

УДК 597.553.2.575.174

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS*

© 2013 г. Е. А. Салменкова¹, В. Т. Омельченко²

¹ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

²ФГБУН Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток
E-mail: salm@vigg.ru

Гольцы рода *Salvelinus* обладают очень большим фенотипическим и экологическим разнообразием в пределах одного водоема, что создает значительные трудности при определении таксономического (видового) статуса их форм и популяций. Осложняет ситуацию и отсутствие общепринятой концепции вида. Если опираться на доминирующую биологическую концепцию вида, то выявление репродуктивной изоляции таких форм или популяций в условиях симпатрии дает хорошую основу для установления видового статуса. Использование молекулярно-генетических маркеров – важнейший подход к определению репродуктивной изоляции и степени генетической дивергенции популяций. В статье сопоставляются и обобщаются собственные и литературные данные генетических исследований нескольких видов гольцов Дальнего Востока и Северо-Востока России в связи со спорными вопросами их видового статуса. С использованием различных молекулярно-генетических маркеров проведен анализ валидности видового статуса белого гольца *S. albus* по отношению к симпатричной с ним северной мальме *S. malma malma*. Установлено отсутствие полной репродуктивной изоляции между этими гольцами, что позволяет рассматривать *S. albus* как экотип или форму мальмы, а не самостоятельный вид. В парах симпатричных *S. m. malma* – *S. taranetzi* и *S. m. malma* – *S. levanidovi* обнаружена генетически хорошо выраженная репродуктивная изоляция, что подтверждает их предполагавшийся статус самостоятельных видов. Характер генетических различий по аллозимным маркерам в аллопатричных азиатских популяциях *S. m. malma* и *S. alpinus* и свидетельства репродуктивной изоляции по микросателлитным локусам в симпатричных аляскинских популяциях этих гольцов соответствуют их статусу отдельных видов. Результаты анализа митохондриальных геномов указывают на их относительно недавнюю дивергенцию и возможную гибридизацию между этими видами в эволюционном прошлом. Значительные генетические различия, в т.ч. кариологические, между аллопатричными северной и южной формами мальмы (*S. m. malma* – *S. m. krascheninnikivi*) соответствуют уровню видовых различий, но вопрос о степени их репродуктивной изоляции в условиях симпатрии пока не решен. Данные по мтДНК позволяют предполагать гибридизацию между этими формами мальмы в ходе их эволюции. Обсуждаются возможности различных молекулярно-генетических маркеров для выявления современной и исторической репродуктивной изоляции и особенности эволюции современных видов и форм гольцов, затрудняющие определение их таксономического статуса.

Ключевые слова: гольцы рода *Salvelinus*, видовой статус, репродуктивная изоляция, молекулярно-генетические маркеры, генетическая дивергенция.

Гольцы рода *Salvelinus* (сем. *Salmonidae*), обитающие циркумполярно на огромном ареале в Северном полушарии, представляют собой одну из наиболее известных групп рыб с чрезвычайно высокой фенотипической изменчивостью и пластичностью. Для гольцов очень характерно наличие большого числа симпатричных форм, различающихся разнообразными характеристиками фенотипа: морфологическими – размерами, формой и окраской тела, особенностями анатомии; экологическими – проходным и пресноводным

образом жизни, обитанием в ручьях, реках и озерах, на разных глубинах; обладающих разными темпом роста, характером питания, поведения, разным временем и местом нереста. Не меньшее фенотипическое разнообразие наблюдается и среди аллопатричных, главным образом, озерных популяций, многим из которых был присвоен статус видов-эндемиков (Benke, 1984, 1989; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Adams, Maitland, 2007, и ссылки в этих работах). На недавнем Международном симпозиуме по гольцам (2012) они даже

были названы “самыми изменчивыми позвоночными на земле” (Klemetsen, 2012). Столь обширное разнообразие внутри общепризнанных видов создает большие трудности при определении истинного таксономического (видового) статуса таких форм или популяций в рамках линнеевской бинарной классификации видов (Carvalho, Hauser, 1999). Поэтому систематика гольцов крайне противоречива. Так, согласно К.А. Савvaitовой, род *Salvelinus* включает 4 самостоятельных вида – американская паляя *S. fontinalis*, озерная паляя *S. namaycush*, кунджа *S. leucomaenis* и арктический голец *S. alpinus*, причем таксон *S. alpinus* рассматривается как полиморфный комплексный вид или надвид *S. alpinus complex* (Савvaitова, 1989; Savvaitova, 1995), объединяющий большинство описанных ранее как самостоятельные виды гольцов (исключая первых трех названных выше). С другой стороны, суммируя различные представления о числе описанных видов в роде *Salvelinus*, М.К. Глубоковский (1995) пишет, что в настоящее время в Голарктике насчитывается 24 самостоятельных вида гольцов. Разрешение таких противоречивых таксономических представлений осложняется и отсутствием общепризнанной концепции вида – по некоторым данным, существует более 20 концепций вида и их разновидностей (Mayden, 1997). Наиболее признанной из них является биологическая, или репродуктивная концепция, всесторонне обоснованная в трудах известного биолога-эволюциониста Э. Майра. По его словам, “... репродуктивная изоляция дает объективную меру, совершенно безусловный критерий для определения видового статуса популяции”, поэтому он определяет вид как “группу действительно или потенциально скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других таких же групп” (Майр, 1968, с. 31). Иными словами, репродуктивная изоляция и общность генофонда составляют главное содержание биологической концепции вида.

Операциональное применение биологической концепции вида не всегда прямым образом осуществимо для аллопатричных популяций, но полностью оправдано для выявления репродуктивной изоляции симпатрично обитающих форм (популяций), особенно для выявления видов-двойников. Естественно, репродуктивная изоляция в ряде случаев может быть неполной, если процесс ее формирования и образования нового вида не завершен, т.е. находится на промежуточных эволюционных стадиях. Тогда вопрос таксономического ранга популяции, по мнению Майра, “обычно сводится к малоудовлетворительному компромиссу”, и далее: “если репродуктивная

изоляция отстает от морфологической дивергенции, признание видового статуса должно быть основано на всесторонней оценке данного конкретного случая” (Майр, 1968, с. 35). Согласно Майру, “видовой уровень достигается после того, как процесс видообразования становится необратимым, хотя некоторые из участвующих в этом изолирующих механизмов еще могут оставаться неполными” (Майр, 1968, с. 36).

Другие концепции вида опираются на эволюционные, или экологические, или типологические (главным образом, опирающиеся на морфологию) принципы. Но, как и биологическая, или репродуктивная концепция, каждая из концепций “отражает какую-то одну грань такого сложного явления, как биологический вид и потому нет оснований их противопоставлять”, поскольку особи видов “...формируют репродуктивное, экологическое и эволюционное единство, которое обуславливает существование фенотипической обособленности одних видов от других” (Глубоковский, 1995, с. 278). Таким образом, определение видового статуса популяции – это нередко трудноразрешимая задача. Поскольку биологическая концепция вида является проверяемой, она продолжает быть доминирующей для установления статуса вида (Turner, 1999).

Использование молекулярно-генетических маркеров стало важнейшим подходом к определению степени генетической дивергенции и репродуктивной изоляции популяций, а следовательно, и к решению вопросов их видового статуса. Как уже говорилось, этот подход позволяет получить безусловное свидетельство репродуктивной изоляции в случае симпатричных популяций. При этом статистически значимые различия по генетическим маркерам говорят о частичном ограничении панмиксии. Различия же по фиксированным альтернативным аллелям, т.е. “генетический хиатус” между симпатричными популяциями свидетельствует об их нескрещиваемости, или полной репродуктивной изоляции, и, соответственно, о возможности отнесения их к полноценным видам (Майр, 1968). Причем, учитывая широту определения симпатрии, следует избегать формального применения этого критерия, суть которого составляет нескрещиваемость совместно существующих генетически различающихся популяций в условиях теоретической вероятности этого процесса.

Сложнее судить о видовой самостоятельности аллопатричных популяций, для которых применение критерия репродуктивной изоляции осложняется в силу их географической разобщенности. Традиционные методы систематики в

принципе исключают применение критерия репродуктивных отношений для таких популяций (Старобогатов, 1977, Глубоковский, 1995). Но генетические маркеры дают такую возможность, особенно мономорфные видоспецифичные белки или ДНК-маркеры (Алтухов, 1993, 2003). По белковым маркерам генов убедительными будут различия, обусловленные разным числом кодирующих гомологичных белки локусов или разной степенью дивергенции последних (Омельченко, 2005).

