

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАЛЬМЫ (*Salvelinus malma*), КУНДЖИ (*S. leucomaenis*) И МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ИЗ РЕКИ УТХОЛОК (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

© 2020 г. М. А. Груздева<sup>1</sup>\*, А. В. Семенова<sup>1</sup>, К. В. Кузичин<sup>1,2</sup>,  
Е. В. Пономарева<sup>1</sup>, А. А. Волков<sup>3</sup>, Д. С. Павлов<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра ихтиологии, Москва, 119234 Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

<sup>3</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, 107140 Россия

\*e-mail: MG\_office@mail.ru

Поступила в редакцию 11.02.2019 г.

После доработки 23.02.2019 г.

Принята к публикации 05.03.2019 г.

Исследована изменчивость мальмы, кунджи и их межвидовых гибридов по девяти микросателлитным локусам ядерной ДНК и гену *COI* митохондриальной ДНК. Показана значительная генетическая дивергенция между двумя видами гольцов по всей совокупности микросателлитных локусов ( $F_{ST} = 0.529$ ;  $p < 0.001$ ). Мальма характеризуется значительно большей генетической изменчивостью по сравнению с кунджей по показателям средней ожидаемой гетерозиготности ( $H_E$ ) и аллельного разнообразия ( $A_R$ ). Гибридные особи имеют промежуточные значения  $H_E$  и  $A_R$  по сравнению с родительскими видами. Исследование полиморфизма гена *COI* выявило три гаплотипа. У всех фенотипических особей кунджи и у гибридов обнаружен один гаплотип, специфичный для кунджи. У рыб, определенных по фенотипическим признакам как мальма, выявлены два гаплотипа, относящихся к мальме. Таким образом, гибридные особи произошли от скрещивания самцов мальмы и самок кунджи. Особи, у которых выявлены гибридные генотипы, за исключением одной, являются гибридами первого поколения ( $F_1$ ). Один голец, возможно, потомок скрещивания гибрида с одним из родительских видов либо гибрид второго поколения  $F_2$ , что свидетельствует о том, что гибридизация между изученными видами является интрогрессивной.

**Ключевые слова:** *Salvelinus malma*, *Salvelinus leucomaenis*, интрогрессивная гибридизация, генетическая изменчивость, микросателлиты, *COI*.

**DOI:** 10.31857/S0016675819090066

Анализ проблемы межвидовой гибридизации у костистых рыб в естественных условиях приобретает все большее значение в связи с выявленной в последнее время широкой распространенностью этого явления [1–4]. Интрогрессивная гибридизация рассматривается как существенный фактор увеличения генотипической и фенотипической изменчивости таксонов и потенциальный источник адаптивной эволюции видов вплоть до случаев уникального быстрого видообразования [4–9]. Большую перспективу имеют исследования процессов гибридизации с помощью молекулярных маркеров. Использование локусов ядерной и митохондриальной ДНК позволяет точно идентифицировать особей гибридного происхождения в выборке, оценить степень гибридизации и наличие интрогрессии между родительскими видами, определить материнскую линию гибридов [8, 10–12].

Случаи гибридизации между разными видами с последующей интрогрессией чужеродных генов известны у лососевых рыб семейства Salmonidae, что делает их информативными модельными объектами для изучения процессов интрогрессивной гибридизации [13–21]. Среди лососевых рыб межвидовые гибриды часто возникают у гольцов рода *Salvelinus*, что ряд исследователей связывает со сложным филогенезом группы [2, 22–30]. В то же время практически все описанные случаи межвидовой гибридизации у гольцов относятся к единичным особям поколения  $F_1$  или к отдаленным потомкам гибридных особей — так называемым “следам гибридизации” (traces of hybridization) или “призракам прошлой гибридизации” (the ghost of hybrid past) [8–10, 25, 31, 32].

