

УДК 597.553.2.575.17

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АРКТИЧЕСКИХ ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX ЗАБАЙКАЛЬЯ, ВЫЯВЛЕННАЯ ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ МАРКЁРАМ

© 2010 г. Н. В. Гордеева*, А. Г. Осинов**, С. С. Алексеев***,
А. Н. Матвеев****, В. П. Самусенок****

* Институт общей генетики РАН – ИОГЕН, Москва

** Московский государственный университет

*** Институт биологии развития РАН – ИБР, Москва

**** Иркутский государственный университет

**** E-mail: alekseyev@mail.ru

Поступила в редакцию 23.11.2009 г.

Исследована изменчивость 8 микросателлитных локусов у арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex из 5 горных озёр Забайкалья. Выборки из трех озёр включали две симпатрические формы (карликовую и мелкую), различающиеся по трофической специализации, морфологии и параметрам жизненного цикла. Показано, что симпатрические формы генетически более близки друг к другу, чем к гольцам из других озёр, что может рассматриваться как свидетельство их независимого возникновения внутри каждого из этих водоёмов в результате симпатрического формообразования. В каждом из исследованных озёр симпатрические формы имеют в разной степени обособленные генофонды (оценки F_{ST} варьируют от 0.030 до 0.184, ρ_{ST} – от 0.119 до 0.359). Иерархический анализ дисперсии частот аллелей (AMOVA) у арктического гольца из бассейнов Байкала, Витима и Олекмы показал, что 19.5% межпопуляционной изменчивости распределены между популяциями трех бассейнов и 19.5% – между популяциями внутри бассейнов. При анализе AMOVA, учитывающем различия между симпатрическими формами в трех озёрах, на долю последних приходится 7.1% общей изменчивости.

Ключевые слова: арктический голец, симпатрические формы, микросателлиты, генетическое разнообразие, изоляция, миграция

Арктические гольцы *Salvelinus alpinus* complex отличаются широкой экологической пластичностью и высокой скоростью морфологической эволюции; происхождение и эволюция их современных популяций тесно связаны с историей позднечетвертичных оледенений. Поэтому они представляют собой интересный объект для исследований механизмов быстрой адаптивной дивергенции и формирования биоразнообразия (Taylor, McPhail, 1999, 2000). Гольцы населяют обширный циркумполярный ареал вдоль арктических побережий и высокогорные области в глубине материка. Озёрные популяции гольцов представлены двумя или более симпатрическими формами, различающимися по размерам и окраске тела, скорости роста и полового созревания, возрастной структуре, внешней морфологии и меристическим признакам, срокам нереста и характеру нерестилищ, спектрам питания и занимаемым биотопам, поведению (Johnson, 1980; Hindar, Jonsson, 1982; Behnke, 1984; Sandlund et al., 1992; Adams et al., 1998; Gislason et al., 1999; Klemetsen et al., 2003; Telnes, Saegrov, 2004). Оцен-

ки генетических различий между симпатрическими формами широко варьируют в разных работах (Hindar et al., 1986; Magnusson, Ferguson, 1987; Danzmann et al., 1991; Hartley et al., 1992, 1995; Осинов и др., 1996; Volpe, Ferguson, 1996; Gislason et al., 1999; Jonsson, Jonsson, 2001; Осинов, 2002; Wilson et al., 2004). Обычно внутриозёрные группировки гольцов рассматривают как результат симпатрического формообразования (Ferguson, 1981; Klemetsen et al., 1985, 2003; Hindar et al., 1986; Riget et al., 1986; Magnusson, Ferguson, 1987; Савваитова, 1989, 1991; Danzmann et al., 1991; Savvaitova, 1991, 1995; Sandlund et al., 1992; Hindar, Jonsson, 1993; Осинов и др., 1996; Gislason et al., 1999; Jonsson, Jonsson, 2001; Осинов, 2002), но в отдельных случаях (Hartley et al., 1992, 1995; Wilson et al., 2004) показана возможность вторичного контакта форм, происходящих из разных аллопатрических популяций.

В Забайкалье арктический голец обитает в небольших олиготрофных озёрах с бедной ихтиофауной, связанных с верховьями крупных притоков р. Лена – Олекмы, Витима и Чаи, а также в бас-

сейне Байкала (Берг, 1948; Карасев, 1987; Алексеев и др., 1999). Между популяциями разных озёр наблюдаются значительные морфологические различия, позволяющие считать Забайкалье одним из важных центров разнообразия гольцов (Алексеев и др., 2000б). В большинстве исследованных забайкальских озёр найдены 2 или 3 симпатрические формы (экотипа): крупная, мелкая и карликовая (Савваитова и др., 1981; Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 2000а; Alekseyev et al., 2002; Самусенок и др., 2006). В водоёме они осваивают разные биотопы: крупная форма занимает нишу хищника, а мелкая и карликовая — планктофага или бентофага в разных сочетаниях, причём карликовая форма тяготеет к глубоководной зоне, а мелкая и крупная — к литоральной (Самусенок, 2000; Alekseyev et al., 2002). Степень морфологической дивергенции симпатрических форм варьирует между озёрами: от различий лишь по пропорциям тела, связанным с разницей в размерах и аллометрическим ростом, до высокой степени обособленности по меристическим признакам и длине жаберных тычинок (Алексеев и др., 1997, 2000б; Алексеев, Пичугин, 1998; Alekseyev et al., 1999, 2002). По данным морфоэкологического анализа, наиболее вероятным механизмом происхождения внутриозёрных форм гольцов в Забайкалье признаётся адаптивная радиация на основе симпатрического формообразования (Савваитова и др., 1981; Alekseyev et al., 1999, 2002; Алексеев и др., 2000а, 2000б), однако в связи с параллельной изменчивостью морфологических признаков морфологические методы недостаточны для разграничения симпатрического формообразования и множественных инвазий.

Ранее генетические исследования гольцов Забайкалья включали анализы кариотипов (Алексеев и др., 1997), аллозимов (Осинов и др., 1996; Осинов, 2002), последовательности контрольного района митохондриальной ДНК (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009). Цитологическое изучение двух форм гольцов в одном из озёр (Большой Намаракит) продемонстрировало различия их кариотипов (Алексеев и др., 1997). Анализ аллозимной изменчивости у гольцов из 5 озёр (Осинов и др., 1996; Осинов, 2002) выявил у них, как и у гольцов Таймыра, низкий уровень аллозимной изменчивости (например, у карликовой и мелкой форм из оз. Даватчан все изученные локусы мноморфны и несут общие для обеих форм аллели). Уровень генетической дифференциации между большинством изученных симпатрических и аллопатрических популяций гольцов низкий. Наиболее генетически обособлена популяция оз. Гольцовое, в которой близок к фиксации уникальный аллель в локусе *GPI-VI**, не выявленный ни в других популяциях Забайкалья, ни на других участках ареала арктического гольца. На основа-

нии анализа нуклеотидной последовательности фрагмента контрольного района мтДНК в 3 популяциях Забайкалья (озёра Большое Леприндо, Гольцовое и Фролиха) гаплотипы гольцов Забайкалья и Таймыра были выделены в сибирскую филогеографическую группу (Brunner et al., 2001). По результатам анализа 29 популяций Забайкалья и ряда популяций гольца из других районов Сибири, часть гаплотипов из сибирской (sensu Brunner et al., 2001) группы выделены в евросибирскую подгруппу евразийской группы; гаплотипы гольцов Забайкалья отнесены к восточносибирской подгруппе; получены также свидетельства в пользу симпатрического происхождения форм в ряде озёр (Alekseyev et al., 2009).