Цель настоящей работы – сопоставить и обобщить имеющиеся на сегодня собственные и литературные данные генетических исследований нескольких видов гольцов Дальнего Востока и Северо-Востока России в связи со спорными вопросами их видового статуса.

Исследования по генетической дифференциации гольцов Дальнего Востока и Северо-Востока России были инициированы М.К. Глубоковским, описавшим новый для нижнего течения реки Камчатка вид – белого гольца *Salvelinus albus* Głubokowsky (Глубоковский, 1977), самостоятельный видовой статус которого рядом ихтиологов оспаривался (Савваитова, 1989; Решетников и др., 1997).

Задача наших генетических исследований состояла в анализе валидности видового статуса белого гольца *Salvelinus albus* по отношению к симпатричной с ним северной мальме *S. malma malma* и в сравнении последней с некоторыми другими симпатричными гольцами. С той же целью мы провели анализ двух проблемных в отношении видовой самостоятельности аллопатричных пар гольцов: северной мальмы *S. m. malma* – арктического гольца *S. alpinus* и северной мальмы *S. m. malma* – южной мальмы *S. m. krascheninnikovi*.

Все упомянутые гольцы исследованы по сходному набору локусов, кодирующих аллозимы (далее – аллозимных локусов), по изменчивости митохондриальной (мт) ДНК, частично по микросателлитной ДНК и кариотипам. Такой комплексный подход объективен при оценках видовой самостоятельности популяций, поскольку сохраняется “правило единства основания классификации” (Мина и др., 2006, с. 556).

СЕВЕРНАЯ МАЛЬМА *SALVELINUS MALMA MALMA* – БЕЛЫЙ ГОЛЕЦ *SALVELINUS ALBUS*

Помимо белого гольца *S. albus*, описанного в бассейне нижнего течения реки Камчатка, в том числе в озере Азабачье (Глубоковский, 1977), бе-

лый голец как локальная форма мальмы был описан Р.М. Викторовским (1978) в бассейне оз. Кроноцкое; позднее он также был идентифицирован как *S. albus* (Глубоковский, 1995). В том и другом местообитании *S. albus* существует симпатрично с *S. m. malma*, и внешне они слабо отличаются друг от друга. Согласно Глубоковскому (1995), оба вида имеют проходные и пресноводные (жилые) формы; проходной белый голец идет на нерест раньше мальмы; жилая мальма питается в основном бентосом, а жилой белый голец – неспециализированный хищник, но трофическая дифференциация не является полной. Экстерьерные признаки, как и соответствующие индексы, не дают надежных критериев для разграничения этих видов. Основное морфологическое различие между *S. m. malma* и *S. albus* выявляется по комплексу из не менее, чем 40 краниологических индексов, отражающих особенности строения черепа, у особей размером не менее 25–30 см. Причем достоверность различия достигается только при анализе всего комплекса из 40 индексов (Глубоковский, 1995). Если *S. albus* действительно является самостоятельным видом, то по отношению к симпатричной с ним *S. m. malma*, от которой внешне он трудно отличим, его можно считать видом-двойником. Тем интереснее было исследовать эту пару симпатричных гольцов с помощью молекулярно-генетических маркеров, чтобы оценить степень их генетической дивергенции и репродуктивной изоляции. В табл. 1 представлены результаты наших и других исследований этого вопроса, привлечшего внимание многих авторов. По аллозимам, миогенам (общим водорастворимым белкам мышц), участку рибосомальной ДНК фиксированных или значимых различий между *S. m. malma* и *S. albus* из бассейна р. Камчатка не было найдено, хотя крайне слабое различие по аллельным частотам микросателлитных локусов оказалось статистически значимым. При сравнении этих гольцов, обитающих в бассейне Кроноцкого озера, были обнаружены небольшие, но статистически значимые различия по частотам аллелей аллозимных и микросателлитных локусов и гаплотипов мтДНК. Однако они не свидетельствуют о полной репродуктивной изоляции между *S. m. malma* и *S. albus*, т.к. их оценки находятся в диапазоне генетических различий между географически близкими популяциями мальмы. Можно предполагать, что в Кроноцком озере биотопическая специализация, в связи с бедностью ресурсов, более выражена, чем в бассейне р. Камчатка; это создает определенное ограничение свободного генетического обмена между рассматриваемыми гольцами и тем самым способствует их более

Таблица 1. Дифференциация между *S. m. malma* и *S. albus* на основе анализа молекулярно-генетических маркеров

Маркер	Место сбора	Результат анализа	Источник данных
Аллозимы, миогены	Бассейн р. Камчатка	Фиксации альтернативных аллелей не найдено	Омельченко, 1974, неопубл. данные
Аллозимы	Бассейн р. Камчатка	Фиксации альтернативных аллелей не найдено	Ефремов, 1991 Osinov, 1999
мтДНК, RFLP-анализ	Бассейн р. Камчатка	Существенных различий по гаплотипам не найдено	Олейник, Полякова, 1994
мтДНК, PCR-RFLP-анализ (<i>cytb</i> +D-loop)	Бассейн р. Камчатка	Различий по гаплотипам не найдено	Salmenkova et al., 2000
Рибосом. ДНК, сиквенс ITS1	Бассейн р. Камчатка	Очень незначительные отличия	Phillips et al., 1995
Аллозимы, миогены	Бассейн оз. Кроноцкое	Значимые различия частот аллелей, Fst = 0.162; фиксиров. различий нет	Салменкова и др., 2005
мтДНК, PCR-RFLP-анализ 2 сегментов	Бассейн оз. Кроноцкое	Незначимые различия частот гаплотипов	Салменкова и др., 2005
Микросателлиты 4 локуса	Бассейн оз. Кроноцкое	Значимые различия частот аллелей, Fst = 0.184	Салменкова и др., 2005
Микросателлиты 9 локусов	Бассейн р. Камчатка Бассейн оз. Кроноцкое	Слабые, но значимые различия частот аллелей, Fst = 0.016 Камчатка, Fst = 0.063 Кроноцкое	Салменкова и др., 2009
мтДНК, PCR-RFLP-анализ 6 сегментов	Бассейн р. Камчатка Бассейн оз. Кроноцкое	Значимые различия частот гаплотипов, Fst = 0.054 Камчатка, Fst = 0.115 Кроноцкое	Олейник и др., 2010б
мтДНК, сиквенс <i>cytb</i> и D-loop	Бассейн оз. Кроноцкое	Незначимые различия частот гаплотипов, Fst = 0.037	Сенчукова и др., 2012

выраженной генетической дифференциации под влиянием дрейфа генов. Эффекты дрейфа генов в Кроноцком озере могут сильнее проявляться и из-за невысоких численностей обитающих в нем популяций гольцов.

Рассмотрение данных табл. 1 показывает, что несмотря на большой интерес исследователей к генетическому анализу этой симпатричной пары гольцов с дискутируемым таксономическим статусом, обнаружить между ними свидетельства полной репродуктивной изоляции не удалось. Согласно данным Олейник и др. (2010б), по мтДНК между ними найдено тесное родство: при сравнении с другими близкими видами гольцов видно, что *S. albus* принадлежит к митохондриальной филогенетической ветви *S. m. malma*. Особенно близкое сходство между симпатричными *S. m. malma* и *S. albus* в бассейне р. Камчатка по микросателлитным локусам (Салменкова и др., 2009) свидетельствует о происходящем между ними генетическом обмене. В бассейне Кроноцкого озера, где их различия несколько выше, репродуктивные

контакты между этими гольцами также возможны, т.к. мальма обитает не только в р. Кроноцкая, вытекающей из озера, но по некоторым данным (Павлов и др., 2003), как и другие кроноцкие гольцы, встречается в притоках озера.

