях холодного климата голец Леванидова адаптировался к нересту в зоне вечной мерзлоты

и наледей. Во времена температурных оптимумов такие условия сохранялись лишь на удалённых участках рек зал. Шелихова и Пенжинской губы, стекающих с отрогов Колымского нагорья и Омолонского хребта. Данный комплекс адаптаций препятствовал расселению вида на юг. В результате голец Леванидова остался эндемиком северной части Охотского моря.

***S. leucomaenis*.** Кунджа в процессе экспансии на север смогла продвинуться от о-ва Хонсю и зал. Петра Великого до бассейна р. Пенжина и зал. Корф. Вне Японского архипелага этот теплолюбивый голец повсеместно заселяет речные бассейны с развитыми эстуариями или озёрными системами, изменчивость морфоэкологических характеристик у него не высока. В водотоках о-ва Хоккайдо кунджа обитает парapatрично с *S. curilus*, занимая узкую обособленную нишу (Fausch et al., 1994). При низкой эффективной численности может происходить ограниченная интрогрессивная гибридизация между кунджей и мальмой без потери их таксономической идентичности. Такие зоны контакта выявляются, в частности, на Хоккайдо (Yamamoto et al., 2006) и материковом побережье Охотского моря (Радченко, 2004а). В центре формирования вида — на о-ва Хонсю — в среднем плейстоцене образовались специализированные аллопатричные подвиды — *S. l. pluvius*, *S. l. japonicus* и *S. l. imbricus*, которые заняли горные водотоки соответственно северной, центральной и южной частей водораздельного хребта (Yamamoto et al., 2004; Koichiro et al., 2011). Анализ изменчивости микросателлитных и аллозимных локусов *S. l. leucomaenis* Дальнего Востока России показал подразделение на более полиморфную южную (Приморье, Сахалин и Курилы) и северную системы популяций (Салменкова и др., 2014).

***S. curilus*.** Ареал южной мальмы охватывает материковые водоёмы от Удской губы Охотского моря до Корейского п-ова (McPhail, Lindsey, 1970), включая притоки р. Уссури и оз. Ханка (Барабанщиков, 2003), а также верховья р. Ялу, впадающей в Жёлтое море (Mori, 1935). По островам Пацифики южная мальма распространена на Хоккайдо, Сахалине и Шантарском архипелаге; повсеместно встречается на Курилах (Reist et al., 1997; Шедько и др., 2007). Северная граница распространения южной мальмы практически совпадает с границей последнего четвертичного оледенения, следы которого найдены на Парамушире, но отсутствуют южнее (Корсунская, 1958).

Вероятно, в течение холодных эпох плейстоцена жилые популяции сохранялись повсеместно, включая водотоки о-ва Онекотан и осушенного шельфа Камчатки, поглотившего северные Курильские о-ва (Shubina et al., 2007; Олейник, 2013). Эволюция таксона в этих условиях

проходила на фоне незначительных демографических колебаний, поэтому за счёт отбора, дрейфа генов и множественных локальных эффектов основателя происходила дивергенция популяций. Изоляция популяций при доминировании жилых форм (особенно на юге) сопровождалась ограничением потока генов между нерестовыми бассейнами отдельных островов и локальных участков побережья. Процесс территориальной сегрегации вне пояса оледенений, вероятно, имел примерно постоянную скорость и масштаб в течение всего периода существования таксона. Современное филогенетическое древо южной мальмы содержит следы вторичных контактов изолированных филогенетических групп, генетическое разнообразие линии максимальное в роде (Омельченко, 2005; Шедько и др., 2007; Shubina et al., 2007; Осинев, Мюге, 2008; Олейник, 2013; Salmenkova, Omelchenko, 2013). При этом выделяются три основные системы популяций: японская, материкового побережья и сахалинская, в которую также включаются популяции Курильской гряды (Осинев, 2001; Омельченко, 2005; Олейник, 2013).

Наиболее генерализованные популяции, отличающиеся специфическими частотами аллозимных аллелей, населяют водоёмы Хоккайдо (Осинев, 2001). Преобладают жилые группировки, проходные гольцы встречаются только на п-ове Сиретоко (Maekawa, 1978; Morita et al., 2005, 2009). Морфологическое и генетическое разнообразие японской мальмы чрезвычайно высокое. Наиболее обособленным считается изолят из бассейна оз. Шикарибетсу (Miyabei char, бассейн р. Токачи). Местная озёрно-речная мальма специализируется на потреблении планктона, отличается специфическими эколого-морфологическими чертами и вместе со своими ручьевыми дериватами генетически обособлена как минимум на уровне подвида (Mitsuboshi et al., 1992).

Приморье, Сахалин, Южные и Северные Курилы вплоть до о-ва Шумшу населяют разнообразные популяции ручьевых, речных, озёрных и проходных гольцов. Группа неоднородна по своему составу: на материке и островах выделяются в разной степени обособленные формы, между которыми существует сложная система репродуктивных отношений. Повсеместно встречаются ручьевые изоляты. На о-ве Онекотан обнаружен своеобразный изолированный озёрный голец Гриценко (Vasil'eva, Stygar, 2000). Другой специализированный озёрный голец населяет оз. Большое Чёрное на о-ве Парамушир (Савваитова и др., 2001). В притоках приустьевой части Амура и водотоках Северо-Западного Сахалина обитает реликтовый речной и полупроходной голец Васильевой, выделяющийся некоторыми морфологическими признаками (Сафронов, Звездов, 2005).

Наступление новейшего температурного оптимума, по-видимому, сопровождалось кратковременной экспансией южной мальмы на новые территории. Через временные водные перехваты вид проник в реки, дренирующие западный макросклон Сихотэ-Алиня (в частности, р. Ялу). На севере ареал южной мальмы в конце плейстоцена достигал Янской губы и Юго-Восточной Камчатки (Радченко, 2004а; Yamamoto et al., 2014), но в дальнейшем этот голец был оттеснён на юг более многочисленной северной мальмой.

***S. malma*.** Ареал северной мальмы охватывает приазиатский участок Северной Пацифики от Чукотки до Удской губы, Алеутский архипелаг, тихоокеанское побережье Аляски до бассейна р. Сазитна, впадающей в зал. Кука. В Арктике северная мальма повсеместно распространена от р. Колыма в Сибири до левобережных притоков устьевой части Маккензи в Северной Америке (Moore et al., 2015).