Единственный случай массовой межвидовой гибридизации в дикой природе описан нами у гольцов из р. Утхолок на северо-западе Камчатки

[33, 34]. В этой водной системе начиная с 70-х гг. XX в. выявлены фенотипические гибриды между двумя видами гольцов – мальмой *Salvelinus malma* и кунджей *S. leucomaenis* [35]. Предварительный анализ, выполненный на небольшой выборке, подтвердил гибридную природу особей с промежуточным фенотипом [34]. В то же время ограниченность материала не позволила решить вопрос, является ли такая гибридизация интрогрессивной, а также получить представление о масштабности данного явления на уровне локальной группировки гольцов.

В связи с этим целью настоящего исследования стал анализ генетической изменчивости мальмы, кунджи и гибридных особей из р. Утхолок с помощью молекулярных маркеров – митохондриального гена, кодирующего цитохром С оксидазу I (*COI*), и девяти микросателлитных локусов для идентификации видоспецифичных аллелей, установления видовых границ и выявления гибридов, а также исследования степени интрогрессии у родительских видов гольцов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### *Район работ, исследованный материал*

Река Утхолок расположена на северо-западе Камчатки, ее длина составляет 140 км, на всем своем протяжении она имеет множество притоков. Река не подвергалась антропогенной трансформации, здесь отсутствует хозяйственная деятельность и никогда не проводились акклиматизационные или рыборазводные мероприятия. В реке обитают девять видов рыб, которые сохранили свою первозданную структуру [35]. В водоемах Камчатского полуострова, по мнению разных исследователей, насчитывается до пяти видов гольцов, но в р. Утхолок обитают только два вида – мальма и кунджа. Это массовые виды, они осваивают речной бассейн от истока до устья, их размножение происходит преимущественно в небольших притоках реки [35, 36].

Рыб отлавливали в 2016–2017 гг. в нижнем и среднем течении реки. Мальму, кунджу и их гибриды идентифицировали по признакам внешней морфологии. Мальма и кунджа из р. Утхолок имеют типичную форму тела, окраску, диагностические меристические и краниологические признаки. Гибриды хорошо различимы по окраске головы и тела, размеру, форме и окраске пятен на боках тела [34]. Материалом для исследований послужили выборки мальмы ( $n = 7$ ), кунджи ( $n = 32$ ) и фенотипически промежуточных особей, вероятно являющихся межвидовыми гибридами ( $n = 17$ ).

### *Анализ молекулярных данных*

Для определения материнской линии исследуемых рыб в работе анализировали митохондри-

альный ген *COI*, используя универсальные праймеры для рыб [37]. Микросателлитный анализ был проведен по девяти локусам, разработанным для исследований полиморфизма лососевых рыб: *Smm-3*, *Smm-10*, *Smm-17*, *Smm-21*, *Omy301*, *SSOSL456*, *Sco202*, *Sco211*, *Sle6* [38–42]. Методики выделения ДНК, амплификации и разделения ПЦР-продуктов, секвенирования последовательностей мтДНК были опубликованы ранее [34].

### *Статистический анализ*

Первичную обработку и множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе Geneious® 6.0.5 (Biomatters Ltd.). Родительские виды определяли по видоспецифичным последовательностям гена *COI*, депонированным в базе нуклеотидных последовательностей Генбанка (GenBank® (NCBI)), используя онлайн-ресурс BLAST® (NCBI). Данные по всем микросателлитным локусам были проанализированы в целях обнаружения возможных ошибок генотипирования, а также присутствия нуль-аллелей с помощью программы MicroChecker [43].

Основные статистики аллельного разнообразия (частоты аллелей, число видоспецифичных аллелей ( $A_{PR}$ , учитывались только аллели, частота встречаемости которых  $>0.05$ ), аллельное разнообразие, скорректированное по минимальному объему выборки ( $A_R$ ), наблюдаемая ( $H_O$ ) и ожидаемая ( $H_E$ ) гетерозиготность), отклонение от равновесия Харди–Вайнберга, коэффициенты инбридинга ( $F_{IS}$ ) и популяционной дифференциации ( $F_{ST}$ ), оценки неравновесности по сцеплению были получены в программах Genepop 3.3 [44] и Fstat 2.93 [45].