Кариологические исследования северной мальмы и белого гольца, симпатрично обитающих в бассейне Камчатки, выявили стабильный кариотип у мальмы ($2n = 78$, $NF = 98$) и полиморфный – у белого гольца ($2n = 76-79$, $NF = 98$), а также их различия в числе и расположении ядрышкообразующих районов (ЯОР) на хромосомах (Фролов, 2001). По мнению автора, это указывает на возможную репродуктивную изоляцию рассматриваемых гольцов и их самостоятельный видовой статус. Однако наличие сходных кариологических различий между популяциями мальмы из разных районов ее ареала (Фролов, 2000) не позволяет согласиться с этим мнением.

Таким образом, взаимоотношения *S. m. malma* и *S. albus*, которые характеризуются отсутствием

полной репродуктивной изоляции и достоверных различий по экстерьерным признакам, но одновременно наличием у взрослых рыб достоверных различий по комплексу краниологических признаков и определенной трофической и экологической специализацией, в таксономическом плане скорее соответствуют не двум самостоятельным видам, а экотипам одного вида *S. malma*, которые несколько сильнее дифференцированы генетически в Кроноцком озере, чем в бассейне р. Камчатка.

Относительно происхождения симпатричных популяций *S. m. malma* и *S. albus* существуют две точки зрения. Согласно одной из них, эти формы (виды) имеют аллопатрическое происхождение, но позднее в ходе колонизации новых мест обитания оказались в условиях симпатрии (Викторовский, 1978; Олейник и др., 2010б). С другой стороны, есть предположение (Савваитова, 1989), что имело место симпатрическое формообразование посредством адаптивной дивергенции в процессе освоения различных экологических ниш.

ГОЛЬЦЫ КРОНОЦКОГО ОЗЕРА

Такие же разные представления о происхождении существуют и в отношении всей группы гольцов бассейна Кроноцкого озера. Среди чисто озерных форм, кроме белого гольца *S. albus*, здесь были описаны носатый голец *S. schmidti* (по Р.М. Викторовскому (1978), оба – это локальные формы мальмы) и длинноголовый голец *S. kronocius*, наиболее отличный от остальных и обладающий рядом предковых признаков. Длинноголовый гольца Р.М. Викторовский рассматривал как самостоятельный вид.

По аллозимным и микросателлитным локусам между этими гольцами были найдены достоверные различия, соизмеримые с межпопуляционными различиями у мальмы, что говорило об определенном уровне их репродуктивной изоляции. Однако было очевидно, что эта изоляция несовершенна, т.к. не обнаружилось фиксированных различий ни по одной из изучавшихся генетических систем (Салменкова и др., 2005).

Исследования мтДНК у кроноцких гольцов продемонстрировали, что все они имеют общего предка – мальму *S. malma malma* (Радченко и др., 2006; Oleinik et al., 2010; Сенчукова и др., 2012), поскольку все содержат основной гаплотип, наиболее распространенный в популяциях *S. m. malma*. Обнаруженная у этих гольцов изменчивость нуклеотидной последовательности митохондриального гена *cytb* не связана с принад-

лежностью к той или другой форме (Радченко и др., 2006; Сенчукова и др., 2012). Оценки величин дивергенции между разными формами кроноцких гольцов по данным разных авторов и по разным маркерам варьируют, но не превышают межпопуляционных различий у мальмы (Салменкова и др., 2005; Сенчукова и др., 2012; Oleinik et al., 2010). В большинстве исследований длинноголовый голец оказался наименее изменчивым и наиболее отличающимся от остальных форм, что согласуется с данными Р.М. Викторовского (1978) о его максимальной морфологической и экологической специализации и кариологических отличиях. Однако мнение о видовом статусе длинноголового гольца, т.е. о его безусловной репродуктивной изоляции от остальных форм пока не нашло генетического подтверждения. Не позволяют генетические данные однозначно решить вопрос и о симпатричном или аллопатричном происхождении кроноцких гольцов. Можно предполагать, что имело место и аллопатричное происхождение (например, биологические особенности длинноголового гольца сформировались в изоляции до его вселения в Кроноцкое озеро), и симпатрическое экологическое формообразование белого и носатого гольцов от общего предка – северной мальмы, вселившейся в озеро вслед за длинноголовым гольцом.

В генетических исследованиях *S. m. malma* и *S. albus* из бассейнов р. Камчатка и оз. Кроноцкое обращает на себя внимание принципиальное различие результатов, полученных в анализе 9 микросателлитных локусов (Салменкова и др., 2009) и в PCR-RFLP-анализе мтДНК (6 сегментов, примерно 80% мт-генома) (Олейник и др., 2010б), особенно между аллопатричными популяциями *S. albus* (табл. 2).

В анализе микросателлитных локусов мы наблюдаем гораздо большее сходство между симпатричными популяциями разных видов – *S. m. malma* и *S. albus* – как в басс. р. Камчатка, так и в оз. Кроноцкое, чем между аллопатричными камчатскими и кроноцкими популяциями в пределах каждого из этих видов (Салменкова и др., 2009). Наоборот, по мтДНК сходство между аллопатричными камчатскими и кроноцкими популяциями одного вида *S. albus* существенно выше, чем между симпатричными популяциями разных видов *S. m. malma* и *S. albus* в басс. р. Камчатка и в басс. оз. Кроноцкое. Отметим, что выборки *S. m. malma* и *S. albus* из бассейна оз. Кроноцкое, исследованные Олейник и др. (2010б), могут отчасти также принадлежать аллопатричным популяциям, т.к. образцы *S. m. malma* были собраны и в истоке (Салменкова и др., 2009), и в нижнем течении р. Кроноцкая, а образцы *S. albus* – в озере. А как

Таблица 2. Оценка генетической дифференциации по частотам аллелей микросателлитных локусов (Fst) и по мт-ДНК (Fst по частотам гаплотипов/оценка нуклеотидной дивергенции) в симпатричных и аллопатричных популяциях *S. m. malma* и *S. albus* (P – уровень значимости)

Сравниваемые выборки	Микросателлитные локусы (по Салменкова и др., 2009)	мтДНК (по Олейник и др., 2010)
Между симпатр. <i>S. m. malma</i> и <i>S. albus</i> в басс. р. Камчатка	0.016 (P < 0.001)	0.054/0.014 (P = 0.045)
Между симпатр. <i>S. m. malma</i> и <i>S. albus</i> в басс. оз. Кроноцкое	0.063 (P < 0.001)	0.115/0.024 (P < 0.006)
Между аллопатр. <i>S. m. malma</i> из басс. р. Камчатка и оз. Кроноцкое	0.115 (P < 0.001)	0.104/0.025 (P = 0.001)
Между аллопатр. <i>S. albus</i> из басс. р. Камчатка и оз. Кроноцкое	0.155 (P < 0.001)	0.022/0.0038 (P = 0.162)

показывает анализ сиквенсов митохондриальных *cytb* и D-loop, проходная мальма нижнего течения р. Кроноцкая по составу гаплотипов имеет явные отличия от речной мальмы, обитающей в притоках озера и в истоке р. Кроноцкая (Сенчукова и др., 2012).

Было сделано предположение о том, что крайне малая величина различия по мтДНК между аллопатричными камчатскими и кроноцкими популяциями *S. albus* объясняется их происхождением из одной изолированной предковой популяции *S. m. malma* (Олейник и др., 2010б). С прекращением изоляции, вероятно, произошли “подселение” *S. albus* в басс. р. Камчатка и его вторичный контакт с *S. m. malma*, а также вселение *S. albus* в оз. Кроноцкое, где контакт с *S. m. malma* был более ограниченным.

Если события развивались действительно таким образом, то различие в соотношении двух величин дивергенции – между аллопатричными популяциями *S. albus* и между симпатричными *S. m. malma* и *S. albus*, получаемых по мтДНК (Олейник и др., 2010б) и по микросателлитам (Салменкова и др., 2009), можно объяснить различием в скоростях мутирования этих молекулярных маркеров: в микросателлитной ДНК скорость мутирования значительно выше, чем в мтДНК. В течение непродолжительного (как предполагается) времени дивергенции аллопатричных популяций *S. albus* в их микросателлитной ДНК накопилось существенно больше мутационных изменений, чем в мтДНК. Кроме того, известно (Billington, Nebert, 1991), что в условиях вторичного контакта ранее аллопатричных популяций мтДНК дольше, чем ядерные маркеры, сохраняет предковый полиморфизм из-за материнского наследования и отсутствия рекомбинации. Поэтому на основе анализа микросателлитных локусов мы наблюдаем кластеризацию исследованных выборок по географическому принципу, т.е. симпатричные

популяции *S. m. malma* и *S. albus* ближе друг другу, чем аллопатричные популяции каждого из видов (рис. 1). На основе же данных по мтДНК аналогичные выборки кластеризуются по таксономическому принципу, т.е. аллопатричные популяции и *S. m. malma*, и *S. albus* оказываются более сходными, чем симпатричные популяции этих гольцов.