В эволюционной истории группы прослеживается чередование стабильных периодов, характеризующихся ограниченным потоком генов между популяциями, и периодов расширения ареала с его последующей фрагментацией в процессе реколонизации водоёмов вслед за отступающими ледниками. Вероятно, 100 тыс. лет назад восстановившие численность после Иллинойского экстремума мальмоидные голцы продвинулись до Чукотки. Наступление Висконсинского ледникового периода привело к изоляции новой группы в рефугиуме Берингова моря. За 80 тыс. лет ледниковой эпохи группа сократила численность, утратив значительную долю своего генетического разнообразия (Oleinik et al., 2013). Уровень средней аллозимной гетерозиготности снизился в три раза (Осинов, 2002), диплоидный набор хромосом сократился с 82–86 до 76–78 (Phillips et al., 1999; Фролов, 2000). Гипотеза о наличии у северной мальмы второго ледникового рефугиума в бассейне Охотского моря (DeCicco, Reist, 1999; Frolov, 2006) последующими исследованиями не подтвердилась (Oleinik et al., 2013; Yamamoto et al., 2014). После потепления и начала подъёма уровня моря 17–20 тыс. лет назад проходная северная мальма стала стремительно расселяться вдоль побережий на север и запад, колонизировав Арктический и Охотский бассейны. В р. Камчатка при этом до настоящего времени сохранилась сложная система популяций, сформировавшаяся на границе первоначального ареала. В частности, здесь обитают специализированные жилые и полупроходные группировки (таксоны) — каменный и белый голцы. От симпатричной проходной мальмы они отличаются не только по образу жизни и морфологии (Савваитова, Максимов, 1970; Pavlov, Savvaitova, 1991; Глубоковский, 1995), но также по антигенному

составу сыворотки крови (Захарова и др., 1971) и особенностям кариотипа (Васильев, 1985). По частотам наиболее часто анализируемых аллозимных локусов отличия от проходной мальмы оказались недостоверны (Осинов, Павлов, 1998). С другой стороны, по одному локусу *Adh** и двум локусам *Idh** генетические различия между мальмой и каменным голцом из притоков р. Камчатка нельзя объяснить внутривидовым полиморфизмом (Ефремов, 1991). Гаплотипы контрольной области мтДНК каменного и белого голцов принадлежат кластеру гаплотипов северной мальмы (Олейник и др., 2015; Balakirev et al., 2016b). При этом для белого голца из оз. Азабачье обнаружены статистически значимые отличия от мальмы по аллельным частотам микросателлитных локусов (Салменкова и др., 2009). Для каменного голца такие исследования не проведены.

Установлено, что авангардные волны расселения северной мальмы проникали до Хоккайдо и Ванкувера, так как гаплотипы мтДНК *S. malma* единично встречаются у *S. curilus* из рек Кунашира и *S. m. lordi* из притоков р. Фрейзер (Шедько и др., 2007; Олейник, 2013; Yamamoto et al., 2014). Единичных особей северной мальмы отлавливали в северо-восточных реках о-ва Хоккайдо и в исторические времена (Ishigaki, 1967). Масштабного скрещивания с близкородственными группами голцов не произошло, зона гибридизации северной мальмы и *S. curilus* ограничивается водотоками северной стороны о-ва Шумшу, северной оконечности Сахалина и материкового побережья к северу от устья р. Амур. Об этом свидетельствуют морфологические данные (Савваитова и др., 2004), частоты аллозимных аллелей (Омельченко и др., 2002; Осинов, 2002) и микросателлитов (Gordeeva et al., 2010). Гибридизация мальмы и *S. taranetzi* в некоторых реках Чукотки (Савваитова, 1989) и Юкона (McCart, 1980), как правило, ограничивается гибридами первого поколения. Гибриды устойчиво составляют менее 5% численности популяций (May-McNally et al., 2015), что подтверждает репродуктивную обособленность двух групп. Масштабы интрогрессии с арктоидными голцами на Аляске, оценённые по сходству частот аллозимов, относительно невелики (Crane et al., 1994; Reist et al., 1997). Следы интрогрессии с *S. m. lordi* на Аляске прослеживаются на довольно широком участке побережья на запад от р. Сазитна (Reist et al., 1997; Осинов, 2002; Taylor, May-McNally, 2015). Присутствие гаплотипов мтДНК *S. malma* в окраинных популяциях всех групп голцов, обитающих по периферии ареала мальмы, свидетельствует в пользу ограниченной интрогрессивной (исторической) гибридизации между видами в период масштабного переформирования ареалов в конце ледниковой эпохи.

Быстрое расселение северной мальмы обусловило низкую генетическую изменчивость её дочерних популяций в Азии и Северной Америке (Everett et al., 1997; Salmenkova et al., 2000; Осин, 2001, 2002). В новейшее время ограничение потока генов между популяциями азиатских и американских рек привело к вторичному частичному обособлению проходных стад. Заселение мальмой Камчатки совпало с активизацией вулканических процессов на полуострове, в результате чего несколько популяций оказались изолированы в подпруженных озёрах и верховьях рек, пополнив структуру комплекса специализированными эндемичными формами (пучок форм Кроноцкого озера, гольцы озёр кальдеры Узон и другие). Некоторыми морфологическими особенностями также выделяются эндемичные жилые популяции из рек хребта Брукс на Аляске — так называемые *Angayukaksurak charr* (Morrow, 1973), однако самостоятельный видовой статус этих популяций не подтверждается (Ayers, 2010).

S. taranetzi. Современный ареал группы гольца Таранца охватывает нерестовые водоёмы арктического бассейна от Восточно-Сибирского моря до зал. Унгава (Brunner et al., 2001; Осин и др., 2003; Радченко, 2004б; Moore et al., 2015). Проходная форма в Арктике распространена на Чукотке к востоку от р. Колыма, а также в Америке по архипелагу Нунавут, в бассейне заливов Амундсена и Бутия (Behnke, 1980; Reist et al., 1997). В Пацифике проходные и полупроходные представители комплекса распространены в приазиатском секторе до р. Хатырка (Черешнев, 2008). Жилые (в том числе изолированные) озёрные популяции известны на прибрежных арктических территориях по всему северо-востоку Азии, из верховьев Колымы, Анадыря и охотоморской стороны Колымского нагорья (Черешнев и др., 2001; Гудков и др., 2003; Радченко, 2004б), а также из Корякии и Камчатки (Есин и др., 2015; Сенчукова и др., 2015). В Северной Америке жилые гольцы обитают в горных озёрах хребта Брукс и водоёмах вдоль побережья к востоку от зал. Бутия (Behnke, 1980; Reist et al., 1997). Южнее ареал разорван, известны изолированные озёрные популяции основания п-ова Аляска и Кенай (Reist et al., 1997). Наиболее южный американский изолят населяет оз. Карлук на о-ве Кодьяк (DeLacy, Morton, 1943).

Вероятно, в последний ледниковый период арктоидная группа разделялась на популяции нескольких рефугиумов. В Сибири гольцы сохранялись в долине Колымы, возможно, также Индигирки (Осин и др., 2003) и верховьев Анадыря. В Берингии рыбы заселяли временные озёрно-речные системы на осушенном шельфе и водоёмы континентальной Аляски. Далее на восток выделяются линии бассейна р. Маккензи

и Арктического архипелага. После потепления группировки из разных рефугиумов перемешивались, но географическая дифференциация арктоидной системы популяций по полиморфизму микросателлитных локусов (May-McNally et al., 2015; Moore et al., 2015), а также некоторым биологическим признакам угадывается и сейчас. Так, в озёрах Колымской низменности обитают гольцы с малым числом жаберных тычинок (обычно *sp.br.* 17–25), сохранившие максимальное число архаичных краниологических признаков (Глубоковский, 1995); на Чукотке и Юконе — вторично проходной голец Таранца (*sp.br.* 20–32); далее на восток — жилой многотычинковый (*sp.br.* 25–35) гудзонский голец (Sprules, 1952; McPhail, 1961; McCart, 1980).