Анализ популяционной структуры и оценку вероятности гибридного происхождения отдельных образцов проводили с использованием двух вариантов метода Байеса на основании многолокусных генотипов в программах Structure 2.3.4 [46] и NewHybrids [47]. В программе Structure оценивается вероятность разбиения общей выборки на  $K$  генетически самостоятельных групп или кластеров и вычисляется вероятность принадлежности к тому или иному кластеру каждого индивидуума. При расчетах использовали модель, допускающую генетическое смешение и независимое аллельных частот среди кластеров, без использования предварительной информации о происхождении особей. Проведено  $10^5$  burn-in- и  $10^6$  MCMC-итераций для  $K$  от 1 до 3, по пять анализов для каждого значения  $K$ .

Программа NewHybrids вычисляет апостериорную вероятность принадлежности каждого индивида к одному из шести заданных генотипиче-

ских классов: двум классам “чистых” видов (мальмы и кунджи), гибридам первого поколения  $F_1$  и второго поколения  $F_2$ , а также возвратным гибридам с каждым из родительских видов. Анализ проводили без использования предварительной информации о происхождении особей, с построением марковской цепи в течение  $10^6$  итераций в пяти повторностях.

Для расположения образцов по степени их генетического родства в многомерном пространстве изменчивости на основании многолокусных генотипов был проведен факторный анализ (Factorial Correspondence Analysis, FCA) в программе Genetix 4.0 [48].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Анализ последовательностей генов митохондриальной ДНК*

После множественного выравнивания полученных последовательностей исследован участок мтДНК длиной 595 пн, включающий частичную последовательность кодирующего гена *COI*. Среди исследованных последовательностей выделены три гаплотипа. У всех фенотипических кундж и гибридов обнаружен один гаплотип, специфичный для кунджи (MF503661). У рыб, определенных по фенотипическим признакам как мальмы, выявлены два гаплотипа (KX145385, MF50365), относящихся к мальме и различающихся на одну транзицию A/G в 455-й позиции в выравнивании.

### *Изменчивость по микросателлитным локусам*

Программа Micro-Checker не обнаружила возможных ошибок генотипирования ни в одном из изученных локусов. Показана вероятность наличия нуль-аллелей в локусе *Smm-17* у мальмы. Возможно, это связано с небольшим объемом выборки этого вида.

Исследованные микросателлитные локусы в выборках гольцов различались уровнем изменчивости. Число аллелей по разным локусам варьирует от 1 (*Smm-10*, *Sco202*) до 27 (*Sco211*) (табл. 1). Достоверно значимые отклонения от равновесия Харди–Вайнберга ( $p < 0.05$ ) в распределении генотипов после проведения коррекции Бонферрони наблюдаются в локусе *Smm-17* у мальмы. У кунджи распределения генотипов по всем локусам соответствуют теоретическому. В выборках особей с промежуточным фенотипом неравновесны шесть локусов из девяти.

Семь из девяти исследованных локусов были полиморфны и у мальмы, и у кунджи, с некоторой разницей в аллельном составе между видами. Локусы *Smm-10* и *Sco202* были мономорфны у кунджи, но полиморфны у мальмы. Локусы *Smm-3* и *SSOSL456* оказались видоспецифичными, с не-

перекрывающимся диапазоном размеров аллелей по каждому из локусов. Число частных аллелей составило 24 (46%) у мальмы и 5 (11%) у кунджи. Оценки корреляции между генотипами по всем выборкам не обнаружили достоверных значений ни по одной паре локусов.

Мальма характеризуется более чем в 2 раза большими оценками аллельного разнообразия ( $A_R$ ) и средней гетерозиготности ( $H_E$ ), чем кунджа: ( $A_R$ : 7.2 и 3.1 и  $H_E$ : 0.708 и 0.297 соответственно). Выборки кунджи и мальмы достоверно различаются по частотам аллелей и генотипов по восьми локусам ( $p < 0.001$ ), недостоверны различия только по локусу *Sco211* ( $p = 0.06$ ). Также значительная генетическая дивергенция между двумя видами гольцов показана при тестировании по всей совокупности локусов ( $F_{ST} = 0.529$ ;  $p < 0.001$ ).