СЕВЕРНАЯ МАЛЬМА *S. MALMA MALMA* – АРКТИЧЕСКИЙ ГОЛЕЦ *S. ALPINUS*

В настоящее время самостоятельный видовой статус мальмы практически не оспаривается (Benke, 1984; Решетников и др., 1997; Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002), хотя до недавнего времени мальму предлагалось включать в полиморфный комплексный вид *S. alpinus complex*

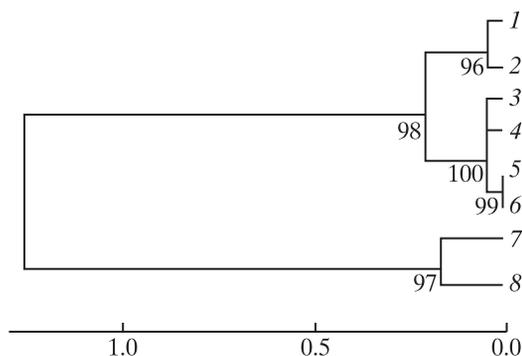


Рис. 1. UPGMA дендрограмма исследованных выборок гольцов, построенная на основе генетических дистанций Неи (горизонтальная шкала), рассчитанных по частотам аллелей 9 микросателлитных локусов. На ветвях – бутстреп-оценки в % из 500 повторностей. 1 – *S. m. malma* бассейна Кроноцкого озера; 2 – *S. albus* бассейна Кроноцкого озера; 3 – *S. m. malma*, р. Радуга (басс. р. Камчатка); 4 – *S. m. malma*, Азабачье озеро (басс. р. Камчатка); 5 – *S. albus*, р. Радуга (басс. р. Камчатка); 6 – *S. albus*, Азабачье озеро (басс. р. Камчатка); 7 – *S. m. krascheninnikovi*, р. Суходол (Приморье); 8 – *S. m. krascheninnikovi*, р. Седанка (Приморье) (из: Салменкова и др., 2009).

(Савваитова, 1989; Savvaitova, 1995). В азиатской части ареала мальму подразделяют на подвиды: северный *S. malma malma* и южный, именуемый *S. malma krascheninnikovi* Taranetz (= *S. malma curilis* (Pallas) по Шедько 2002; Савваитова и др. 2003), а на американской территории – соответственно на *S. malma malma* и *S. malma lordi* (отношения последней пары подвидов мы здесь не рассматриваем). Ареал северной мальмы в Азии включает самую восточную часть арктического побережья, Чукотский п-ов, п-ов Камчатка и северное побережье Охотского моря. По арктическому побережью Евразии на запад от Чукотки располагается северная часть азиатского ареала арктического гольца *S. alpinus*. В Северной Америке, в том числе на Аляске, *S. m. malma* обитает в симпатрии с *S. alpinus*, но в Азии подобных симпатричных популяций не описано (Benke, 1984, 1989).

В обосновании самостоятельности вида *S. malma* относительно *S. alpinus* определенная роль принадлежит работам с использованием молекулярно-генетических маркеров, начиная с аллозимов.

В нашем исследовании выборки *S. alpinus* были собраны из нескольких отдаленных друг от друга арктических популяций Азии (Политов и др., 1999; Salmenkova et al., 2000). В объединенной выборке не было дефицита гетерозигот, что свидетельствовало об отсутствии значимой генетической дифференциации между использованными выборками. Для сопоставления *S. alpinus* с *S. m. malma* выборки последней были взяты из р. Яма (северное побережье Охотского моря) и озера Аччен (п-ов Чукотка), незначительно отличавшиеся аллельными частотами отдельных аллозимных локусов. У сравниваемых *S. alpinus* и *S. m. malma* было найдено, что по локусам *EST-1**, *EST-3**, *PGM-1**, *PEPD-1** фиксированы или близки к фиксации разные аллели, а по локусу *PEPLT-1** доминируют по частоте разные аллели (Омельченко и др., 1996).

В исследованных аллопатричных популяциях *S. alpinus* и *S. malma malma* была обнаружена разная степень дивергенции дублированных локусов *GPI-B1** и *GPI-B2**: у *S. alpinus* эти локусы фиксированы по альтернативным аллелям, тогда как у *S. malma malma* они представляют собой изолюкусную пару *GPI-B1,2**, т.е. оба локуса фиксированы по одному и тому же аллелю и электрофоретически не различимы. Изолюкусы *GPI-B1,2** мономорфны в азиатских популяциях *S. m. malma* (но имеют очень редкий аллель в американских популяциях (Everett et al., 1997)), при этом высоко полиморфны в популяциях *S. m. krascheninnikovi* (Салменкова, Омельченко,

2000). *S. alpinus* и *S. m. malma* отличаются также составом гаплотипов мтДНК (Salmenkova et al., 2000; Oleinik et al., 2007).

Симпатричные популяции *S. alpinus* и *S. m. malma*, обитающие в озерных системах западной Аляски, репродуктивно изолированы, что убедительно показано с помощью анализа микросателлитных локусов (Taylor et al., 2008). Все вместе эти данные свидетельствуют о самостоятельном видовом статусе сравниваемых *S. malma* и *S. alpinus*. В то же время результаты исследования нуклеотидной последовательности участка D-loop мтДНК у этих видов позволяют говорить о возможной в историческом прошлом гибридизации между ними (Taylor et al., 2008). К предположению об исторической гибридизации между мальмой и арктическим гольцом ранее пришли и Шедько и др. (2007), также на основании секвенирования близкого участка мтДНК. В целом, невысокий уровень различий между митохондриальными геномами *S. alpinus* и *S. m. malma* указывает на их относительно недавнюю дивергенцию как самостоятельных видов (Taylor et al., 2008; Oleinik et al., 2007).

У арктического гольца *S. alpinus* также описаны симпатричные озерные формы, в той или иной степени различающиеся многочисленными морфо-экологическими признаками и трофической специализацией (Klemetsen et al., 2010). Происхождение этих форм, как и у мальмы, может быть связано или с вселением в один бассейн прежде аллопатричных популяций, или с экологической дивергенцией в условиях симпатрии. Как правило, эти формы в разной степени генетически изолированы друг от друга, что демонстрирует их различия в частотах аллелей ядерных маркеров – аллозимов или микросателлитов. Если при исследовании таких форм в нескольких географически близких, но изолированных озерах обнаруживается, что разные формы из одного озера генетически более сходны между собой, чем однотипные формы (например карлики) из разных озер, это ясно указывает на самостоятельное формирование путем адаптивной радиации в каждом из таких озер (Гордеева и др. 2010).

СЕВЕРНАЯ МАЛЬМА *S. M. MALMA* –
ГОЛЕЦ ТАРАНЦА *S. TARANETZI*,
S. M. MALMA – ГОЛЕЦ ЛЕВАНИДОВА
S. LEVANIDOV

Самостоятельный видовой статус *S. malma* демонстрируют также сравнительные исследования молекулярных маркеров в двух парах симпат-

ричных популяций *S. m. malma* – голец Таранца *S. taranetzi* и *S. m. malma* – голец Леванидова *S. levanidovi*. Сравнимые с мальмой гольцы были отловлены в местах их первоописания, соответственно в р. Яма (бассейн Охотского моря) и оз. Аччен (п-ов Чукотка, бассейн Берингова моря), где они обитают совместно с мальмой (Омельченко, Салменкова, 1998).