В конце плейстоцена — первой половине голоцена арктоидные гольцы начали активно расселяться. Из Нунавута через Гудзонов залив они распространились до Восточной Гренландии и, судя по данным географической изменчивости аллозимов и мтДНК, вступили во вторичный контакт с *S. alpinus* на п-ове Лабрадор (Wilson et al., 1996; Moore et al., 2015). В Сибири группа гольца Таранца, возможно, продвинулась до Новосибирских о-вов (Глубоковский, Черешнев, 1981). В Пацифике проходной голец Таранца проник до Южной Камчатки, расселившись по озёрам обоих побережий полуострова (Есин и др., 2015). Новейшее потепление привело к исчезновению проходной формы в южной части ареала (южнее рек, впадающих в б. Дежнёва) и изоляции разрозненных озёрных популяций, сохранившихся в горных постледниковых озёрах.

К последнему ледниковому экстремуму арктоидные гольцы распространились до истоков бассейна р. Колыма. В настоящее время они населяют озёра верховий бассейна (Радченко, 2003, 2004б). Известны популяции из озёр Джульетта, Макси, Малык, Энгтери и других. Жилые гольцы из горных озёр бассейна Малого Анюя (Черешнев, 2008), озёр Нутенеут и Гытвылгэйргытгын в бассейне Анадыря (Черешнев и др., 2001), без сомнения, также относятся к этой группе. В течение второй половины плейстоцена реки этого региона сохранялись незамерзшими, очаговые оледенения охватывали не более 30% площади (Черешнев, 1998; Кириллов и др., 2008). Напротив, верхнее и среднее течение колымских рек южного стока закрывали ледники (Глушкова, 1984). Во время их таяния озёрные гольцы могли распространяться между истоками рек по цепям перигляциальных озёр, связывающих Алдан, Индигирку, Яну и Тауй (Grossvald, 1998). Но даже если признать теорию Гроссвальда о существовании столь крупной перигляциальной системы несостоятельной, не вызывает сомнений возможность миграции рыб между бассейнами по небольшим временным

спиллвеям. В частности, по временным перехватам в бассейн Охотского моря из рек арктического стока проникли хариус *Thymallus arcticus*, пестроногий подкаменщик *Cottus* sp., речной гольян *Phoxinus phoxinus* (Черешнев, 1998). Вместе с этими видами в Охотский бассейн могли вселиться и арктоидные гольцы. Подобный миграционный путь был доступен в конце плейстоцена на нескольких низменных участках Колымского нагорья, где сближаются истоки арктических рек с истоками Наяхана, Ямы, Олы и Армани (Ананьев и др., 1984). Также возможно расселение гольцов через верховья р. Ваги бассейна Анадыря в р. Пенжина и далее в притоки зал. Шелихова. В Анадырь гольцы, в свою очередь, могли проникнуть из притоков Малого Анюя по Мечекрынотвеемской впадине с одноимённой рекой (Черешнев и др., 2001).

S. alpinus. Альпиноидные гольцы распространены на участке арктического побережья длиной 12 тыс. км от Лабрадора до Восточной Сибири и на островах, включая Гренландию, Исландию, Шпицберген, Британские о-ва и Новую Землю; они проникли в озёра Альп и Забайкалья. *S. alpinus* отличается чрезвычайной вариабельностью по морфологическим признакам, на основании анализа которых выделяли не менее 15 видов (Kottelat, Freyhof, 2007). Анализ молекулярно-генетических маркеров указывает на существовании двух–трёх больших групп (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009).

Сибирская группа *S. alpinus* сохранила максимальный генетический полиморфизм и расселилась за 200 тыс. лет от водоёмов Колымо-Инди-гирской низменности до Карелии и Шпицбергена. Оледенения в Сибири не были сплошными, и гольцы могли распространяться по бассейнам всех больших рек арктического стока. На восточной границе ареала альпиноидные гольцы сохранились в водоёмах среднего и верхнего течения Яны и Индигирки, откуда известны не менее девяти популяций (Alekseyev et al., 2009). В озёрах нижнего и среднего течения этих рек по полиморфизму аллелей некоторых ферментов и гаплотипов мтДНК прослеживается историческая гибридизация альпиноидных гольцов с северной мальмой (Осинов и др., 2003; Alekseyev et al., 2009; Osinov et al., 2016). Альтернативная гипотеза предполагает изначальное присутствие этих гаплотипов в генном пуле альпиноидных гольцов (Шедько и др., 2007).

К сибирской альпиноидной группе относятся популяции из бассейна Байкала, притоков верхнего и среднего течения Лены (Алексеев и др., 1999), включая бассейны рек Алдан и Олекма (Алексеев, Кириллов, 2001; Alekseyev et al., 2009). В связи с уточнением филогенетического статуса гольцов из бассейна Алдана возникают дополнительные

аргументы в дискуссии о происхождении так называемого гольца-нейвы *S. neiva* из бассейна р. Охота от гольцов альпиноидной линии. Проникновение этой группы в Пацифику могло произойти не через истоки Колымы, а из притоков Лены. В конце плейстоцена с большой вероятностью возникали временные перехваты между истоками р. Охота и Алданом (Ананьев и др., 1984). Данный вопрос требует дополнительных исследований.

На северо-востоке Европы местом сохранения альпиноидных гольцов и других лососёвых рыб в течение последнего ледникового периода оставалось перигляциальное оз. Коми, а в самом конце плейстоцена – освободившийся ото льда рефугиум в северном Прионежье (Asplund et al., 2004; Махров, Болотов, 2006; Leskinen et al., 2013). Отсюда утратившие часть первоначального генетического разнообразия озёрные гольцы на границе плейстоцена–голоцена расселились по Карелии, озёрам Беломорского стока и проникли в Балтику. Единство происхождения популяций данного региона подтверждается генетическими данными (Brunner et al., 2001; Leskinen et al., 2013). На востоке эта группа гольцов расселилась как минимум до рек Восточно-Сибирского бассейна (Алексеев, 2016), захватив пустующие озёра арктического побережья. В Забайкалье в это же время сохранилась более древняя и полиморфная система популяций (Alekseyev et al., 2009; Алексеев, 2016).

Низкое генетическое разнообразие альпиноидных гольцов в бассейне Атлантики свидетельствует в пользу гипотезы о расселении представителей атлантической группы из немногих ледниковых рефугиумов, один из которых был приурочен к осушенному шельфу Северо-Западной Атлантики в районе зал. Святого Лаврентия (Wilson et al., 1996; Brunner et al., 2001). В момент начала таяния ледников 15–18 тыс. лет назад *S. alpinus* атлантической группы заселил Восточный Лабрадор и Ньюфаундленд, Южную Гренландию, Исландию, Британию и атлантическое побережье Скандинавии. Одна из миграционных ветвей проникла по временным постледниковым водным перехватам в Альпы, другая – на Таймыр, где вступила в контакт с сибирской группой *S. alpinus*. В бассейне таймырского оз. Лама обитают представители обеих групп (Osinov et al., 2016). Особого внимания в этом разнообразии заслуживает горный голец атлантической линии из р. Микчангда, который выделяется из совокупности выборки по результатам рестрикционного анализа ДНК (Максимов и др., 1995; Шубина и др., 2006). В целом у американских гольцов атлантической группы сохранился более высокий уровень аллозимного полиморфизма, чем у европейских (Kornfield et al., 1981;

Осинов и др., 1996). Гольцы Альпийских озёр дивергировали дальше всех от предка, но отличаются минимальным генетическим разнообразием (Hindar et al., 1986; Brunner et al., 2001).