Выборка особей предположительно гибридного происхождения была полиморфна по всем изученным локусам. Диапазон размеров аллелей в видоспецифичных локусах *Smm-3* и *SSOSL456* составил от минимальных значений, характерных для кунджи, до максимальных, описанных у мальмы. Коэффициент инбридинга  $F_{IS}$  имел отрицательные значения по всем локусам, что свидетельствует об избытке гетерозиготных генотипов. В шести локусах из девяти избыток гетерозигот был достоверно значим ( $p < 0.05$ ). Гибридные особи характеризуются промежуточными значениями аллельного разнообразия и средней ожидаемой гетерозиготности по сравнению с этими показателями в выборках родительских видов:  $A_R = 4.5$  и  $H_E = 0.618$ .

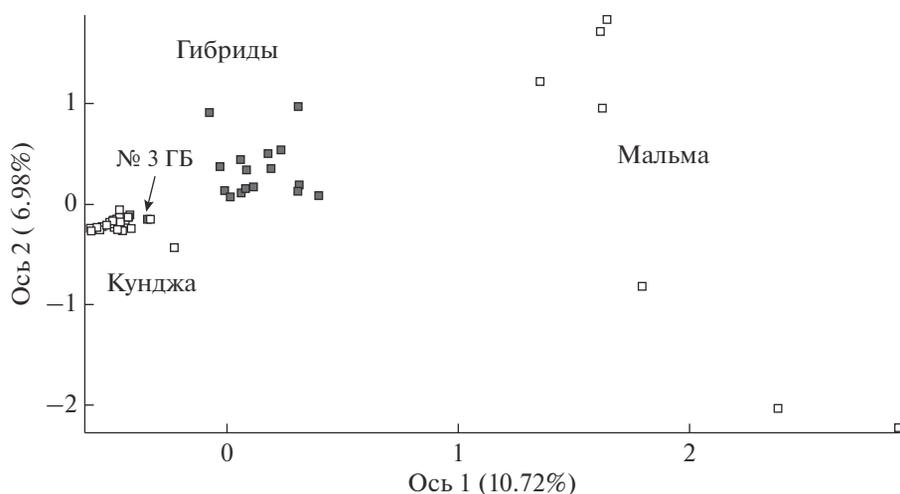
Результаты факторного анализа (FCA) генотипов представлены на рис. 1. Генотипы *S. malma* и *S. leucotaenis* формируют две обособленные факторные области. 16 из 17 вероятных гибридов занимают в пространстве промежуточное положение, координаты одной особи (№ 3 ГБ), классифицированной по морфологическим данным как гибридной, локализуется в кластере точек кунджи.

Результаты кластеризации в программе Structure показывают наиболее вероятное число кластеров  $K = 2$ , т.е. принадлежность особей суммарной выборки к двум кластерам, соответствующим двум видам гольцов (рис. 2). Первый кластер включает всех особей мальмы с индивидуальной вероятностью принадлежности к кластеру  $q_{SM}$  для каждой особи 0.96 и более, средняя вероятность принадлежности выборки мальмы к этому кластеру  $Q_{SM} = 0.985$ . Вторым кластером включены все особи кунджи, с индивидуальной вероятностью принадлежности к этому кластеру для каждой особи  $q_{SL} = 0.97$  и более. Средняя вероятность принадлежности к этому кластеру для выборки кунджи  $Q_{SL} = 0.987$ . Фенотипически промежуточные экземпляры выявляются как имеющие генетически