У гольцов *S. m. malma* и *S. taranetzi* оказались фиксированными по альтернативным аллелям локусы *PGM-1**, *EST-1**, *PEPD-1** и *PEPLT-1**; у *S. taranetzi* наблюдались два дивергировавших (фиксированных по разным аллелям) мономорфных локуса *GPI-B1** и *GPI-B2**, тогда как у *S. malma malma* присутствовала изолюкусная пара *GPI-B1,2** (Омельченко, Салменкова, 1998). Эти же симпатричные популяции различались и гаплотипами мтДНК (анализ сегмента, включающего ген *cytb*+D-loop) (Salmenkova et al., 2000). В других симпатричных популяциях этих гольцов одни авторы находили высоко значимые различия по мтДНК (анализ трех сегментов, Oleinik et al., 2007), тогда как другие авторы по другим фрагментам мтДНК значимых различий не обнаруживали (Радченко, Малярчук, 2000; Phillips et al., 1995). По-видимому, при наличии в условиях симпатрии хорошо выраженной репродуктивной изоляции между *S. m. malma* и *S. taranetzi*, о которой говорят как приведенные выше, так и другие (Картавцев и др., 1983) данные, в прошлом в отдельных локальностях между ними могла иметь место интрогрессивная гибридизация.

В симпатричных популяциях *S. m. malma* и *S. levanidovi* из р. Яма (голец Леванидова был описан как эндемик из нескольких рек бассейна Охотского моря Черешневым и др., 1989) также была выявлена репродуктивная изоляция, которая проявлялась в фиксации альтернативных аллелей в локусах *EST-1**, *GPI-A**, *SOD-1** и в различии электрофоретических спектров миогенов (Омельченко и др., 1996), которые у ряда видов в сем. Salmonidae являются видоспецифичными (Tsuyuki et al 1966; Алтухов, 1974). Эти же популяции из р. Яма различались и составом гаплотипов мтДНК (Salmenkova et al., 2000; Oleinik и др., 2007). Интересно отметить, что согласно филогенетическим реконструкциям рода *Salvelinus* на основе анализа мтДНК голец *S. levanidovi* принадлежит к более древней филогенетической линии по отношению к линии *malma-taranetzi-alpinus* (Радченко, 2005; Oleinik et al., 2007), а по совокупности всех имеющихся о нем данных, вероятно, является видом, наиболее близким к общему предку рода *Salvelinus* (Frolov, Frolova, 2004; Oleinik et al., 2007) (рис. 2).

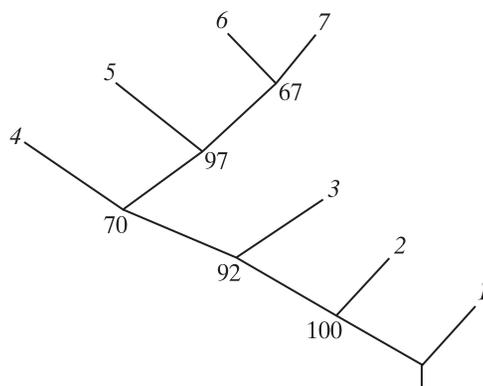


Рис. 2. Реконструкция филогенетических отношений в роде *Salvelinus*. Кладогрaмма построена с использованием метода максимальной парсимонии на основе 167 филогенетически информативных сайтов мтДНК. На ветвях – бутстрeпо-оценки в % из 1000 повторностей. 1 – *Salmo salar* в качестве аутгруппы; 2 – *Salvelinus levanidovi*; 3 – *S. leucomaenis*; 4 – *S. malma krascheninnikovi*; 5 – *S. taranetzi*; 6 – *S. alpinus*; 7 – *S. malma malma* (из: Oleinik et al., 2007).

Таким образом, выявленное на основе молекулярных маркеров наличие репродуктивной изоляции в симпатричных парах трех рассмотренных гольцов *S. m. malma*, *S. taranetzi* и *S. levanidovi* позволяет говорить, в соответствии с биологической концепцией вида, об их самостоятельном видовом статусе. Это утверждение поддерживается и их филогенетической самостоятельностью.

СЕВЕРНАЯ МАЛЬМА *S. M. MALMA* – ЮЖНАЯ МАЛЬМА *S. MALMA KRASCHEINNIKOWI*

Среди аллопатричных пар гольцов представляют интерес генетические и таксономические отношения между северной *S. m. malma* и южной *S. m. krascheninnikovi* формами мальмы, имеющими статус подвидов. Южная мальма обитает в районах, расположенных южнее ареала северной мальмы, т.е. на Сахалине, Курильских островах, по материковому побережью от Амурского залива до Северной Кореи (Черешнев и др., 2002). К настоящему времени популяционная структура южной мальмы исследована многими авторами с использованием различных маркеров ядерной ДНК (Осинов, Павлов, 1998; Салменкова и др., 2000; Омельченко и др., 2002; Шубина и др., 2008; Осинов, Гордеева, 2008; Салменкова и др., 2009; Gordeeva et al., 2010) и путем анализа мтДНК (Ginatulina et al., 2000; Олейник и др., 2002; Шедько и др., 2007; Осинов, Мюге, 2008; Олейник и др., 2010a). Обобщая результаты этих работ, отметим хорошо выраженную генетическую дифференциацию южной мальмы как на

межрегиональном, так и на внутрорегиональном или межпопуляционном уровне, а также ее генетические отличия от северной мальмы.

Благодаря таким различиям при исследовании курильских популяций мальмы с помощью анализа аллозимов в выборке с самого северного острова Курильской гряды – Шумшу (граничащего с югом Камчатки), удалось показать наличие примеси северной мальмы по “диагностическим” аллелям в локусах *GPI-B1,2** и *SOD-2**. Этот факт подтвердил мнение о том, что граница между северным и южным подвидами проходит между югом Камчатки и северными Курильскими островами (Омельченко и др., 2002). Тогда же в выборках южной мальмы была выявлена примесь гаплотипов мтДНК, свойственных северной мальме, что трактовалось как возможная интрогрессия мтДНК северной мальмы в популяции южной (Ginatulina et al., 2000; Олейник и др., 2002).

При сопоставлении наших данных по аллозимным локусам в популяциях южной мальмы и в исследовавшихся ранее популяциях северной мальмы ни по одному из локусов не было найдено фиксации альтернативных аллелей. То есть ни предпринятый ранее анализ видоспецифичных для лососевых гемоглобинов (Омельченко, 1975), ни аллозимный анализ не показали видового уровня дифференциации между северной и южной формами мальмы. Нет генетического основания и для выделения в ранг самостоятельного вида жилой мальмы Курильских островов *S. malma morpha curilus* (Pallas) по Л.С. Бергу (1948) или М.К. Глубоковскому (1995). Ни в одной из исследованных нами жилых курильских популяций, в сравнении с другими популяциями, содержащими проходную форму, мы не наблюдали фиксации альтернативных аллелей – минимально необходимого условия для пересмотра таксономического статуса популяции (Омельченко и др., 2002). Дифференцировать жилую мальму в качестве самостоятельного таксона не удалось и по краниологическим признакам (Савваитова и др., 2004).

Исследование популяций южной мальмы из рек южного Приморья по микросателлитным локусам проводилось нами одновременно с аналогичным анализом *S. m. malma* и *S. albus* для сравнения степени генетической дифференциации в паре этих предполагаемых видов и в паре номинальных подвигов *S. m. malma*-*S. m. krascheninnikovi* (Салменкова и др., 2009). Это сопоставление показало многократно большие генетические различия между подвидами мальмы по сравнению с различиями между предполагаемыми видами

S. m. malma и *S. albus*. Другое исследование микросателлитной изменчивости в более представительных группах популяций данных подвигов также продемонстрировало значительные различия между ними, сопоставимые тем не менее с межпопуляционными различиями внутри каждой из этих групп (Gordeeva et al., 2010). Авторы предполагают, что отсутствие фиксированных различий по микросателлитным локусам между северной и южной мальмой может быть связано с особенностями микросателлитной ДНК, которой свойственна очень высокая скорость мутирования и, как следствие, эффект гомоплазии, т.е. независимое образование одинаковых по размеру, но различающихся по происхождению аллелей в изолированных популяциях.

Отсутствие фиксированных различий по аллозимным маркерам между северным и южным подвидами мальмы, по-видимому, является результатом репродуктивных контактов, происходивших в прошлом в ходе формирования этих подвигов, когда их ареалы неоднократно смешались в соответствии с изменениями климата (Шедько и др., 2007).