На южной границе позднеплейстоценового ареала альпиноидные гольцы сохранялись в зал. Мэн, в так называемом акадийском рефугиуме (Wilson et al., 1996; Brunner et al., 2001). В момент таяния льдов эта группа проникла в Новую Шотландию и во внутренние водоёмы Южного Квебека. Митохондриальный геном акадийских гольцов в результате интрогрессии также сохранился на прилежащих островах в некоторых популяциях *S. fontinalis* (Bernatchez et al., 1995). Тёплый климат, установившийся в бореальной Атлантике, помешал широкому расселению акадийской группы. В настоящее время сохранились три системы жилых узкоареальных популяций (известны как Sunapee trout, blueback trout и Quebec red trout), вместе — *S. a. oquassa*. Их обособленность подтверждается генетическими данными (Brunner et al., 2001; Conejeros et al., 2012).

***S. m. lordi* u *S. confluentus*.** Современный ареал *S. m. lordi* включает участок южного побережья Аляски от р. Сазитна до Пьюджет-Саунд и, возможно, до о-ва Кодьяк. Бычья форель (*S. confluentus*) распространена вдоль побережья от Стивенс-Пасседж (Британская Колумбия) до р. Колумбия, а также в верхнем течении континентальных рек внутреннего и Арктического стока, включая р. Маккензи (Kowalchuk et al., 2010; Mochnacz et al., 2013; Taylor, 2016).

Вероятно, в ходе одного из ранних вселений в составе американского комплекса обособилась подгруппа, давшая начало *S. confluentus*. Оледенения второй половины плейстоцена в Северной Америке были значительно масштабнее, чем в Азии (Hewitt, 2000), и ледники сместили ареал этого гольца в материковый рефугиум долины р. Колумбия, где, пройдя несколько бутылочных горлышек, популяции утратили изначальный полиморфизм. Места обитания *S. confluentus* при этом были изолированы от береговых рефугиумов, населённых популяциями из более молодых волн вселения, давших начало *S. m. lordi*. В ходе последнего ледникового экстремума *S. confluentus* имел вторичный контакт и интрогрессивную гибридизацию с *S. taranetzi* в озере на месте верховьев рек Колумбия и Маккензи (Wilson et al., 1996; Elz, 2003) и с *S. m. lordi* в водотоках, впадающих в Пьюджет-Саунд с юга (Redenbach, Taylor, 2002). После окончания оледенения *S. m. lordi* и *S. confluentus* стали активно расселяться и образовали обширную область гибридизации в Британской Колумбии (Taylor et al., 2001). В результате *S. confluentus* стал обитать парapatрично с *S. m. lordi*,

сформировав две системы популяций — материковую и береговую (Taylor et al., 2001; Taylor, 2016).

***Salvelthymus svetovidovi*.** Уникальный эндемичный вид, населяет профундаль древнего оз. Эльгыгитын на севере Чукотки в пределах ареала гольца Таранца (Черешнев и др., 2002). На основе мозаичного набора морфологических признаков, свойственных как филогенетически продвинутому, так и древним группам гольцов, а также уникальных черт морфологии и экологии данной популяции был формально присвоен родовой статус (Черешнев, Скопец, 1990). Глубоководный образ жизни в водоёме с крайне суровыми условиями среды привёл к значительной морфологической специализации. Кариотип *S. svetovidovi* состоит всего из 56 хромосом (98 плеч), в то время как у гольца Таранца — из 76–78 хромосом (Глубоковский, Фролов, 1993). В то же время гетерохроматин занимает около 28.5% общей длины хромосом, что больше, чем у любого вида *Salvelinus* (Фролов, 1993). Молекулярно-генетические исследования показали, что *S. svetovidovi* по последовательностям регионов *cyt b*–*D-loop* мтДНК отстоит от двух симпатричных с ним популяций гольцов из группы гольца Таранца на 45 мутаций, в то время как сами эти популяции различаются на четыре–девять мутаций (Осинов et al., 2015). Генетические особенности *S. svetovidovi* определяют его положение на кладограммах, построенных по данным изменчивости аллозимов и мтДНК, в ранге сестринской группы по отношению к группам *S. taranetzi* — *S. m. lordi* — *S. malma* — *S. alpinus* (Осинов, 2001; Шубина и др., 2006; Crête-Lafrenière et al., 2012). Таким образом, реальная степень генетической обособленности *S. svetovidovi* примерно соответствует *S. curilus*, появление вида статистически датируется плиоценом (Осинов et al., 2015). Высказано предположение о том, что формирование вида связано с выщеплением и фиксацией одной из дискретных адаптивных норм предка в результате хромосомной перестройки (Махров, 2005). При этом гипотеза о плиоценовом возрасте популяции *S. svetovidovi* входит в противоречие с историей озера, которое в течение плейстоцена, хотя и не промёрзало, многократно покрывалось поверхностным льдом на десятки и даже сотни лет, о чём свидетельствуют слои чёрного ила, сформировавшегося в анаэробных условиях (Melles et al., 2012). О вероятности выживания рыб в таких условиях на протяжении всего плейстоцена судить трудно, но в современных условиях гольцы населяют только те водоёмы, которые ежегодно вскрываются ото льда. Севернее оз. Хэйзен со стабильным ежегодным периодом распада льда (Kosk et al., 2012), озёрные рыбы не обнаружены. Если всё же гипотеза о плиоценовом происхождении данной популяции верна, то длиннопёрая паляя

Световидова является носителем элементов генома ныне исчезнувшего вида, близкого к предковой форме системы *S. taranetzi* – *S. m. lordi* – *S. malma* – *S. alpinus* (Stearley, Smith, 1993).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предки гольцов расселились по восточному сектору Арктики и в Северной Пацифике в миоцене. Согласно доминирующим представлениям на границе миоцена–плиоцена произошло первичное разделение монофилитической линии на тихоокеанскую и атлантическую ветви. Первая ветвь дала начало всему разнообразию рода, за исключением двух американских видов – *S. fontinalis* и *S. nataycush*, которые заняли соответственно биотопы текущих вод северо-восточного стока и крупные североамериканские озёра, обособившись друг от друга ещё в плиоцене. В это же время на севере Охотского моря из тихоокеанской ветви выделилась линия к *S. levanidovi*, в бассейне Японского моря – к *S. leucomaenis*.

Последующие этапы диверсификации гольцов проходили на фоне серии мощных похолоданий и нарушений репродуктивных связей с берингийским популяционным центром. На границе плиоцена–плейстоцена на юге Охотского моря вне зоны ледникового влияния выделилась группа, давшая начало *S. curilus*. К среднему плейстоцену от берингийского центра в бассейне моря Бофорта обособилась группа арктоидных гольцов *S. taranetzi sensu lato* (включая ряд узкоареальных таксонов северо-востока Азии и *S. alpinus erythrinus* (*sensu Behnke*, 1984) из Арктической Канады. К голоцену эта группа расселилась на юг до Камчатки и п-ова Кенай. В Британской Колумбии в результате нескольких волн вселения в среднем плейстоцене обособился комплекс *S. m. lordi*–*S. confluentus*, впоследствии занявший Южную Аляску и американские водоёмы внутреннего стока.