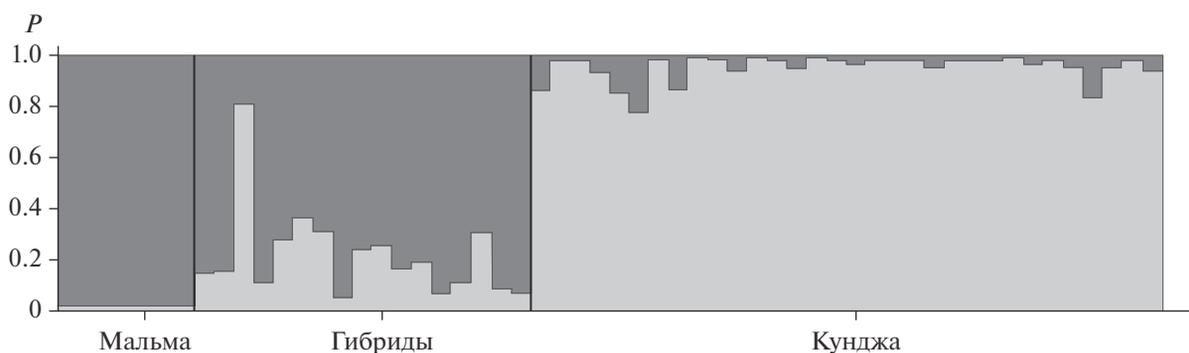
Таблица 1. Генетическая изменчивость мальмы, кунджи и фенотипически промежуточных особей голцов (гибридов) по исследованным микросателлитным локусам

Локус	<i>Salvelinus malma</i> , n = 7							<i>Salvelinus leucomaenis</i> , n = 32							Гибриды, n = 17						
	A	A <sub>R</sub>	A <sub>PR</sub>	пн	H <sub>O</sub>	H <sub>E</sub>	F <sub>IS</sub>	A	A <sub>R</sub>	A <sub>PR</sub>	пн	H <sub>O</sub>	H <sub>E</sub>	F <sub>IS</sub>	A	A <sub>R</sub>	A <sub>PR</sub>	пн	H <sub>O</sub>	H <sub>E</sub>	F <sub>IS</sub>
<i>Smm-3</i>	2	2	—	122–124	0.571	0.527	-0.09	2	1.2	—	116–120	0.031	0.031	0.00	4	3.5	1	116–126	0.882	0.607	-0.47
<i>Smm-10</i>	9	9	4	146–188	0.857	0.923	0.07	1	1	—	158	0.000	0.000	0.00	8	5.7	2	146–176	0.529	0.780	0.33
<i>Smm-17</i>	5	5	5	113–137	0.285	0.781	<b>0.66</b>	2	1.2	—	119–121	0.031	0.031	0.00	2	1.4	—	111–121	0.059	0.058	-0.001
<i>Smm-21</i>	7	7	4	117–147	0.714	0.846	0.16	2	1.9	—	113–115	0.343	0.364	0.06	8	5.8	1	113–137	1.000	0.766	-0.32
<i>Sco202</i>	3	3	1	76–84	0.428	0.384	-0.12	1	1	—	76	0.000	0.000	0.00	3	2.4	—	76–132	0.941	0.540	-0.78
<i>Sco211</i>	12	12	5	111–201	0.857	0.978	0.13	27	10.8	5	121–203	0.967	0.957	-0.01	17	9.8	—	121–207	0.941	0.934	-0.01
<i>SSO:SL456</i>	3	3	1	180–190	0.571	0.582	0.02	3	2.4	—	156–170	0.625	0.525	-0.19	5	3.7	—	156–190	1.000	0.664	-0.53
<i>Slc6</i>	4	4	2	93–101	0.285	0.395	0.29	2	1.9	—	91–93	0.406	0.364	-0.11	4	2.8	—	91–103	0.412	0.393	-0.05
<i>Otu301</i>	7	7	2	62–90	0.857	0.879	0.03	3	2.9	—	66–74	0.531	0.485	-0.09	8	5.8	—	62–92	0.941	0.823	-0.15
Среднее	5.8	5.8	2.7		0.603	0.700	0.14	4.8	2.7	0.6		0.326	0.306	-0.06	6.6	4.5	0.4		0.745	0.618	-0.21

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены оценки F<sub>IS</sub>, достоверно значимые после коррекции Бонферрони. A — число аллелей; A<sub>R</sub> — число аллелей, скорректированное по минимальному объему выборки; A<sub>PR</sub> — приватные аллели; пн — число пар нуклеотидов; H<sub>O</sub> — наблюдаемая гетерозиготность; H<sub>E</sub> — ожидаемая гетерозиготность; F<sub>IS</sub> — коэффициент инбридинга.



**Рис. 1.** Результаты факторного анализа в координатах двух осей для особей мальмы, кунджи и их гибридов из р. Утхолок, полученные на основе анализа генотипов по девяти микросателлитным локусам.