В то же время, уровень различий между подвидами мальмы по мтДНК (при PCR-RFLP анализе примерно 47% митохондриального генома) оказался сопоставимым с межвидовыми различиями в роде *Salvelinus* (Oleinik et al., 2007). Филогенетическая реконструкция на основе данных о мтДНК, проведенная этими авторами, показывает, что отделение ветви южной мальмы от общей филогенетической линии предшествовало дальнейшему последовательному отделению ветвей гольца Таранца, арктического гольца и северной мальмы – самого молодого вида (рис. 2). Вероятно, продолжительный период эволюционной дивергенции способствовал и появлению значительных кариологических различий северной и южной мальмы. Для них характерен хиатус по диплоидному числу хромосом (у южной $2n = 82-86$, чаще 82, а у северной $2n = 76-79$, чаще 78, как и у арктического гольца), и на этом основании было высказано предположение о самостоятельном видовом статусе форм мальмы (Фролов, 2004). Одновременно эти же данные подтвердили и относительную филогенетическую близость *S. m. malma* и *S. alpinus*.

Происхождение северного и южного подвигов мальмы трактуется как результат длительной дивергенции популяций общего предка в условиях изоляции, связанной с процессами плейстоценовых оледенений (Гриценко, 1975). Современная граница между ареалами подвигов

мальмы (между югом Камчатки и северными Курильскими островами) совпадает с границей последнего четвертичного оледенения, следы которого найдены на Парамушире, но отсутствуют южнее (Корсунская, 1958). Однако симпатричные популяции северной и южной мальмы не описаны, если не считать упомянутого выше факта одновременного выявления в небольшой выборке из популяции курильского острова Шумшу аллозимных аллелей, диагностирующих особей южной и северной мальмы (Омельченко и др., 2002). Очевидно, что детальное изучение возможных в этом районе симпатричных популяций южной и северной мальмы позволило бы судить о степени их современной репродуктивной изоляции и, следовательно, о их видовом статусе на основе биологической концепции вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показывает все изложенное выше, именно использование молекулярно-генетических маркеров дало возможность судить о репродуктивной изоляции между изучаемыми симпатричными формами или видами гольцов. Согласно биологической концепции вида, репродуктивная изоляция – это необходимое условие для признания самостоятельного видового статуса изучаемой группы, формы или популяции. На основе сопоставления результатов исследования одних и тех же симпатричных групп с применением разных типов маркеров мы приходим к выводу, что в группе гольцов наиболее удобным и безусловным свидетельством репродуктивной изоляции является фиксация альтернативных аллелей по аллозимным локусам или специфическая электрофоретическая картина мономорфных (в сравниваемых группах) белков, являющихся нередко множественными, например, миогенов – водорастворимых белков мышц (Алтухов, 1993).

Микросателлитные локусы ДНК представляют собой гораздо более изменчивую часть генома, обладают очень высоким темпом мутирования и, как следствие, подвержены эффектам гомоплазии, сглаживающим межгрупповую дифференциацию. Поэтому для выявления в симпатричных популяциях фиксации альтернативных аллелей по микросателлитам может потребоваться гораздо больший объем выборок для анализа.

Митохондриальная ДНК, как ранее было показано (Billington, Hebert, 1991), гораздо длительнее, чем ядерные маркеры, сохраняет следы предкового полиморфизма или древней интрогрессии от родственного вида, что нередко встречается у

различных гольцов (Шедько и др., 2007; Олейник и др., 2010б), поэтому мтДНК не всегда отражает современные репродуктивные отношения между их популяциями. Необходимо также учитывать, что генетические контакты популяций, происходящие посредством мигрирующих самцов и сглаживающие дифференциацию по маркерам ядерной ДНК, не влияют на митохондриальные геномы этих популяций.

Для гольцов, как уже говорилось, очень характерно как симпатрическое, так и аллопатрическое образование внутривидовых форм или очень близких видов.

Аллопатрическое происхождение таких форм или видов встречается не только у гольцов, но и в других группах рыб северной Голарктики, особенно в семействах сиговых, корюшковых, колюшковых (Taylor, 1999). Поскольку этот регион подвергался неоднократным оледенениям, отдельные популяции или части одной популяции вида могли оказаться изолированными в разных рефугиях, где происходила их биологическая и генетическая дивергенция; после отступления ледника такие дивергировавшие популяции расселялись и могли вновь оказаться в условиях симпатрии и вторичного репродуктивного контакта. В один водоем могло произойти несколько разновременных вселений, и такие вселенцы могли стать прародителями современных симпатричных форм; подобная гипотеза уже упоминалась выше относительно происхождения трех форм озерных кроноцких гольцов (Викторовский, 1978). Степень репродуктивной изоляции вселенцев, естественно, определяется тем, насколько они дивергировали в период аллопатрии, насколько у них успели сформироваться предпосылки для нескрещиваемости. В зависимости от этого такие популяции, оказавшись симпатричными, могут либо гибридизировать, либо поддерживать репродуктивную изолированность, возникшую как побочный продукт предшествующей дивергенции, либо развивать репродуктивную изоляцию на основе экологической специализации в одном водоеме или одном бассейне. При этом возможно сохранение некоторых следов древней или современной интрогрессии генов, если такие контакты случались. Очевидно, происхождение близких арктическому гольцу или мальме видов-эндемиков связано с изоляцией в периоды плейстоценовых оледенений.

Симпатрическое формо(видо)образование происходит в результате адаптивной радиации, которая развивается на основе дифференциации исходной популяции в использовании ограниченных

ресурсов среды, т.е. в предпочтениях разных мест обитания и разных источников питания, разных времени и мест нереста и т.д. при теоретически возможном скрещивании таких экологических форм (Савваитова, 1989; Corrigan et al., 2011). Такая дифференциация поддерживается дивергентным отбором, особенно в условиях конкуренции за ресурсы. Часто это происходит в условиях обедненной ресурсами среды (обычно в озерах), характерной для обитания гольцов, наряду с некоторыми другими группами рыб, в суровых северных широтах (Skulason et al., 1999; Roger, Bernatchez, 2006). В результате адаптивной радиации могут возникать ограничения для свободного скрещивания, определяемые как “изоляция путем адаптации” (Nosil et al., 2009a). Развитию репродуктивной изоляции на основе возникшей адаптивной радиации способствует селективное (ассортативное) скрещивание или половой отбор, усиление дорепродуктивной изоляции путем естественного отбора против гибридных фенотипов и другие механизмы (Майр, 1968; Corrigan et al., 2011). В свою очередь различие фенотипов в использовании тех или иных условий среды приводит их к “эффективной” аллопатрии и последующей дивергенции их популяций под воздействием генетического дрейфа (Schluter, 2001).

Однако, как считает Хендри (Hendry, 2009), есть много случаев, когда дивергентный отбор и адаптивная дивергенция лишь отчасти ассоциированы с уровнем репродуктивной изоляции и необязательно приводят к видообразованию. Действительно, еще Майр (Майр, 1968) писал о том, что в природе мы сталкиваемся с ситуациями, когда процесс видообразования еще не завершен; он завершается, когда репродуктивная изоляция экотипа, морфотипа, популяции становится необратимой. Пока мы не знаем точно, как достигается такая необратимость, хотя эти вопросы активно исследуются и обсуждаются, в т.ч. и генетические механизмы разных стадий и сторон формо(видо)образования (Kondrashov, Mina, 1986; Schluter, 2001; Hendry, 2009; Nosil et al., 2009b; Via et al., 2012 и мн.др.).

Исследуются эти вопросы и с применением современных геномных технологий, например, путем анализа дифференциальной экспрессии активности генов, позволяющей выявить целый спектр конкретных генов, которые задействованы в фенотипической дивергенции симпатричных экотипов (см., например, Goetz et al., 2010). Другой пример связан с анализом соотношения участвующих в адаптации кодирующих и регуляторных участков генома у разных экотипов рыб (Jones et al., 2012). Естественно, такие

вопросы – предмет отдельного специального рассмотрения.