В один из температурных оптимумов второй половины плейстоцена гольцы берингийской и арктоидной групп смогли расселиться по Арктике на запад и колонизировать бассейны сибирских морей. Последующие оледенения способствовали окончательной дивергенции сибирских гольцов от аркто-берингийских и обособлению *S. alpinus sensu stricto*. Эта группа широко расселилась по Сибири и Северной Европе и через арктические архипелаги проникла в Америку до заливов Святого Лаврентия и Мэн. На границе плейстоцена–голоцена обособившаяся в южном американском рефугиуме подгруппа *S. a. oquassa* заселила водоёмы Квебека.

Из популяций бассейна Берингова моря в результате сокращения численности и утраты значительной части изначального полиморфизма

к концу плейстоцена выделилась группа *S. malma*, в голоцене расселившаяся по бассейнам Охотского, Чукотского и Восточно-Сибирского морей, а также моря Бофорта до р. Маккензи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы чрезвычайно признательны С.С. Алексееву и М.В. Мине (ИБР РАН), взявшим на себя труд откорректировать текст.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2016. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 48 с.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и ее значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 465–480.
- Алексеев С.С., Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Там же. Т. 39. № 1. С. 48–56.
- Ананьев Г.С., Ананьева Э.Г., Пахомов А.Ю. 1984. Четвертичные оледенения северо-западного Приохотья // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВНЦ АН СССР. С. 43–56.
- Барабанищев Е.И. 2003. О находке жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmoniformes, Salmonidae) в бассейне озера Ханка // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 5. С. 716–717.
- Берингия в кайнозое 1976 / Под ред. Контримавичуса В.Л. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 594 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Большаинов Д.Ю. 2006. Пассивное оледенение Арктики и Антарктики. СПб.: Изд-во ААНИИ, 295 с.
- Брыков В.А., Олейник А.Г., Полякова Н.Е. и др. 2010. Неравномерность дивергентной эволюции у рыб Северной Пацифики // Генетика. Т. 46. № 7. С. 967–973.
- Васильев В.П. 1985. Эволюция кариотипов у рыб. М.: Наука, 300 с.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К. 1977. Механизмы и темпы видообразования гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Pisces) // ДАН СССР. Т. 235. № 4. С. 946–949.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Глубоковский М.К., Черешнев И.А. 1981. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики.

- И. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 21. Вып. 5. С. 771–786.
- Глубоковский М.К., Фролов С.В. 1993. Филогенетические связи и систематика гольцов озера Эльгыгитын // *Природа впадины оз. Эльгыгитын*. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 149–177.
- Глушкова О.Ю. 1984. Морфология и палеогеография позднеплейстоценовых оледенений Северо-Востока СССР // *Плейстоценовые оледенения Востока Азии*. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВНЦ АН СССР. С. 28–43.
- Гросвальд М.Г. 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Науч. мир, 120 с.
- Гудков П.К., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Морфо-экологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озер Охотско-Колымского региона // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. № 5. С. 639–649.
- Еникеев Ф.И. 2009. Плейстоценовые оледенения восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // *Геоморфология*. № 2. С. 33–49.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н., Бочарова Е.С., Салтыкова Е.А. 2015. Жилые гольцы (*Salvelinus*, Salmonidae) ледниковых озер Камчатки: эндемичные реликтовые виды или формы арктического гольца? // *Сб. докл. XV Междунар. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей"*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 32–46.
- Ефремов В.В. 1991. Электрофоретическая изменчивость гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна реки Камчатка // *Биология гольцов Дальнего Востока*. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 94–102.
- Животовский Л.А. 2015. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // *Генетика*. Т. 51. № 5. С. 584–599.
- Захарова Л.А., Новиков Г.Г., Савваитова К.А. 1971. Установление родственных связей гольцов рода *Salvelinus* (Clupeiformes, Salmonidae) методом преципитации и иммуноэлектрофореза в агаровом геле // *Зоол. журн.* Т. 50. № 4. С. 537–546.
- Каукоранта М., Медников Б.М., Максимов В.А., Савваитова К.А. 1982. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson, Salmonidae (по данным молекулярной гибридизации ДНК × ДНК) // *Там же*. Т. 61. № 9. С. 1372–1380.
- Кириллов А.Ф., Иванов Е.В., Ходулов В.В. 2008. История формирования, современный видовой состав и особенности распределения пресноводной ихтиофауны р. Индигирки // *Вестн. ЯГУ*. Т. 5. № 2. С. 9–19.
- Киселев Ю.Г. 1986. Глубинная геология Арктического бассейна. М.: Наука, 224 с.
- Корсунская Г.В. 1958. Курильская островная дуга. М.: Географгиз, 224 с.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 548 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция М.: Мир, 597 с.
- Максимов В.А., Савваитова К.А., Медников Б.М. и др. 1995. Горный голец — новая форма арктического гольца (род *Salvelinus*) из водоемов Таймыра // *Вопр. ихтиологии*. Т. 35. № 3. С. 296–301.
- Махров А.А. 2005. "Диалектическое" видообразование: от кумжи (*Salmo trutta* L.) к атлантическому лососю (*S. salar* L.) // *Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира*. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 248–256.
- Махров А.А., Болотов И.Н. 2006. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // *Генетика*. Т. 42. № 10. С. 1319–1334.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 207 с.
- Олейник А.Г. 2013. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и филогеографические аспекты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 48 с.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А. 1999. Родственные взаимоотношения проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) по данным рестриктазного анализа ядерной ДНК // *Генетика*. Т. 35. № 9. С. 1258–1268.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2003. Генетическая дифференциация трех симпатричных видов гольцов рода *Salvelinus* по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // *Там же*. Т. 39. № 8. С. 1099–1105.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2015. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК // *Там же*. Т. 51. № 1. С. 63–77.
- Омельченко В.Т. 2005. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): генетическая дивергенция популяций Северо-Востока и Дальнего Востока России // *Чтения памяти В.Я. Леванидова*. Вып. 3. С. 492–509.
- Омельченко В.Т., Политов Д.В., Салменкова Е.А. и др. 1996. Генетическая дифференциация симпатричных гольцов рода *Salvelinus* р. Яма // *Генетика*. Т. 32. № 11. С. 1562–1568.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Шедько С.В. 2002. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) Курильских островов // *Там же*. Т. 38. № 9. С. 1259–1269.
- Осинов А.Г. 2001. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus* — *Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41. № 2. С. 167–183.
- Осинов А.Г. 2002. Северная форма мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки: аллозимная изменчивость, генетическая дифференциация и происхождение // *Там же*. Т. 42. № 5. С. 664–677.