Микросателлиты зарекомендовали себя как полезный инструмент для выяснения филогенетических взаимоотношений между близкородственными популяциями и видами (Takezaki, Nei, 1996), в том числе и у гольцов (Gislason et al., 1999; Wilson et al., 2004). Недавно в одном из озёр Забайкалья (Светлинское) между двумя морфологически слабо различающимися формами гольцов были выявлены достоверные различия по частотам аллелей микросателлитных локусов (Самусенок и др., 2006).

В задачи нашей работы, продолжающей эти исследования, входил анализ изменчивости микросателлитов в 5 популяциях гольцов Забайкалья для выяснения степени различий, репродуктивных взаимоотношений и происхождения симпатрических форм, а также родственных отношений аллопатрических группировок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Географическая локализация 5 обследованных озёр показана на рис. 1, а их характеристика и численность выборок разных форм гольцов приведены в табл. 1. Материал собран в ходе экспедиций в 1995–2004 гг. и объединён в 8 выборок, каждая из которых соответствует одной форме из одного озера. Исследованные озёра удалены друг от друга на значительные расстояния, препятствующие миграции, за исключением озёр Большое Леприндо и Гольцовое, соединённых друг с другом коротким (3 км) ручьём, непроходимым для гольцов (М.Ю. Пичугин, личное сообщение).

ДНК выделяли из фиксированных 96%-ным этанолом тканей (мышц или плавников) стандартным методом (Sambrook et al., 1989). Амплифицировали 8 микросателлитных локусов, из которых 3 — *Smm10*, *Smm22* и *Smm24* (Crane et al., 2004) — включают тетра-нуклеотидные повторы, 5 — *Smm3*, *Smm17*, *Smm21* (Crane et al., 2004), *Sco19* (Taylor et al., 2001) и *SSOSL456* (Slettan et al., 1997) — динуклеотидные повторы. Условия полимеразной цепной реакции (ПЦР) и электрофоретического разделения аллелей описаны в работе Са-

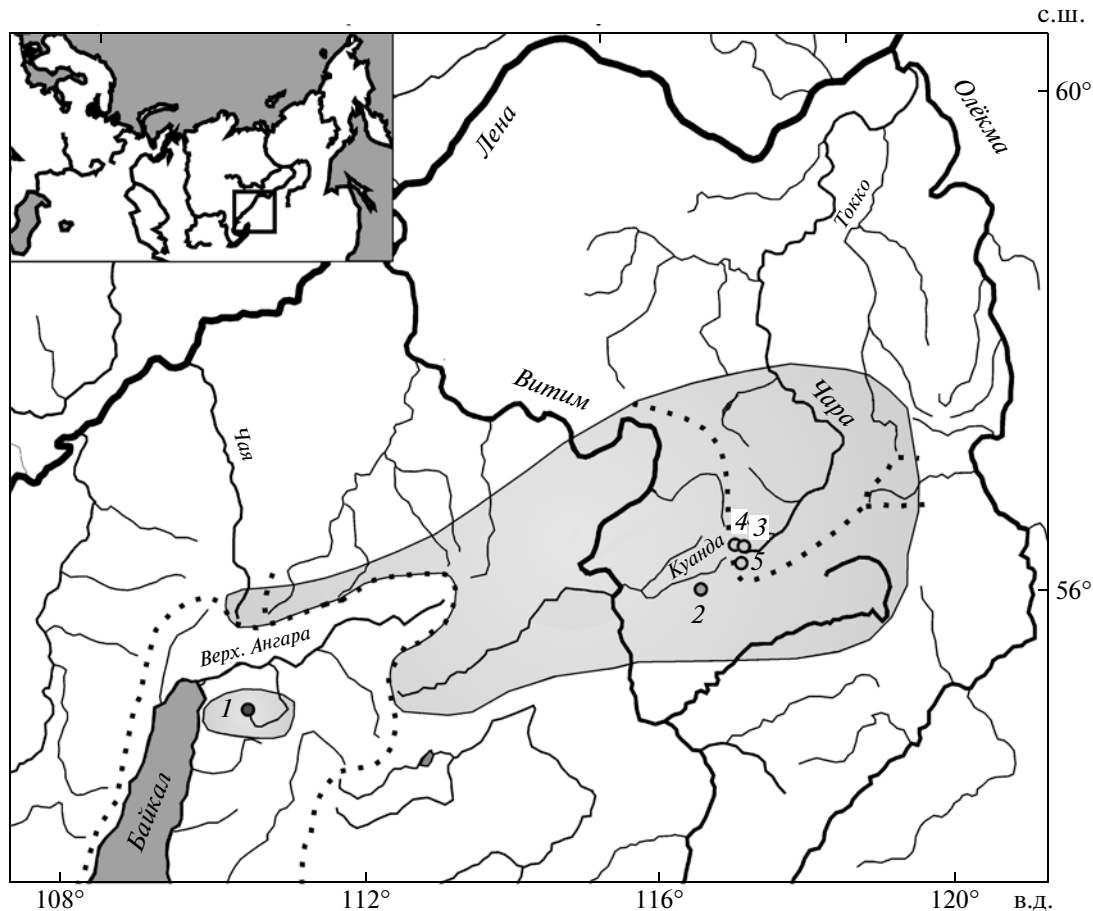


Рис. 1. Географическая локализация исследованных популяций. Серым цветом выделен ареал арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в Забайкалье, пунктиром обозначены линии водоразделов между р. Лена и оз. Байкал и между притоками Лены. Цифрами указаны озёра: 1 – Светлинское, 2 – Большой Намаракит, 3 – Большое Леприндо, 4 – Гольцовое, 5 – Даватчан.