Стоит еще раз подчеркнуть, что современные виды и формы гольцов – относительно молодая группа в сем. Salmonidae. Их формирование происходило в условиях плейстоценовых оледенений и связанных с ними изменений климата, уровня мирового океана и географии ареалов; последние периодически смешались, сокращались или расширялись, разрывались на отдельные рефугии и вновь соединялись. Дивергенция между изолированными в рефугиях популяциями, вторичные контакты и гибридизация той или иной степени между бывшими аллопатричными популяциями, достигшими или не достигшими репродуктивной изоляции, возникновение новых форм или зарождающихся видов путем адаптивной радиации в условиях нестабильной и бедной ресурсами среды обитания в северных регионах, а также относительно непродолжительный период их дивергенции – все это типично для эволюции многих современных видов гольцов. И очевидно, в этом объективная причина трудностей и противоречий в определении их таксономического статуса.

Заключая, отметим, что поскольку Международный Кодекс Зоологической Номенклатуры “не ограничивает свободу мысли или действий в области таксономии” и “никакие рекомендации, касающиеся изменений классификации... не являются обязательными для исполнения” (Мина и др., 2006, с. 553–554), приводимые здесь результаты не претендуют на корректировку существующих представлений о систематике в данной группе рыб. Но они свидетельствуют о возможностях генетических маркеров в изучении дивергенции, репродуктивной изоляции и определенном обосновании таксономического статуса.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 10-04-00866 и Программы фундаментальных исследований РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (подпрограмма “Динамика и сохранение генофондов”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 245 с.
- Алтухов Ю.П. Популяционный и типологический аспекты проблемы вида и видообразования // Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 5–16.

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 466 с.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 106 с.
- Глубоковский М.К. *Salvelinus albus* sp. из бассейна реки Камчатки // Биология моря. 1977. № 4. С. 49–56.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
- Гордеева Н.В., Осинов А.Г., Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Самусенко В.П. // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 3. С. 293.
- Гриценко О.Ф. Систематика и происхождение сахалинских гольцов рода *Salvelinus* // Труды ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 141–160.
- Ефремов В.В. Электрофоретическая изменчивость гольцов рода *Salvelinus* (*Salmonidae*) бассейна реки Камчатка // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 94–102.
- Картавец Ю.Ф., Глубоковский М.К., Черешнев И.А. Генетическая дифференциация и изменчивость двух симпатричных видов гольцов (*Salvelinus*, *Salmonidae*) Чукотки // Генетика. 1983. Т. 19. № 4. С. 584–593.
- Корсунская Г.В. Курильская островная дуга. М.: Изд. геогр. литер., 1958. 234 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Мина М.В., Решетников Ю.С., Дгебуадзе Ю.Ю. Таксономические новшества и проблемы пользователей // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 553–557.
- Олейник А.А., Полякова Н.Е. Рестриктазный анализ митохондриального генома лососевых рыб семейства *Salmonidae* // Генетика. 1994. Т. 30. № 9. С. 1202–1214.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А., Фролов С.В., Черешнев И.А. Дивергенция митохондриальной ДНК двух подвидов мальмы *Salvelinus malma* Walbaum (*Salmonidae*, *Pisces*) // Докл. РАН. 2001. Т. 376. № 6. С. 844–846.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Дивергенция мальмы *Salvelinus malma* по данным PCR–RFLP-анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2002. Т. 38. № 10. С. 1393–1401.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Генетическая дифференция трех симпатричных видов гольцов рода *Salvelinus* по данным PCR-RFLP – анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2003. Т. 39. № 8. С. 1099–1105.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А., Крейн П.А., Венбург Д.К. Дифференциация мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2005. Т. 41. № 5. С. 626–634.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Чукова Е.И. Филогеография южной азиатской мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi*: генеалогический анализ митохондриальной ДНК // Генетика. 2010а. Т. 46. № 2. С. 226–238.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Генетическая дивергенция митохондриальной ДНК белого гольца *Salvelinus albus* и северной мальмы *Salvelinus malma malma* // Генетика. 2010б. Т. 46. № 3. С. 389–400.
- Омельченко В.Т. Применение электрофореграмм белков в систематике видов рода *Salvelinus* // Биология моря. 1975. № 4. С. 76–79.
- Омельченко В.Т., Политов Д.В., Салменкова Е.А., Малинина Т.В., Фролов С.В. Генетическая дифференциация симпатричных гольцов рода *Salvelinus* р. Яма // Генетика. 1996. Т. 32. № 11. С. 1562–1568.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Малинина Т.В., Фролов С.В. Генетическая дифференциация симпатричных популяций гольцов рода *Salvelinus* озера Аччен (Чукотский полуостров) // Генетика. 1998. Т. 34. № 3. С. 399–405.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А. Генетические различия гольцов арктической группы (*Salvelinus alpinus* L., *Salvelinus taranetzi* Kaganovsky) и тихоокеанской мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) // Генетика. 1998. Т. 34. № 11. С. 1518–1522.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Шедько С.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) Курильских островов // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1259–1269.
- Омельченко В.Т. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (*Salmonidae*, *Salmoniformes*): генетическая дивергенция популяций Северо-Востока и Дальнего Востока России // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Биолого-почв. ин-т ДВО РАН. 2005. Вып. 3. С. 492–509.
- Осинов А.Г., Павлов С.Д. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция популяций арктического гольца и мальмы (*Salvelinus alpinus* – *S. malma* complex) // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 47–61.
- Осинов А.Г. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus*-*Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 167–183.
- Осинов А.Г., Гордеева Н.В. Изменчивость микросателлитной ДНК и генетическая дифференциация жилой формы мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* Сахалина // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 6. С. 723–738.

- Осинов А.Г., Мюге Н.С. Изменчивость контрольного района митохондриальной ДНК в популяциях южной формы мальмы (*Salvelinus malma krascheninnikovi*) Сахалина // Генетика. 2008. Т. 44. № 12. С. 1668–1676.
- Павлов С.Д., Ретин М.Ю., Пивоваров Е.А. // Материалы IV науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2003. С. 257–260.
- Политов Д.В., Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Малинина Т.В. Генетическая дифференциация арктических и дальневосточных гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. 1998. Т. 34. № 1. С. 83–92.
- Радченко О.А., Малярчук Б.А. Генетическая дифференциация популяций мальмы и гольца Таранца по данным рестрикционного анализа гена цитохрома *b* // Генетика. 1999. Т. 35. № 8. С. 1104–1108.
- Радченко О.А. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: ДВО РАН ИБПС, 2005. 153 с.
- Радченко О.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Анализ изменчивости гена цитохрома *b* у симпатричных гольцов Кроноцкого озера (Камчатская область) // Генетика. 2006. Т. 42. № 2. С. 233–243.
- Решетников Ю.С., Богуцкая Н.Г., Васильева Е.Д. Список рыбообразных и рыб пресных вод России // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 36. № 6. С. 723–771.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 1989. 224 с.
- Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузицин К.В., Пичугин М.Ю. Структура и происхождение ихтиофауны Курильских островов. Особенности распространения и формообразования у рыб // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 5. С. 633–638.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Кончакова С.А., Груздева М.А. Вариации в строении черепа у гольцов (род *Salvelinus*) Камчатско-Курильской гряды и таксономический статус форм // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 3. С. 313–331.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционно-генетическая структура мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) юго-восточного Сахалина и южных Курильских островов // Генетика. 2000. Т. 36. № 8. С. 1100–1110.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А., Гордеева Н.В., Рубцова Г.А., Романов Н.С. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // Генетика. 2005. Т. 41. № 2. С. 1096–1107.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Ковалев М.Ю. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 6. С. 752–762.
- Сенчукова А.А., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкое на основе анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52. № 4. С. 489–499.
- Старобогатов Я.И. О соотношении биологической и типологической концепции вида // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 2. С. 157–165.
- Фролов С.В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 2000. 229 с.
- Фролов С.В. Кариологические различия северной мальмы *Salvelinus malma malma* и белого гольца *Salvelinus albus* из бассейна реки Камчатки // Генетика. 2001. Т. 3. № 3. С. 350–357.
- Фролов С.В. Значение изучения кариотипов для выяснения родственных отношений гольцов Камчатки // Материалы IV науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2004. С. 153–163.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б., Гудков П.К. Новый вид гольца *Salvelinus levanidovi* sp. nov. из бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29. № 5. С. 691–704.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Шедько С.В. Обзор пресноводной ихтиофауны // Раствительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 118–134.
- Шедько С.В., Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогеография митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *Salvelinus curilis* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интрогрессия генов? // Генетика. 2007. Т. 43. № 3. С. 227–239.
- Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Гриценко О.Ф. Генетическая структура гольцов рода *Salvelinus* из водоемов Курильских островов // Биохимия. 2007. Т. 72. № 12. С. 1632–1650.
- Adams C.E., Maitland P.S. Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // Ecol. Freshwater Fish. 2007. V. 16. P. 20–28.
- Behnke R.J. Organizing the diversity of the Arctic charr // Proc. Intern. Symp. Arctic charr (Eds. L. Johnson, B. Burns). Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1984. P. 3–21.
- Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. Spec. 1989. V. 1. P. 35–48.
- Billington N., Hebert P.D.H. Mitochondrial DNA in fishes and its implications for introductions // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. suppl. 1. P. 80–94.
- Carvalho G.R., Hauser L. Molecular markers and the species concept: new technique to resolve old disputes? // Rev. Fish Biol. Fisheries. 1999. V. 9. P. 379–384.