- Осинов А.Г., Лебедев В.С. 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Там же. Т. 44. № 6. С. 738–765.
- Осинов А.Г., Мюге Н.С. 2008. Изменчивость контрольного района митохондриальной ДНК в популяциях южной формы мальмы (*Salvelinus malma krascheninnikovi*) Сахалина // Генетика. Т. 44. № 12. С. 1668–1676.
- Осинов А.Г., Павлов С.Д. 1998. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция популяций арктического гольца и мальмы *Salvelinus alpinus* – *S. malma* complex // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 47–61.
- Осинов А.Г., Палов С.Д., Максимов В.А. 1996. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация популяций арктического гольца *Salvenus alpinus* (L.) на ареале от Балтики до Таймыра // Генетика. Т. 32. № 4. С. 547–559.
- Осинов А.Г., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Силян-Кюель (бассейн реки Яны): биология, морфология, генетика, филогения // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 58–72.
- Радченко О.А. 2003. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озерных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // Там же. Т. 43. № 4. С. 553–561.
- Радченко О.А. 2004а. Интрогрессивная гибридизация гольцов рода *Salvelinus* по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1678–1685.
- Радченко О.А. 2004б. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // Там же. Т. 40. № 3. С. 322–333.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1970. Каменный голец из бассейна р. Камчатка // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 7–20.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В., Стыгар В.М. 2001. Озерные гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) острова Парамушир, Курильские острова // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 1. С. 5–18.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Кончакова С.А., Груздева М.А. 2004. Вариации в строении черепа у гольцов (род *Salvelinus*) Камчатско-Курильской гряды и таксономический статус форм // Там же. Т. 44. № 3. С. 313–331.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др. 2009. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) // Там же. Т. 49. № 6. С. 752–762.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рубцова Г.А. и др. 2014. Популяционно-генетическая дифференциация кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) российского Дальнего Востока // Генетика. Т. 50. № 1. С. 52–61.
- Сафронов С.Н., Звездов Т.В. 2005. *Salvelinus vasiljevae* sp. nova – новый вид пресноводных гольцов (Salmonidae, Salmoniformes) северо-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 737–748.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д. 2005. Морфологическая характеристика озерных гольцов (род *Phoxinus*) острова Сахалин // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 456–465.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Есин Е.В. и др. 2015. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) и их положение в филогенетической системе *S. alpinus* – *S. malma* // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 74–81.
- Сметанин А.Н., Демидов Н.Т. 2007. Возникновение Камчатки и ее природа. Ростов н/Д.: Дон. издат. дом, 408 с.
- Фролов С.В. 1993. Чрезвычайно своеобразный кариотип эндемичной гольцовой рыбы *Salvethymus svetovidovi* // ДАН. Т. 329. № 3. С. 363–364.
- Фролов С.В. 2000. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 229 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 130 с.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1990. *Salvethymus svetovidovi* gen. et sp. nova – новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 201–213.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. и др. 2001. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 336 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шедько С.В., Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2007. Филогенетическая митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *Salvelinus curilus* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интрогрессия генов? // Генетика. Т. 43. № 2. С. 227–239.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2012. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ ядерного гена RAG1 // Там же. Т. 48. № 5. С. 676–680.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2013. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ мтДНК-данных // Там же. Т. 49. № 6. С. 718–734.
- Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Гриценко О.Ф. 2006. Популяционно-генетическая структура гольцов северных Курильских островов и положение мальмы в системе рода *Salvelinus* (Salmonidae: Teleostei) // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 4. С. 280–297.

- Ahi E.P., Guðbrandsson J., Kapralova K.H. et al. 2013. Validation of reference genes for expression studies during craniofacial development in Arctic charr // PLoS One. V. 8. № 6: e66389. DOI: 10.1371/journal.pone.0066389.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeographic patterns and sympatric differentiation in the Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Siberia as revealed by mitochondrial DNA sequence analysis, with special references to Transbaikalia // J. Fish. Biol. V. 75. P. 368–392.
- Angers B., Bernatchez L. 1998. Combined use of SMM and non-SMM methods to infer fine structure and evolutionary history of closely related Brook charr (*Salvelinus fontinalis*, Salmonidae) populations from microsatellites // Mol. Biol. Evol. V. 15. № 2. P. 143–159.
- Asplund T., Veselov A., Primmer C.R. et al. 2004. Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // Ann. Zool. Fennici. V. 41. P. 465–475.
- Avise J.C. 2004. Molecular markers, natural history and evolution. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Assoc. Inc. Publ., 684 p.
- Ayers S.D. 2010. A review of the species status of the Angayukaksurak charr (*Salvelinus anaktuvukensis*) of Northern Alaska: perspectives from molecular and morphological data. Th. M.S. Univ. Alaska, Fairbanks, 92 p.
- Balakirev E.S., Romanov N.S., Ayala F.J. 2016a. Complete mitochondrial genomes of the Northern (*Salvelinus malma*) and Southern (*Salvelinus curilus*) Dolly Varden chars (Salmoniformes, Salmonidae) // Mitochondrial DNA. V. 27. № 2. P. 1016–1017.
- Balakirev E.S., Parensky V.A., Kovalev M. Yu., Ayala F.J. 2016b. Complete mitochondrial genome of the stone char *Salvelinus kuznetzovi* (Salmoniformes, Salmonidae) // Ibid. Pt B. V. 1. № 1. P. 287–288.
- Barr I.D. 2014. East Siberian palaeoglacier atlas (ESPA). <https://sites.google.com/site/esiberianpalaeoglacieratlas/>.
- Benn D.I., Evans D.J.A. 1998. Glaciers and glaciation. London; New York; Sydney; Auckland: Arnold Press, 734 p.
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. Hague: Dr.W. Junk Publ. P. 441–480.
- Behnke R.J. 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr complex // Proc. Int. Symp. "Biology of the Arctic charr" / Eds. Johnson L., Burns B. Winnipeg, Canada: Univ. Manitoba Press. P. 3–21.
- Behnke R.J. 1989. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. Spec. V. 1. P. 35–48.
- Bernatchez L., Glemet H., Wilson C.C., Danzmann R.G. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. P. 179–185.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. № 3. P. 573–586.
- Campbell M.A., Lopez J.A. 2014. Mitochondrial phylogeography of a Beringian relict: the endemic freshwater genus of blackfish *Dallia* (Esociformes) // J. Fish Biol. V. 84. P. 523–538.
- Castric V., Bonney F., Bernatchez L. 2001. Landscape structure and hierarchical genetic diversity in the Brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Evolution. V. 55. № 5. P. 1016–1028.
- Cavender T.M. 1986. Review of the fossil history of North American freshwater fishes // The zoogeography of North American freshwater fishes / Eds. Hocutt C.H., Wiley E.O. N.Y.: Wiley and Sons. P. 669–724.
- Cavender T.M., Kimura S. 1989. Cytotaxonomy and interrelationships of Pacific basin *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. V. 1. P. 49–68.
- Crane P.A., Seeb L.W., Seeb J.E. 1994. Genetic relationships among *Salvelinus* species inferred from allozyme data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. P. 182–197.
- Conejeros P., Phan A., Power M. et al. 2008. MH class II α polymorphism in local and global adaptation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) // Immunogenetics. V. 60. № 6. P. 325–337.
- Conejeros P., Power M., Alekseyev S., Dixon B. 2012. Global major histocompatibility class II β (mh-II β)-polymorphism in Arctic charr *Salvelinus alpinus* // J. Fish Biol. V. 81. P. 1158–1174.
- Crespi B.J., Fulton M.J. 2004. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Mol. Phylogen. Evol. V. 31. P. 658–679.
- Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. 2012. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // PLoS ONE. V. 7. № 10. e46662. DOI:10.1371/journal.pone.0046662.
- Davis J.E. 2008. Geographic distribution of southern- and northern-form brook trout populations in southwestern Virginia. Th.M.S. Virginia Tech. Univ., Blacksburg, Virginia, 44 p.
- DeCicco F., Reist J. 1999. Distribution of Dolly Varden *Salvelinus malma* in North-East Asia // Proc. XIII and IX ISACF workshops of Arctic char. ISACF Inform. Ser. № 7. P. 13–18.
- DeLacy A.C., Morton W.M. 1943. Taxonomy and habits of the charrs, *Salvelinus malma* and *Salvelinus alpinus*, of the Karluk drainage system // Trans. Amer. Fish. Soc. 72. № 1. P. 79–91.
- Elz E.A. 2003. A hierarchical analysis of historical processes and phylogeographic patterns in *Salvelinus* (Pisces: Salmonidae). Th. M.S. Univ. British Columbia, Vancouver, 126 p.
- Everett R.J., Wilmot R.L., Krueger C.C. 1997. Population genetic structure of Dolly Varden from Beaufort Sea drainages of Northern Alaska and Canada // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 19. P. 240–249.