мусенка с соавторами (2006). Генетическую изменчивость в выборках оценивали величинами аллельного разнообразия \hat{A} (среднего числа аллелей на локус, скорректированного по минимальному размеру выборки), наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, а также генного разнообразия H_S (Nei, 1987), которые рассчитывались с помощью программы FSTAT, версия 2.9.3.2 (Goudet, 2001). Скорректированные для минимального размера выборки оценки разнообразия уникальных аллелей отдельно для форм и для озёр получены с помощью программы HP-RARE 1.0 (Kalinowski, 2005). Графическую интерпретацию изменчивости частот некоторых аллелей в выборках проводили с помощью программы EXCEL MS.

Тесты на соответствие генотипических распределений равновесию Харди–Вайнберга (ХВ) в каждом локусе и в каждой выборке (несколько опций), а также проверку неравновесия по сцеплению во всех возможных парных комбинациях локусов выполняли в программе GENEPOP, вер-

сия 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Уровень статистической значимости для множественных тестов корректировали с помощью процедуры Бонферрони (Вейр, 1995). Оценки межпопуляционной дифференциации аллельных частот – индексы фиксации F_{ST} , или θ_{ST} (Weir, Cockerham, 1984), и аналогичные оценки, основанные на варiances длины аллелей ρ_{ST} (Rousset, 1996), рассчитывали с помощью программы GENEPOP. Иерархическое подразделение генетического разнообразия выполнено с помощью анализа “локус-за-локусом” молекулярной вариации (AMOVA) (Excoffier et al., 1992) в программе ARLEQUIN 3.1 (Excoffier et al., 2005).

Тест на наличие популяционной структуры (подразделённости на генетически изолированные группировки) внутри каждого озера, где обитают симпатрические формы, а также для сообщающихся озёр Гольцовое и Б. Леприндо проводили в программе STRUCTURE, версия 2.1 (Pritchard et al., 2000). Для этого выполняли Байесову кластеризацию объединённых выборок сим-

Таблица 1. Характеристика района сбора материала и объем исследованных выборок арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья

Озеро (бассейн)	Координаты		Дли- на, км	Шири- на, км	Максимальная глубина, м	Высота над уровнем моря, м	Год	Число рыб, экз.		Всего
	с. ш.	в. д.						карлики	мелкие	
Светлинское (Верхняя Ангара, Байкал)	55°38'	110°31'	1.7	0.6	30–35	1766	2004	37	30	67
Большой Намаракит (Куанда, Витим)	56°14.5'	116°57.5'	7	4	35	970 ± 10	1995	28	38	66
							2003	29	12	41
Большое Леприндо (Чара, Олёкма)	56°37'	117°31'	11.5	2.8	64.5	984	1996	21	–	21
							2001	21	–	21
							2005	24	–	24
Гольцовое (Б. Леприндо, Чара, Олёкма)	56°36.5'	117°25'	0.4	0.4	25	1100 ± 20	1995	24	–	24
							1996	38	–	38
Даватчан (Чара, Олёкма)	56°27'	117°33'	4.4	1.4	46	1101	2001	24	39	63
							2005	43	40	83
Всего										448

патрических форм (admixture model) при заданном числе кластеров ($K = 1-3$). Наиболее вероятным считали число кластеров, для которого программа рассчитала наибольшее среднее значение вероятности лог-правдоподобия $\log[P(X/K)]$, где X – генотип взятого индивидуума, P – доверительная вероятность. Оценки генетически эффективного потока мигрантов между симпатрическими популяциями ($N_e m$) вычисляли несколькими способами: 1 – из оценок дифференциации $F_{ST}(\theta_{ST})$ по формуле для островной модели популяции (при равновесии дрейф-миграция) $N_e m = (1 - \theta) / 4\theta$ (Wright, 1931); 2 – на основе частот уникальных аллелей (Slatkin, 1985) с последующей корректировкой для данного размера выборки (Barton, Slatkin, 1986) в программе GENEPOP; 3 – на основе теории коалесценции с использованием цепей MCMC (Monte-Carlo Markov Chain) в программе MIGRATE, версия 2.1.3 (Beerli, 2003). В последнем случае анализ мультилокусных генотипических данных проводили методом максимального правдоподобия с начальной оценкой параметров ($\Theta = 4N_e \mu$, $M = m/\mu$, где μ , N_e и m – соответственно скорость мутирования, эффективный размер популяции и коэффициент миграции) из величины F_{ST} . Полученные оценки использовали в качестве стартовых для второго цикла итераций, чтобы получить как можно более точные оценки $N_e m$. Кроме этого, с помощью программы GeneClass 2 (Piry et al., 2004) с использованием метода Раннала и Маунтэйна (Rannala, Mountain, 1997) и симуляционного

алгоритма (Paetkau et al., 2004) для каждой пары симпатрических популяций рассчитали число мигрантов (F_0), и на их основе, с учётом рекомендаций Петка с соавторами (Paetkau et al., 2004), получены оценки $N_e m$.

Использовали два способа оценки генетических дистанций. В первом по частотам аллелей рассчитывали хорд-дистанции (D_{CE}), позволяющие получать наиболее корректную топологию филогенетических деревьев при преобладающем влиянии генетического дрейфа и в условиях любой мутационной модели (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Takezaki, Nei, 1996). Другая оценка генетических расстояний предполагает более адекватную для микросателлитов ступенчатую модель мутационного процесса (SMM) (Ohta, Kimura, 1973) и представляет собой среднелокусную сумму квадратов разностей средних длин аллелей каждого локуса между популяциями $(\sigma\mu)^2$ (Goldstein et al., 1995). Эта оценка изменений в средних размерах микросателлитного локуса, теоретически линейно увеличивающихся во времени, не зависит от размера популяции (в равновесных условиях) (Takezaki, Nei, 1996). Статистическое моделирование показало её преимущество перед другими методами для приближённой оценки истинных длин ветвей.

Оценки D_{CE} и $(\sigma\mu)^2$ дистанций рассчитаны с помощью программы MSA 4.05 (Dieringer, Schlotterer, 2003); на их основании построены NJ деревья в программе PHYLIP 3.6 (Felsenstein, 2004). Устойчивость топологии проверяли с помощью