**Рис. 2.** Графическое представление результатов анализа в программе Structure выборок мальмы, кунджи и их гибридов из р. Утхолок на основании генотипов по девяти микросателлитным локусам, с заданным числом кластеров  $K = 2$ .  $P$  – вероятность принадлежности особей к кластеру.

смешанную природу и попадают в кластеры с индивидуальной вероятностью  $q_{SM} < 0.64$  и  $q_{SL} < 0.66$ , что доказывает их гибридное происхождение. Лишь одна особь, отнесенная к гибридной группе по морфологическим признакам (№ 3 ГБ) с вероятностью  $q_{SL} = 0.96$ , принадлежит к кластеру кунджи. Для всей выборки гибридов средние значения вероятностей принадлежности к каждому кластеру составляют  $Q_{SM} = 0.531$  и  $Q_{SL} = 0.496$ .

Программа NewHybrid обнаружила высокие апостериорные вероятности принадлежности к “чистым” классам для *S. malma* и *S. leucomaenis*. Все особи, фенотипически классифицированные как мальма, были отнесены к “чистому” родительскому виду 1 со средней вероятностью 0.995; все особи, идентифицированные как кунджа, принадлежали к родительскому виду 2 со средней вероятностью более 0.999 (данные не показаны). 15 образцов из 17 возможных гибридов были классифицированы как гибриды первого поколения  $F_1$  с высокими индивидуальными значения-

ми апостериорных вероятностей, варьирующих от 0.962 до 0.999. Особь № 3 ГБ была отнесена к классу кунджи с вероятностью более 99%. Кроме того, особь № 15 ГБ не была однозначно классифицирована, вероятность принадлежности к генетическим классам гибридов  $F_1$  и  $F_2$  составила 0.841 и 0.074 соответственно.

Особей с промежуточным между кунджей и мальмой фенотипом ловили ежегодно в августе-сентябре в количестве более десятка с 2003 по 2007 гг. Так, в 2003 г. доля гибридов в объединенной выборке ( $n = 149$ ) составила 12%, в 2004 г. – 11% ( $n = 165$ ), в 2016 г. – 27% ( $n = 11$ ), в 2018 г. – 11% ( $n = 110$ ). В разные годы возраст гибридов варьировал от 5 до 9 лет.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты сравнительного анализа полиморфизма микросателлитных локусов мальмы и кунджи показывают значительно бóльшую генетическую

изменчивость мальмы по сравнению с кунджей по показателям средней ожидаемой гетерозиготности ( $H_E$ ) и аллельного разнообразия ( $A_R$ ). Уровень генетического разнообразия мальмы из р. Утхолок по совокупности исследованных микросателлитных локусов несколько превышает соответствующие оценки в популяциях северной мальмы Российского Дальнего Востока [49–51]. У кунджи из р. Утхолок, напротив, показатели  $H_E$  и  $A_R$  меньше, чем в популяциях этого вида в Японии и на Дальнем Востоке [52–55]. У мальмы и кунджи из р. Утхолок выявлен значительный уровень генетической дивергенции ( $F_{ST} = 0.529$ ;  $p < 0.001$ ). В целом картина генетической изменчивости мальмы и кунджи из р. Утхолок по микросателлитным маркерам соответствует известным различиям между этими видами при симпатричном обитании [42].

По мнению ряда исследователей, в роде *Salvelinus* кунджа занимает базальное положение и является одним из наиболее дивергировавших генетически обособленных видов [56–58]. Степень дивергенции нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК кунджи и мальмы, по оценочным данным, составляет около 7% [56, 57]. Предположительно расхождение их от общего предка произошло порядка 10–15 млн лет назад [59, 60]. Наоборот, мальма рассматривается как один из относительно молодых видов, возникших на одном из завершающих этапов дивергенции в роде гольцов [61, 62]. Тем не менее гибриды между этими видами возникают в разных участках их совместного ареала, однако почти во всех случаях речь идет о единичных особях [28, 63].