- Fausch K.D., Nakano S., Ishigaki K. 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales // *Oecologia*. V. 100. № 1–2. P. 1–12.
- Frolov S.V. 2006. Karyological differences and origin of Northern Dolly Varden of the Russian Far East // *Proc. 5-th Int. Charr Symp.* P. 48.
- Frolov S.V., Frolova N. 2004. Karyological differentiation of northern Dolly Varden and sympatric charrs of the genus *Salvelinus* in northeastern Russia // *Environ. Biol. Fish.* V. 69. P. 441–447.
- Gordeeva N.V., Chukova E.I., Oleinik A.G. 2010. Microsatellite genetic variation of Asian populations of Dolly Varden char // *Hydrobiologia*. V. 650. P. 133–144.
- Grantz A., Eittreim S., Whitney O.T. 1980. Geology and physiography of the continental margin North of Alaska and implications for the origin of the Canada basin // *The Ocean basins and Margins*. V. 5 / Eds. Nairn A.E.M. et al. N.Y.: Plenum Press. P. 439–492.
- Grewe P.M., Billington N., Hebert P.N.D. 1990. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 47. P. 984–991.
- Grossvald M.G. 1998. New approach to the ice age paleohydrology of northern Eurasia // *Paleohydrology and environmental change* / Eds. Benito G. et al. Chichester: John Wiley and Sons. P. 21–99.
- Guffey S.Z. 1998. A population genetics study of Southern Appalachian brook trout. Knoxville: Univ. Tennessee Publ., 468 p.
- Harris L.N., Howland K.L., Kowalchuk M.W. et al. 2013. Microsatellite and mtDNA analysis of lake trout, *Salvelinus namaycush*, from Great Bear Lake, Northwest Territories: impacts of historical and contemporary evolutionary forces on Arctic ecosystems // *Ecol. Evol.* V. 3. № 1. P. 145–161.
- Hewitt G.M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // *Nature*. V. 405. P. 907–913.
- Hindar K., Ryman N., Stahl G. 1986. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 27. P. 269–285.
- Hopkins D.M. 1972. The paleoecology and climatic history of Beringia during late Cenozoic time // *Inter-Nord*. V. 12. P. 121–150.
- Hudson A.G., Vonlanthen P., Seehausen O. 2010. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 278. P. 58–66.
- Ishigaki K. 1967. On a anadromous specimen of the Dolly Varden charr, *Salvelinus malma* (Walbaum), from the Ichanni River, eastern Hokkaido // *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*. V. 24. P. 37–43.
- Ivanov V.F. 1994. Arctic transgression in Eastern Asia during the late Cenozoic // *Proc. Int. Conf. Arctic Margins*. Magadan. P. 52.
- Kapralova K.H., Gudbrandsson J., Reynisdottir S. et al. 2013. Differentiation at the *MHCIIa* and *Cath2* loci in sympatric *Salvelinus alpinus* resource morphs in Lake Thingvallavatn // *PLoS ONE*. V. 8. № 7. e69402. DOI:10.1371/journal.pone.0069402.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // *J. Ichthyol.* V. 53. № 10. P. 781–791.
- Kobayashi I., Takano O. 2001. Records of major and minor transgression and regression events in the Paleo Sea of Japan during Late Cenozoic // *Rev. Mex. Cienc. Geol.* V. 19. P. 226–234.
- Kock G., Muir D., Yang F. et al. 2012. Bathymetry and sediment geochemistry of Lake Hazen (Quttinirpaaq National Park, Ellesmere Island, Nunavut) // *Arctic*. V. 65. № 1. P. 56–66.
- Koichiro K., Takanori I., Hidetoshi S., Hiromichi I. 2011. Estimation of geographical distribution limits between two subspecies of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis imbrius* and *S. l. pluvius*, on the basis of RAPD analysis // *Biosphere Sci.* V. 50. P. 15–23.
- Kornfield I., Beland K.F., Moring J.R., Kircheis F.W. 1981. Genetic similarity among endemic Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and implications for their management // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 38. P. 32–39.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Kottelat, Cornol and Freyhof, 646 p.
- Kowalchuk M.W., Sawatsky C.D., Reist J.D. 2010. A review of the taxonomic structure within Dolly Varden, *Salvelinus malma* (Walbaum, 1972), of North America // *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2010/013.vi. 16 p.
- Leskinen P.K., Piironen J., Primmer C.R. 2013. Genetic characterization of a newly discovered finnish Arctic charr (*Salvelinus alpinus*; Salmoniformes) population: stocked or natural? // *J. Ichthyol.* V. 53. № 2. P. 183–190.
- Maekawa K. 1978. Growth and development of *Salvelinus malma miyabei* compared with other forms of *S. malma* // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 25. № 1. P. 9–18.
- Manfred M., Maureen E.R. 2005. Slow dynamics of the Northern Hemisphere glaciation // *Paleogeography*. V. 20. PA4022. DOI:10.1029/2005PA001153.
- Manley W.F., Kaufman D.S. 2002. Alaska PaleoGlacier atlas: Institute of Arctic and Alpine Research (INSTAAR), Univ. Colorado. V. 1. (instaar.colorado.edu/QGISL/ak_paleoglacier_atlas).
- Mann D.H., Hamilton T.D. 1995. Late Pleistocene and Holocene paleo environments of the North Pacific coast // *Quarter. Sci. Rev.* V. 14. P. 449–471.
- Martin N.V., Olver C.H. 1980. The Lake charr, *Salvelinus namaycush* // *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus* / Ed. Balon E.K. Hague: Dr.W. Junk Publ. P. 205–277.
- May-McNally S.L., Quinn T.P., Taylor E.B. 2015. Low levels of hybridization between sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) highlights their genetic distinctiveness and ecological segregation // *Ecol. Evol.* V. 5. P. 3031–3045.