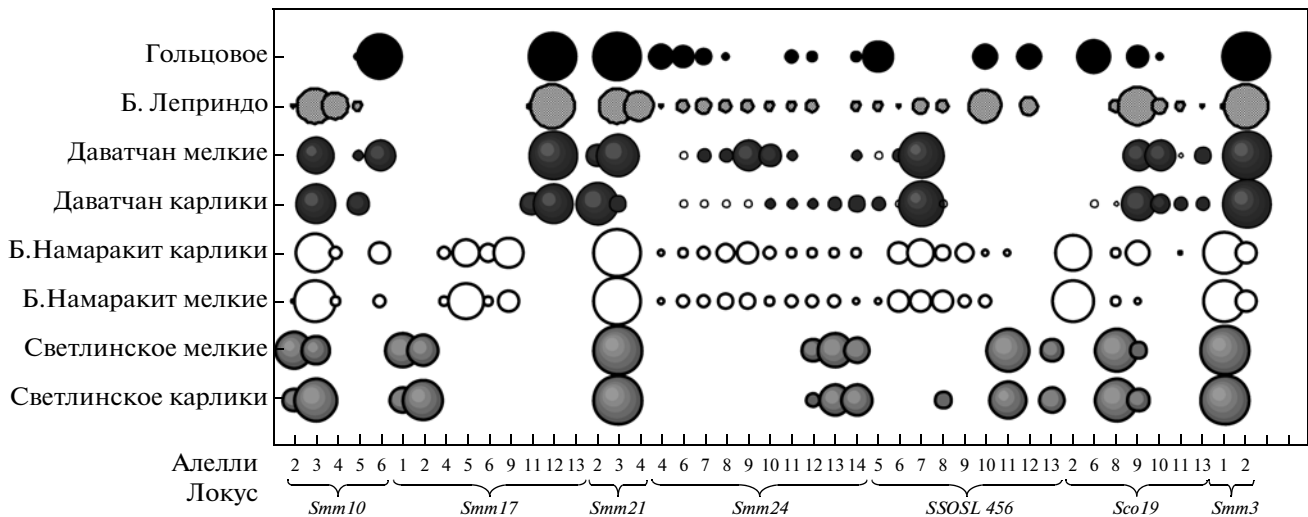


Рис. 2. Частоты некоторых аллелей микросателлитных локусов в исследованных популяциях гольцов *Salvelinus alpinus* complex. Площадь кружков пропорциональна частоте аллеля. Номера соответствуют следующим аллелям: *Smm10*: 148, 152, 156, 160, 164; *Smm17*: 101, 103, 113, 115, 117, 125, 129, 131; *Smm21*: 107, 109, 111; *Smm24*: 176, 180, 184, 188, 192, 196, 200, 204, 208, 212, 216; *SSOSL456*: 186, 188, 190, 192, 194, 196, 198, 200, 202; *Sco19*: 170, 178, 182, 184, 186, 188, 190; *Smm3*: 114, 122.

бутстрэп анализа (1000 псевдореплик); консенсусное дерево получено с помощью программы CONSENCE из пакета PHYLIP; для графического представления деревьев использовали программу TREEVIEW (Page, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проверка соответствия генотипических распределений равновесию Харди–Вайнберга выявила 5 статистически значимых отклонений, связанных с дефицитом гетерозигот, в двух выборках – мелких гольцов из оз. Даватчан и карликов оз. Гольцовое (табл. 2). Общий тест РХВ выявил существенный дефицит гетерозигот у мелких гольцов из оз. Даватчан. Статистически значимых случаев неравновесия по сцеплению ни в одной популяции не обнаружено (после коррекции для 147 тестов $\alpha_{0.05} = 0.0003$), так же как и в любой парной комбинации локусов в общем тесте. Показатели генетической изменчивости – разнообразия аллелей и генного разнообразия (H_s) – широко варьируют между отдельными локусами и между выборками. Между оценками генного разнообразия и индексами фиксации (F_{ST}), рассчитанными по каждому из 8 микросателлитных локусов, наблюдается достоверная обратная зависимость (показатель корреляции рангов Спирмена $r_s = -0.93, p < 0.01$). В двух исследованных озёрах выборки разных лет значимо ($p < 0.001$) различались по частотам аллелей в одном локусе: в оз. Б. Леприндо – между выборкой 1996 г. и остальными двумя по локусу *Smm10*, в оз. Даватчан – по локусу *Smm21*.

Как можно видеть на рис. 2, где в графической интерпретации представлены частоты наиболее информативных аллелей (37% от общего числа), выборки совместно обитающих форм (озёра Светлинское, Б. Намаракит, Даватчан) имеют общие уникальные для данного озера аллели и более сходны между собой, чем с соответствующими формами из других озёр. Анализ скорректированных оценок разнообразия уникальных аллелей показывает, что популяции озёр в целом обладают бóльшим их количеством в сравнении с симпатрическими формами в отдельности (табл. 2), то есть последние имеют менее давнюю историю или связаны генным обменом. При этом наибольшее число уникальных аллелей имеют гольцы оз. Б. Намаракит (бассейн р. Витим).

В то же время симпатрические формы гольцов существенно различаются по аллельным и генотипическим частотам (после коррекции для множественных тестов, табл. 3). Все значения θ_{ST} между симпатрическими формами статистически значимы ($p < 0.001$) и варьируют от 0.030 в оз. Б. Намаракит до 0.184 в оз. Даватчан.

Популяционные деревья (рис. 3), построенные по хорд-дистанциям D_{CE} и по $(\sigma\mu)^2$ дистанциям, имеют сходную топологию и высокую бутстрэп-поддержку основных кластеров. Кластер, объединяющий выборки из озёр Б. Леприндо, Даватчан и Гольцовое из верховьев Чары (бассейн Олёкмы), имеет на двух деревьях бутстрэп-поддержку соответственно 73% и 96%. Выборки из оз. Б. Намаракит (бассейн Витима) вместе с выборками из бассейна Олёкмы образуют устойчивый кластер (бутстрэп-поддержка 100%), объединяющий все

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия в выборках арктических голецов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья

Форма	Оценка	Микросателлитный локус										Среднее по всем локусам		Разнообразие уникальных аллелей ¹ , аллелей/локус	
		Smm10	Smm17	Smm21	Smm22	Smm24	SSoSL	Sco19	Smm3	A/A	H _S	форма	озеро		
Карлики	A/A	2/2	2/2	1	29/25	5/5	4/3,6	2/2	2/2	1	5.8/5.2	0.410	0.4	0.9	
	H _O	0.389	0.297		0.912	0.694	0.568	0.243							
	H _F	0.350	0.388		0.966	0.680	0.570	0.328							
	MR	10	15	13	40	31	34	41							
Мелкие	A/A	2/2	2/2	1	19/19	3/3	2/2	2/2	2/2	1	4.0/4.0	0.390	0	0.9	
	H _O	0.448	0.400		0.917	0.571	0.321	0.207							
	H _F	0.470	0.508		0.952	0.627	0.321	0.242							
	MR	9	15	13	32	30	34	41							
Карлики	A/A	3/3	6/5.4	1	20/16.2	Оз. Светлинское	Оз. Большой Намаракит	7/5.7	7/5.7	2/2	7.9/6.8	0.588	0.1	1.6	
	H _O	0.426	0.628		0.885	17/14.7	7/6.6	0.521							
	H _F	0.468	0.715		0.935	0.904	0.708	0.556							
	MR	11	23	13	32	27	30	37							
Мелкие	A/A	4/3.5	7/6.4	1	27/20.1	18/15.8	10/8.9	6/4.8	6/4.8	2/2	9.4/7.8	0.529	0.6	1.6	
	H _O	0.240	0.580		0.978	0.980	0.812	0.280							
	H _F	0.270	0.605		0.939	0.932	0.839	0.290							
	MR	10	22	13	36	27	30	36							
Карлики	A/A	5/3.9	3/2.2	2/2	32/23.1	Оз. Большое Лединдо	8/6.5	7/5.4	7/5.4	2/1.8	10.1/7.8	0.526	0.5	0.8	
	H _O	0.318	0.078		0.917	22/17.4	0.578	0.542							
	H _F	0.540	0.076		0.960	0.940	0.646	0.504							
	MR	11	29	13	31	28	33	42							
Карлики	A/A	3/2	1	1	26/21.3	Оз. Гольцовое	3/3	7/6.2	7/6.2	1	7.0/5.9	0.396	0.3	0.5	
	H _O	0.049			0.959	14/11.7	0.410	0.630							
	H _F	0.049			0.955	0.863	0.659**	0.640							
	MR	13	29	13	32	24	31	40							
Карлики	A/A	5/4.4	5/3.6	2/2	19/16.1	Оз. Давагчан	4/3.4	9/7.5	9/7.5	1	8.1/6.4	0.498	0.7	0.8	
	H _O	0.451	0.370		0.862	20/17.3	0.189	0.549							
	H _F	0.469	0.397		0.936	0.942	0.189	0.702							
	MR	11	29	12	29	32	30	42							
Мелкие	A/A	3/2.9	1	3/2.3	20/16	13/10.2	4/3.2	5/4.4	5/4.4	1	6.3/5.1	0.430	0.2	0.8	
	H _O	0.421			0.655	0.746	0.059	0.643							
	H _F	0.525			0.921***	0.779	0.217***	0.625							
	MR	11	29	13	27	27	30	43							
Карлики	A/A	7	14	4	41	26	14	13	13	2				0.8	
	H _O	0.356	0.294		0.885	0.828	0.456	0.452							
	H _F	0.394	0.336		0.946	0.833	0.528	0.486							
	F _{ST}	0.390	0.576		0.016	0.094	0.400	0.413							

Примечание. A/A – наблюдаемое число аллелей/скорректированное число аллелей для минимального размера выборки (n = 24 – мелкие голцы оз. Светлинское, локус Smm22), H_O, H_F – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, MR – среднее число tandemных повторов в микросателлитном локусе, H_S – генное разнообразие, A_T – общее число аллелей в локусе. * – все оценки скорректированы для минимального размера выборки n = 24. Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга (с поправкой для множественных тестов) достоверны при p: * – <0.05, ** – <0.01, *** – <0.001.

Таблица 3. Параметры популяционной структуры арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex из озёр Забайкалья

Популяции	θ_{ST}	ρ_{ST}	Генные/генотипические различия*	$N_e m$			
				1	2	3	4
Светлинское	0.089	0.359	1/1	2.2	2.6	2.4	4
карлики → мелкие							
мелкие → карлики	0.030	0.119	1/0	6.0	8.1	1.8	5
Большой Намаракит							
карлики → мелкие	0.274	0.140	5/5	0.6	0.7	4.2	6
мелкие → карлики							
Большое Леприндо	0.184	0.311	6/5	1.1	1.1	3.4	3
Гольцовое							
Даватчан	0.184	0.311	6/5	1.1	1.1	4.2	0
карлики → мелкие							
мелкие → карлики						0.9	0
						2.6	1
						1.8	1

Примечание. * – указано число локусов со значимыми ($p < 0.05$, уровень значимости скорректирован для множественных тестов) различиями в частотах аллелей/генотипов. Эффективная величина миграции ($N_e m$, особей на поколение): 1 – согласно Barton, Slatkin (1986), программа GENEPOP; 2 – согласно Wright (1931); 3 – Beerli, Felsenstein (2001), программа MIGRATE (оценки потока генов из популяции указанной формы); 4 – оценки, полученные в программе GENECLASS2.

выборки из бассейна Лены. Обособленные положение занимают выборки из оз. Светлинское (бассейн Байкала). Симпатрические формы из каждого озера кластеризуются друг с другом, за исключением двух форм гольца из оз. Б. Намаракит на дереве, построенном по $(\sigma)^2$ дистанциям.

Анализ молекулярной вариации (табл. 4) показывает, что 61% всей изменчивости сосредоточено внутри выборки. Генетические различия между популяциями гольцов трёх крупных бассейнов сопоставимы с различиями между популяциями из озёр внутри этих бассейнов. На долю различий между симпатрическими формами внутри 3 озёр приходится только около 7% наблюдаемой изменчивости, хотя эти различия достоверны ($p < 0.001$). На различия между темпоральными выборками приходится около 2% изменчивости, и эти различия также достоверны.

Кластеризация особей без априорной информации об их принадлежности к форме (популяции), проведённая с помощью Байесова алгоритма внутри каждого озера, продемонстрировала хорошее разделение форм в оз. Даватчан и гольцов из соседних озёр Гольцовое и Б. Леприндо, с наиболее правдоподобным в каждом случае числом кластеров (K) 2 (рис. 3). В то же время в объединённых выборках из озёр Светлинское и Б. Намаракит было показано отсутствие какой-либо структуры, то есть наиболее вероятным оказалось значение $K = 1$, и симпатрические формы не разделялись соответственно их морфологическому определению.

Оценки генной миграции между симпатрическими формами, вычисленные разными способа-

ми, в большинстве случаев довольно схожи между собой. Наиболее сильно различаются оценки, полученные с помощью программы MIGRATE и другими методами, для озёр Б. Леприндо и Гольцовое (табл. 3). Наиболее высокий уровень генного обмена выявлен у гольцов из озёр Б. Намаракит и Светлинское. Поток генов между симпатрическими формами в некоторых озёрах, согласно приведенным оценкам, несимметричен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённый анализ выявил высокую изменчивость у гольцов Забайкалья в микросателлитных локусах, что контрастирует с результатами, полученными ранее при анализе аллозимной изменчивости. Анализ 35 аллозимных локусов у гольцов аллопатрических и симпатрических популяций из 6 озёр Забайкалья (Фролиха, Б. Намаракит, Леприндокан, Б. Леприндо, Гольцовое и Даватчан) выявил только 7 диаллельных локусов, в которых хотя бы в одной из популяций был найден полиморфизм (Осинов, 2002). Оценки средней гетерозиготности (H_S), рассчитанные по 7 полиморфным аллозимным локусам, варьировали от 0.000 до 0.083 (среднее значение 0.037). В то же время, оценки средней гетерозиготности, полученные по 8 микросателлитным локусам, которые были использованы в данной работе, значительно выше (от 0.390 до 0.588, среднее 0.471). Число аллелей, выявленных в этих локусах, варьировало от 2 (локус *Smm3*) до 41 (локус *Smm21*). Между оценками генного разнообразия и оценками индекса фиксации (F_{ST}), рассчитанными по