- Corrigan L.J., Lucas M.C., Winfield I.J., Hoelzel A.R. Environmental factors associated with genetic and phenotypic divergence among sympatric populations of Arctic charr *Salvelinus alpinus* // J. Evol. Biol. 2011. V. 24. P. 1906–1917.
- Everett R.I., Wilmot R.I., Kruger C.C. Population genetic structure of Dolly Varden from Beaufort sea drainages of northern Alaska and Canada // Amer. Fish. Soc. Sympos. 1997. V. 19. P. 240–249.
- Frolov S.V., Frolova V.N. Karyological differentiation of northern Dolly Varden and sympatric charrs of the genus *Salvelinus* in northeastern Russia // Environ. Biol. Fishes. 2004. V. 69. P. 441–447.
- Ginatulina L.K., Shedko S.V., Ginatulin A.A., Miroshnichenko I.L. Peculiarities of genetic differentiation of the Dolly Varden *Salvelinus malma* (*Salmonidae*) inhabiting rivers of the Far East // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk: Inst. Cyt. Gen. 2000. P. 40–41.
- Goetz F., Rosauer D., Sitar S. A genetic basis for the phenotypic differentiation between siscowet and lean lake trout (*Salvelinus namaycush*) // Mol. Ecol. 2010. V. 19. P. 176–196.
- Gordeeva N.V., Chukova E.I., Oleinik A.G. Microsatellite genetic variation of Asian populations of Dolly Varden char // Hydrobiologia. 2010. V. 650. P. 133–144.
- Hendry A. Ecological speciation! Or the lack thereof? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2009. V. 66. P. 1383–1398.
- Jones F.C., Grabbherr M.G., Chan Y.F., Russel P. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks // Nature. 2012. V. 484. P. 55–61.
- Klemetsen A. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // Freshwater Reviews. 2010. V. 3. P. 49–74.
- Klemetsen A. The most variable vertebrate on earth // 7th Intern. Charr Symposium. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, VNIRO, MSU. 2012. P. 9.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linn. Soc. 1986. V. 27. P. 201–223.
- Mayden R.L. A hierarchy of the species problem // Species: The units of biodiversity / Eds. Claridge M.F., Dawah H.F., Wilson M.R. L.: Chapman a. Hall. 1997. P. 381–424.
- Nosil P., Funk D.J., Ortiz-Barrientos D. Divergent selection and heterogeneous genomic divergence // Mol. Ecol. 2009a. V. 18. P. 375–402.
- Nosil P.N., Harmon L.J., Seehausen O. Ecological explanations for (incomplete) speciation // Trends in Ecol. Evol. 2009b. V. 24. № 3. P. 145–156.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. Divergence of the *Salvelinus* species mitochondrial DNA from northeastern Asia // Ecol. Freshwater Fish. 2007. V. 16. P. 87–98.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A. Mitochondrial DNA diversity and relationships of endemic charrs of the genus *Salvelinus* from lake Kronotskoye (Kamchatka Peninsula) // Hydrobiologia. 2010. V. 650. P. 145–159.
- Osinov A.G. The Dolly Varden (*Salvelinus malma*) of Eurasia and the charrs of the Kamchatka river basin: data from allozyme analysis // Proceedings of the eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998. ISACF Information Series. 1999. № 7. P. 173–180.
- Phillips R.B., Sajdak S.L., Domanico M.J. Relationships among charrs based on DNA sequence // Nordic. J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 378–391.
- Rogers S.M., Bernatchez L. The genetic basis of intrinsic and extrinsic post-zygotic reproductive isolation jointly promoting speciation in the lake whitefish species complex (*Coregonus clupeaformis*) // J. Evol. Biol. 19. P. 1979–1994.
- Savvaitova K.A. Pattern of diversity and processes of speciation of Arctic char // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 81–91.
- Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Kolesnikov A.A., Malinina T.V. Genetic differentiation of charrs in the Russian north and far east // J. Fish Biol. 2000. V. 57. suppl. A. P. 136–157.
- Schluter D. Ecology and the origin of species // Trends Ecol. Evol. 2001. 326 p.
- Skulason S., Snorrason S.S., Jonsson B. // Evolution of Biological Diversity (Eds. Marrugan A.E., May R.) Oxford UK: Oxford. Univ. Press, 1999. P. 70.
- Taylor E.B. Species pairs of north temperate freshwater fishes: Evolution, taxonomy, and conservation // Rev. Fish Biol. Fisheries. 1999. V. 9. P. 299–324.
- Taylor E.B., Lewery E., Lilliestrale A., Elz A., Quinn T.P. 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. 2008. V. 21. P. 1609–1625.
- Tsuyuki H., Uthe J.F., Roberts E., Clarke L.W. Comparative electrophoregrams of *Coregonus clupeaformis*, *Salvelinus namaycush*, *S. alpinus*, *S. malma* and *S. fontinalis* // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1966. V. 24. № 2. P. 299–304.
- Turner G.F. What is fish species? // Rev. Fish Biol. Fisheries. 1999. V. 9. P. 281–297.
- Via S., Conte G., Mason-Foley C., Mills K. Localizing F_{ST} outliers on a QTL map reveals evidence for large genomic regions of reduced gene exchange during speciation-with-gene-flow // Mol. Ecol. 2012. V. 21. P. 5546–5560.

Genetic Divergence and Taxonomic Status of Chars of the Genus *Salvelinus*

E. A. Salmenkova¹, V. T. Omel'chenko²

¹Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, Russia

Chars of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) are characterized by the high phenotypic diversity within a lake or river basin, which creates significant difficulties for the determination of the taxonomic (species) status of their forms and populations. This situation is compounded by the lack of generally accepted species concept. Reasoning from the dominant biological species concept, the revealing of the reproductive isolation of such forms or populations in sympatry provides a good basis for establishing the species status. The use of molecular genetic markers is a key approach to determining the degree of reproductive isolation and genetic divergence of populations. The paper compares and summarizes the authors' and literature data on several char species in the Russian Far East and North-East in connection with the controversial issues of their species status. Using various molecular genetic markers, the validity of species status of white char (*S. albus*) as compared to the sympatric northern Dolly Varden (*S. malma malma*) was analyzed. The absence of the complete reproductive isolation between these chars allowed considering *S. albus* as a form of *S. m. malma*, but not a separate species. In the *S. m. malma* – *S. taranetzi* and *S. m. malma* – *S. levanidovi* pairs, the genetically well defined reproductive isolation, which confirmed their presumed status of separate species, was determined. The character of genetic differences according to allozyme markers in Asian allopatric populations of *S. m. malma* and arctic char *S. alpinus* and the evidence of reproductive isolation by microsatellite loci in sympatric Alaskan char populations corresponded to their status of separate species. The analysis of mitochondrial genomes suggests their relatively recent divergence and the possibility of hybridization between these species during their evolution. The significant genetic differences, including karyological ones between allopatric forms of northern and southern *S. m. malma* correspond to the level of the species differentiation. However, the degree of their reproductive isolation in sympatry remains unknown. The data on mtDNA allow suggesting hybridization between these forms of *S. m. malma* in the evolutionary past. The possibilities of different molecular markers to identify the contemporary and historical reproductive isolation, as well as the evolution of contemporary char species and forms that complicate the determination of their taxonomic status are discussed.