- Melles M., Brigham-Grette J., Minyuk P.S. et al. 2012. 2.8 million years of Arctic climate change from Lake El'gygytyn, NE Russia // Science. V. 337. P. 315–320.
- McCart P.J. 1980. A review of the systematics and ecology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the western Arctic // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 935. 89 p.
- McCormick J.H., Hokanson K.E.F., Jones B.R. 1972. Effects of temperature on growth and survival of young brook trout, *Salvelinus fontinalis* // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. № 8. P. 1107–1112.
- McPhail J.D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // Ibid. V. 18. № 5. P. 793–816.
- McPhail J.D., Lindsey C.C. 1970. Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska // Fish. Res. Board Can. Bull. V. 173. P. 1–381.
- Mitsuboshi T., Goto A., Yamazaki F. 1992. Genetic differentiation of the Dolly Varden *Salvelinus malma* in Hokkaido, Japan // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 43. № 4. P. 153–161.
- Mochacz N.J., Bajno R., Reist J.D. et al. 2013. Distribution and biology of bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Mackenzie valley, Northwest Territories, with notes on sympatry with Dolly Varden (*Salvelinus malma*) // Arctic. V. 65. № 1. P. 79–93.
- Montgomery D.R. 2000. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography // Geology. V. 28. P. 1107–1110.
- Moore J.S., Robert Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // J. Biogeography. V. 42. № 11. P. 2089–2100.
- Mori T. 1935. On the geographical distribution of Korean salmonoid fishes // Bull. Biogeogr. Soc. Jpn. V. 6. № 1. P. 1–9.
- Morita K., Arai T., Kishi D., Tsuboi J. 2005. Small anadromous *Salvelinus malma* at the southern limits of its distribution // J. Fish Biol. V. 66. № 4. P. 1187–1192.
- Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Nagasawa T. 2009. Offshore Dolly Varden charr (*Salvelinus malma*) in the North Pacific // Environ. Biol. Fish. V. 86. № 1. P. 451–456.
- Morrow J.E. 1973. A new species of *Salvelinus* from the Brooks Range, northern Alaska // Biol. Pap. Univ. Alaska. V. 13. P. 1–8.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Bondara E.I., Brykova V.A. 2013. Phylogeography of northern Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmoniformes: Salmonidae) from Asia and North America: an analysis based on the mitochondrial DNA genealogy // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 820–832.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biol. J. Linnean Soc. V. 116. № 1. P. 63–85. DOI: 10.1111/bij.12559.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S. et al. 2016. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // Polar Biol. V. 40. № 4. P. 777–786. DOI:10.1007/s00300-016-2000-4.
- Pavlov S.D., Savvaitova K.A. 1991. The Stone char of the Kamchatka river // ISACF Inform. Ser. № 5. P. 131–134.
- Perkins D.L., Kruger C.C., May B. 1993. Heritage brook trout in northeastern USA: genetic variability within and among populations // Trans. Amer. Fish Soc. V. 122. P. 515–532.
- Pielou E.C. 1991. After the ice age: the return of life to glaciated North America. Chicago: Univ. Chicago Press, 366 p.
- Pilgrim B.L., Perry R.C., Keefe D.G. et al. 2012. Microsatellite variation and genetic structure of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) populations in Labrador and neighboring Atlantic Canada: evidence for ongoing gene flow and dual routes of post-Wisconsinan colonization // Ecol. Evol. V. 2. № 5. P. 885–898.
- Phillips R.B., Sajdak S.L., Domanico M.J. 1995. Evolutionary relationships among charrs inferred from ribosomal DNA sequences // Nord. J. Freshwat. Res. V. 71. P. 378–391.
- Phillips R.B., Gugex L.I., Westrich K.M., DeCicco A.L. 1999. Combined phylogenetic analysis of ribosomal ITS1 sequences and new chromosome data supports three subgroups of Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 1504–1511.
- Power G. 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. Hague: Dr.W. Junk Publ. P. 141–203.
- Redenbach Z.R., Taylor E.B. 2002. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America // Evolution. V. 56. № 5. P. 1021–1035.
- Reist J.D., Johnson J.D., Carmichael T.J. 1997. Variation and specific identity of the char from Northwestern Arctic Canada and Alaska // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 19. P. 250–261.
- Sakai H., Ito Y., Shedko S.V. et al. 2006. Phylogenetic and taxonomic relationships of northern Far Eastern phoxinin minnows, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* (Pisces, Cyprinidae), as inferred from allozyme and mitochondrial 16S rRNA sequence analyses // Zool. Sci. V. 23. № 4. P. 323–331.
- Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. 2013. Genetic divergence and taxonomic status of chars of the genus *Salvelinus* // Biol. Bull. Rev. V. 3. № 6. P. 481–492.
- Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Kolesnikov A.A., Malinina T.V. 2000. Genetic differentiation of charrs in the Russian North and Far East // J. Fish Biol. V. 57. P. 136–157.
- Sajdak S.L., Phillips R.B. 2011. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 4. P. 1494–1503.

- Savvaitova K.A.* 1995. Patterns of diversity and processes of speciation in Arctic charr // *Nord. J. Freshwat. Res.* V. 71. P. 81–91.
- Shubina E.A., Ponomareva E.V., Gritsenko O.F.* 2007. Genetic structure of the *Salvelinus* genus chars from reservoirs of the Kuril Islands // *Biochemistry.* V. 72. № 12. P. 1331–1348.
- Smith K.C.* 1992. Spontaneous mutagenesis: experimental, genetic and other factors // *Mutat. Res.* V. 277. № 2. P. 139–162.
- Sprules W.M.* 1952. The Arctic char of the West coast of Hudson Bay // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 9. № 1. P. 1–15.
- Stearley R.F., Smith G.R.* 1993. Phylogeny of the Pacific trout and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 122. № 1. P. 1–33.
- Swanson H.K., Kidd K.A., Babaluk J.A. et al.* 2010. Anadromy in Arctic populations of lake trout (*Salvelinus namaycush*): otolith microchemistry, stable isotopes, and comparisons with Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 67. P. 842–853.
- Taylor E.B.* 2016. The Arctic char (*Salvelinus alpinus*) “complex” in North America revisited // *Hydrobiologia.* V. 783. № 1. P. 283–293. DOI:10.1007/s10750-015-2613-6.
- Taylor E.B., May-McNally S.* 2015. Genetic analysis of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) across its North American range: evidence for a contact zone in southcentral Alaska // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 72. № 7. P. 1048–1057. DOI: 10.1139/cjfas-2015-0003.
- Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B. et al.* 2001. Nested analysis of genetic diversity in northwestern North American char, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // *Ibid.* V. 58. P. 406–420.
- Taylor E.B., Lowery B., Lilliestrate A. et al.* 2008. Genetic analysis of sympatric char populations in western Alaska: Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) are not two sides of the same coin // *J. Evol. Biol.* V. 21. P. 1609–1625.
- Quaternary glaciations – extent and chronology. 2011 / Eds. Ehlers J. et al. Amsterdam: Elsevier Publ., 1126 p.
- Vasil’eva E., Stygar V.* 2000. *Salvelinus gritzenkoi*: a new species of char from the north Kuril Islands (Salmonidae, Salmoniformes) // *Folia Zool.* V. 49. № 4. P. 317–320.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N.* 1996. Phylogeographic origins of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in eastern North America // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. P. 2764–2775.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N.* 1998. Phylogeography and postglacial dispersal of Lake trout, *Salvelinus namaycush*, in North America // *Ibid.* V. 55. P. 1010–1024.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N., Reist J.D., Dempson J.B.* 1996. Phylogeography and postglacial dispersal of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in North America // *Mol. Ecol.* V. 5. P. 187–197.
- Yamamoto S., Morita K., Kitano S. et al.* 2004. Phylogeography of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Zool. Sci.* V. 21. P. 229–240.
- Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K. et al.* 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus malma* and white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan // *J. Fish Biol.* V. 68. № 1. P. 68–85.
- Yamamoto S., Maekawa K., Morita K. et al.* 2014. Phylogeography of the salmonid fish, Dolly Varden *Salvelinus malma*: multiple glacial refugia in the North Pacific rim // *Zool. Sci.* V. 31. № 10. P. 660–670.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L. et al.* 2001. Trends, rhythms, and aberrations in Global climate 65 Ma to present // *Science.* V. 292. P. 686–693.