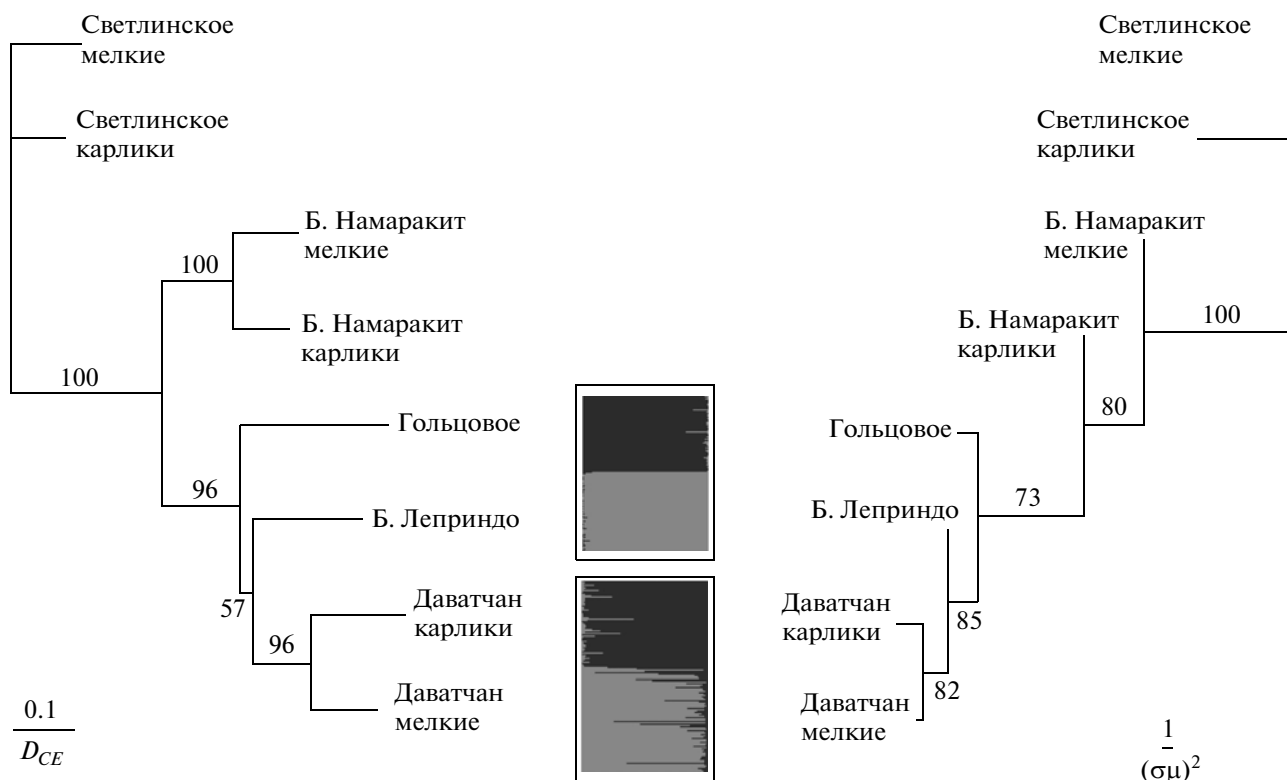


Рис. 3. Бескорневые NJ деревья для исследованных популяций гольцов *Salvelinus alpinus* complex, построенные по хорд-дистанциям (слева) и $(\sigma)^2$ дистанциям (справа). На ветвях указаны индексы бутстрэпа (в процентах от 1000 деревьев). В центре приведены результаты поиска наиболее правдоподобной структуры в объединённых выборках симпатрических форм из оз. Даватчан (внизу, $K = 2$) и гольцов из соседних озёр Гольцовое и Б. Леприндо (вверху, $K = 2$) с использованием Байесова анализа без априорных данных о популяционной принадлежности особей (admixture model, программа Structure). Результаты для озёр Светлинское ($K = 1$) и Большой Намаракит ($K = 1$) не приведены.

каждому из 8 микросателлитных локусов, отмечена достоверная отрицательная корреляция.

Иерархический анализ варiances аллельных частот (AMOVA) выявил высокий уровень генетической дифференциации популяций из трёх речных бассейнов ($F_{ST} = 0.390$), причём из 39% общей изменчивости, распределённой между популяциями, ровно половина приходится на различия между тремя бассейнами и половина – на различия между популяциями внутри бассейнов. На филогенетических деревьях взаимное положение разных аллопатрических популяций находится в хорошем соответствии с их географической удалённостью друг от друга: надёжно выделяются кластеры, объединяющие популяции (формы) из бассейнов Байкала и Лены, а внутри последнего – из бассейнов Витима и Олёкмы. Скорее всего, топология деревьев отражает особенности заселения и генетических контактов между изученными популяциями в послеледниковое время. Отметим, что согласно данным анализа мтДНК популяции арктического гольца из бассейнов Байкала и Лены принадлежат к сибирской филогеографической группе (Brunner et al., 2001) или к восточносибирской подгруппе евразийской группы

(Alekseyev et al., 2009). Гольцы из бассейна Байкала имеют общий гаплотип контрольной области мтДНК с гольцами из прилегающих участков бассейна Лены, откуда, видимо, и проникли в него (Alekseyev et al., 2009).

Несмотря на различия в наборах использованных микросателлитных локусов и уровне их изменчивости (H_S), полученные нами данные в целом сходны с результатами исследований гольцов из европейской части ареала. Например, согласно иерархическому анализу варiances аллельных частот (AMOVA) уровень генетической дифференциации популяций из бассейнов Роны, Рейна и Дуная значителен ($F_{ST} = 0.370$), причём, как и в нашей работе, примерно половина общей изменчивости, распределённой между популяциями, приходится на различия между тремя речными бассейнами и половина – на различия между популяциями внутри этих бассейнов (Brunner et al., 1998). На популяционных деревьях 12 природных популяций арктического гольца распределяются по 3 основным кластерам, каждый из которых объединяет популяции одного из 3 речных бассейнов. Анализируя полученные данные, Бруннер с соавторами (1998) не исключают возмож-

Таблица 4. Иерархический анализ молекулярной вариации (локус-за-локусом, AMOVA) для 8 микросателлитных локусов у арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья

Варианты анализа (I–III), группы (G1–6): популяции, формы, выборки	Компоненты вариации, %			F_{CT}	F_{SC}	F_{ST}
	среди групп (CT)	среди популяций внутри групп (SC)	внутри популяций			
I. 3 речных бассейна – 5 озёр G1: Б. Намаракит G2: Даватчан, Б. Леприндо, Гольцовое G3: Светлинское	19.4	19.6	61.0	0.194*	0.245	0.390
II. 3 озера – 6 форм G1: Б. Намаракит, 2 формы G2: Даватчан, 2 формы G3: Светлинское, 2 формы	32.9	7.1	60.0	0.329	0.086	0.399
III. 6 форм – 13 темпоральных выборок G1: Б. Намаракит, 2 (карлики) G2: Б. Намаракит, 2 (мелкие) G3: Б. Леприндо, 3 (карлики) G4: Гольцовое, 2 (карлики) G5: Даватчан, 2 (карлики) G6: Даватчан, 2 (мелкие)	30.2	1.9	67.9	0.302	0.027	0.321

Примечание. Варианты: I – все выборки внутри каждого озера объединены в одну; II – в каждом озере выделены по 2 формы (см. табл. 1), выборки разных лет объединены; III – в озёрах Б. Намаракит и Даватчан выделены по 2 симпатрических формы, в Б. Леприндо и Гольцовое – по одной, все формы представлены выборками разных лет. Значения F статистик достоверны при $p < 0.001$, * – при $p < 0.01$.

ность того, что заселение трёх речных бассейнов шло не из одного, а из нескольких ледниковых рефугиумов. Тем не менее, как и в случае с популяциями из Забайкалья, согласно данным анализа мтДНК, все гаплотипы, выявленные в популяциях гольца из бассейнов Роны, Рейна и Дуная, принадлежат к одной (Атлантической) филогенетической группе (Brunner et al., 1998, 2001) или подгруппе (Alekseyev et al., 2009). Отметим, что хотя абсолютные значения оценок F_{ST} , полученные нами и в работе Бруннера с соавторами (1998), близки (0.390 против 0.370), средние значения оценок генного разнообразия существенно различаются (0.47 против 0.77). Так как оценки F_{ST} зависят от уровня генетической изменчивости внутри популяций (Charlesworth, 1998; Hedrick, 1999), это означает, что реальный уровень различий между популяциями из бассейнов Роны, Рейна и Дуная всё же несколько выше, чем между популяциями из Забайкалья.

Полученные нами данные свидетельствуют о разной степени репродуктивной изоляции между симпатрическими формами из разных озёр. Отметим, что разный уровень изоляции (значения F_{ST} варьируют от 0.008 до 0.381) выявлен и между достаточно большим числом симпатрических форм арктического гольца из озёр Северной Европы (Gislason et al., 1999; Westgaard et al., 2004; Wilson et al., 2004), происхождение которых в

большинстве случаев связывают с внутриозёрным формообразованием и только в отдельных случаях – с вторичным контактом популяций, вышедших из разных ледниковых рефугиумов. Наличие у группировок общих аллелей, объединение в сестринские группы на филогенетических деревьях косвенно указывают на внутриозёрное происхождение симпатрических форм гольцов из озёр Забайкалья в результате адаптивной радиации, что подтверждает выводы, сделанные при анализе других систем признаков (Алексеев и др., 2000б; Осинов, 2002; Alekseyev et al., 2009). Однако следует иметь в виду, что генетическое сходство совместно обитающих форм может возникать и в результате обмена генами при их вторичном контакте. Среди изученных нами симпатрических форм наибольшая генетическая дивергенция выявлена между двумя формами из оз. Даватчан, а наименьшая – между формами из озёр Светлинское и Б. Намаракит.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Н.В. Алексеевой, А.С. Алексееву, Р.А. Андрееву, Б.Э. Богданову, А.И. Вокину, М.Ю. Пичугину, А.А. Соколову, А.Т. Чубинишвили, А.Л. Юрьеву за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами», «Биологическое разнообразие» (подпрограммы «Генофонды и генетическое разнообразие» и «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» (проект 2.6.7. «Динамика биоразнообразия популяционных систем: полиморфные популяции и формообразование»)), Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 06-04-48084 и 08-04-00061) и гранта Президента РФ для поддержки молодых учёных (МК-5555.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 328–337.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную Книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 588–602.
- Алексеев С.С., Будыгер В.В., Пичугин М.Ю. и др. 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 48–56.
- Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю. и др. 2000а. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озер водораздела рек Куанда и Чара (северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977–1999 гг.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Сер. биол. Т. 105. Вып. 4. С. 22–41.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 2000б. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 293–311.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир, 400 с.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с.
- Осинов А.Г. 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 149–160.
- Осинов А.Г., Павлов С.Д., Максимов В.А. 1996. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация популяций арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) на ареале от Балтики до Таймыра // Генетика. Т. 32. № 4. С. 547–559.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А. 1991. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, С. 5–20.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ, С. 119–166.
- Самусенок В.П. 2000. Экология арктического гольца высокогорных водоемов Северного Забайкалья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 24 с.
- Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др. 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5 С. 616–629.
- Adams C.E., Huntingford F.A., Fraser D. et al. 1998. Trophic polymorphism in an Arctic charr population from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 52. P. 1259–1272.
- Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. 1999. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Proc. 8-th and 9-th ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998. F.W. Kircheis (ed.). ISACF Inform. Ser. № 7. Univ. Maine. P. 71–86.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu. 2002. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. V. 64. № 1–3. P. 97–114.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeographic patterns and sympatric differentiation in the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Siberia as revealed by mitochondrial DNA sequence analysis, with special reference to Transbaikalia // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392.
- Barton N.H., Slatkin M. 1986. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population // Heredity. V. 56. P. 409–415.
- Beerli P. 2003. MIGRATE – a maximum likelihood program to estimate gene flow using the coalescent, Tallahassee. Seattle. <http://evolution.gs.washington.edu/lamarck/migrate/html>
- Behnke R.J. 1984. Organizing the diversity of Arctic charr complex // Biology of the Arctic charr. Proc. int. symp. Arctic charr. Winnipeg, Manitoba, May 1981. Johnson L., Burns B.L. (eds.). Winnipeg: Univ. Manitoba Press, P. 3–21.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Bernatchez L. 1998. Microsatellite and mitochondrial DNA assessment of population structure and stocking effects in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Teleostei: Salmonidae) from central alpine lakes // Mol. Ecol. V. 7. P. 209–223.
- 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.

- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F.* 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // *Evolution*. V. 21. P. 550–570.
- Charlesworth B.* 1998. Measures of divergence between populations and the effect of forces that reduce variability // *Mol. Biol. Evol.* V. 15. P. 538–543.
- Crane P.A., Lewis C.J., Kretschmer S.J. et al.* 2004. Characterization an inheritance of seven microsatellite loci from Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and cross-species amplification in Arctic char, *S. alpinus* // *Conserv. Genet.* V. 5. P. 737–741.
- Danzman R.G., Ferguson M.M., Skulason S. et al.* 1991. Mitochondrial DNA diversity among four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., from Thingvallavatn, Iceland // *J. Fish Biol.* V. 39. № 5. P. 649–659.
- Dieringer D., Schlotterer C.* 2003. Microsatellite analyzer (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets // *Mol. Ecol. Notes*. V. 3. № 1. P. 167–169.
- Excoffier L., Smouse P., Quattro J.* 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // *Genetics*. V. 131. P. 479–491.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S.* 2005. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // *Evol. Bioinform. Online*. V. 1. P. 47–50.
- Felsenstein J.* 2004. PHYLIP: Phylogeny Inference Package. Ver. 3.6. Dept. Genome Sci. Biol. Univ. Wash. Seattle. WA. USA. <http://evolution.gs.washington.edu/phylip/software.html>
- Ferguson A.* 1981. Systematics of Irish charrs as indicated by electrophoretic analysis of tissue proteins // *Biochem. Syst. Ecol.* V. 9. P. 225–232.
- Gislason D., Ferguson M.M., Skulason S. et al.* 1999. Rapid and coupled divergence in Icelandic Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 56. P. 2229–2234.
- Goldstein D.B., Ruiz Linares A., Cavalli-Sforza L.L. et al.* 1995. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 92. P. 6723–6727.
- Goudet J.* 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3.). Available from <http://www.unil.ch/zea/software/fstat.html>
- Hartley S.E., McGowan C.M., Greer R.B. et al.* 1992. The genetics of sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) populations from Loch Rannoch, Scotland // *J. Fish Biol.* V. 41. P. 1021–1031.
- Hartley S.E., Bell A.A., Taggart J.B.* 1995. DNA fingerprinting in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) – preliminary analyses with multi- and single-locus minisatellite probes // *Nordic J. Freshw. Res.* V. 71. P. 265–274.
- Hedrick P.W.* 1999. Perspective: highly variable loci and their interpretation in evolution and conservation // *Evolution*. V. 53. P. 313–318.
- Hindar K., Jonsson B.* 1982. Habitat and food segregation in dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet lake, western Norway // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 39. P. 1030–1045.
- Hindar K., Jonsson B.* 1993. Ecological polymorphism in Arctic charr // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 48. P. 63–74.
- Hindar K., Ryman N., Ståhl G.* 1986. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 27. P. 269–285.
- Johnson L.* 1980. Arctic charr // *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1. Balon E.K. (ed.). Hague: Dr. W. Junk Publ., P. 15–98.
- Jonsson B., Jonsson N.* 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* V. 58. P. 605–638.
- Kalinowski S.T.* 2005. HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness // *Mol. Ecol. Notes*. V. 5. P. 187–189.
- Klemetsen A., Grotnes P.E., Holthe H. et al.* 1985. Bear Island charr // *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*. V. 62. P. 98–119.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.-B. et al.* 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 12. P. 1–59.
- Magnusson K., Ferguson M.M.* 1987. Genetic analysis of four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from Thingvallavatn, Iceland // *Environm. Biol. Fish.* V. 20. P. 67–73.
- Nei M.* 1987. Molecular evolutionary genetics. New York: Columbia Univ. Press, 512 p.
- Ohta T., Kimura M.* 1973. A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population // *Genet. Res.* V. 22. P. 201–204.
- Paetkau D., Slade R., Burden M., Estoup A.* 2004. Genetic assignment method for direct, real-time estimation of migration rate: a simulation of accuracy and power // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 55–65.
- Page R.D.M.* 1996. TREEVIEW: an application to display phylogenetic trees on personal computers // *Computer Applications in the Biosciences*. V. 12. P. 357–358.
- Piry S., Alapetite A., Cornuet J.-M. et al.* 2004. GeneClass2: a software for genetic assignment and first-generation migrants detection // *J. Heredity*. V. 95. P. 536–539.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. V. 155. P. 945–959.
- Rannala B., Mountain J.L.* 1997. Detection immigration by using multilocus genotypes // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 94. P. 9197–9201.
- Raymond M., Rousset F.* 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenism // *J. Heredity*. V. 86. P. 248–249.
- Riget F.F., Nygaard K.H., Christensen B.* 1986. Population structure, ecological segregation, and reproduction in a population of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from Lake Tasersuaq, Greenland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 43. № 5. P. 985–992.
- Rousset F.* 1996. Equilibrium values of measures of population subdivision for stepwise mutation processes // *Genetics*. V. 142. P. 1357–1362.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T.* 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1626 p.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M. et al.* 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // *Oikos*. V. 64. P. 305–351.

- Savvaitova K.A.* 1991. On the problem of sympatric char forms in water bodies of eastern Siberia and Chukotka // Proc. 6-th ISACF workshop on Arctic char, 1990. ISACF Inform. Ser. 5. Hammar J. (ed.). Inst. Freshw. Res. Drottingholm. P. 151–155.
- Savvaitova K.A.* 1995. Patterns of diversity and processes of speciation in Arctic char // Nordic J. Freshw. Res. V. 71. P. 81–91.
- Slatkin M.* 1985. Rare alleles as indicators of gene flow // Evolution. V. 39. P. 53–65.
- Slettan A., Olsaker I., Oystein L.* 1997. Segregation studies and linkage analysis of Atlantic salmon microsatellites using haploid genetics // Heredity. V. 78. P. 620–627.
- Takezaki N., Nei M.* 1996. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA // Genetics. V. 144. P. 389–399.
- Taylor E.B., McPhail J.D.* 1999. Evolutionary history of an adaptive radiation in species pairs of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus*): insights from mitochondrial DNA // Biol. J. Linnean Soc. V. 66. P. 271–291.
- Taylor E.B., McPhail J.D.* 2000. Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks, *Gasterosteus* // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 267. P. 2375–2384.
- Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B. et al.* 2001. Nested analysis of genetic diversity of northwestern North American charr, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. P. 406–420.
- Telnes T., Saegrov H.* 2004. Reproductive strategies in two sympatric morphotypes of Arctic charr in Kalandsvatnet, west Norway // J. Fish Biol. V. 65. P. 574–579.
- Volpe J.P., Ferguson M.M.* 1996. Molecular genetic examination of the polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Thingvallavatn, Iceland // Mol. Ecol. V. 5. P. 763–772.
- Weir B.S., Cockerham C.C.* 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure // Evolution. V. 38. P. 117–125.
- Westgaard J.I., Klemetsen A., Knudsen R.* 2004. Genetic differences between two sympatric morphs of Arctic charr confirmed by microsatellite DNA // J. Fish Biol. V. 65. P. 1185–1191.
- Wilson A.J., Gislason D., Skulason S. et al.* 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // Mol. Ecol. V. 13. P. 1129–1142.
- Wright S.* 1931. Evolution in Mendelian populations // Genetics. V. 16. P. 97–159.