Река Утхолок является исключением – в ней гибридные особи встречаются на протяжении длительного периода, с начала 70-х гг. XX в., численность гибридов высокая и гибридные особи, вылавливаемые в разные годы, принадлежат к разным возрастным классам и, соответственно, разным поколениям [33, 34]. Это свидетельствует о том, что гибридизация мальмы и кунджи в р. Утхолок носит перманентный, продолжающийся во времени, характер.

Все особи, у которых выявлены гибридные генотипы, за исключением одного, являются гибридами первого поколения ( $F_1$ ), что подтверждается значениями апостериорной вероятности, полученной в программе NewHybrids. Один голец гибридного происхождения, который не классифицирован с высоким уровнем вероятности как гибрид первого поколения, возможно, является потомком скрещивания гибрида с одним из родительских видов (возвратным гибридом) либо гибридом второго поколения  $F_2$ , что возможно свидетельствует о том, что гибридизация интрогрессивная. Необходимо отметить, что разделение возвратных гибридов и представителей “чистых”

родительских видов не всегда возможно и требует исследования большого числа локусов и выборок большого объема [64].

Все особи с промежуточными фенотипами и смешанными генотипами на основании микросателлитных локусов ядерной ДНК имели гаплотипы мтДНК кунджи. Таким образом, все исследованные гибридные особи произошли от скрещивания самцов мальмы и самок кунджи.

Межвидовая гибридизация у гольцов в природе имеет широкое распространение, но к настоящему времени чаще всего отмечена в водоемах бассейна Северной Пацифики и прилегающих регионах Арктического бассейна. В литературе описаны разнообразные варианты межвидовых скрещиваний, затрагивающих не менее семи видов, дающих не менее восьми вариантов межвидовой гибридизации [8, 22, 24–28, 30, 63–65]. Столь высокое разнообразие вариантов гибридизации обусловлено, вероятно, бурной геологической историей северо-востока Азии и запада Северной Америки в четвертичном периоде. В это время происходили масштабные перестройки крупных водных бассейнов, фрагментация одних речных систем и соединения разных бассейнов, возникновение и исчезновение крупных плейстоценовых озер. Это приводило к сложным процессам изоляции и расселения разных видов гольцов, возникновению и разрушению контактных зон, многоступенчатым процессам постгляциальной колонизации водоемов [62, 66–74].

Большинство описанных в литературе случаев межвидового скрещивания гольцов констатируют интрогрессивную гибридизацию, когда митохондриальные или ядерные гены одного вида инкорпорированы в геном другого вида. По мнению большинства исследователей, это свидетельствует об отделенной во времени гибридизации (pre-historic), случившейся в основном 14–10 тыс. лет назад [8, 22–25, 75–77]. Случаи интрогрессивной гибридизации в водоемах Северной Америки исследователи связывают, прежде всего, с постгляциальной колонизацией, когда происходили расселение и контакт видов в новых местообитаниях [8, 25, 31, 72, 77–79]. При этом в большинстве работ указывается, что число гибридов  $F_1$  в ненарушенных природных водоемах низкое благодаря существованию хорошо выраженных механизмов пре-зиготической изоляции. Как правило, в современную эпоху в случае симпатрии двух или более видов наблюдается их экологическая изоляция из-за пространственного разобщения нерестилищ, временного разрыва сроков нереста и ассортативного скрещивания [27, 63, 76, 79–82].

Таким образом, в подавляющем большинстве описанных случаев межвидовая гибридизация гольцов в естественных водоемах, без влияния человека, имеет следующие особенности: 1) сама

гибридизация – событие давней истории; 2) наблюдается интрогрессия ядерного или, что чаще, митохондриального генома одного вида в геном другого; 3) встречаемость и численность гибридов  $F_1$  низкие из-за хорошо выраженных механизмов презиготической изоляции; 4) интрогрессивную гибридизацию связывают с процессами постгляциальной колонизации и конкурентного замещения одних видов другими.

Ситуация в р. Утхолок существенно отличается от того, что известно для других водоемов и регионов Голарктики: 1) численность гибридов высокая, она сохраняется на протяжении более 40-летних наблюдений, возраст гибридных особей различен; 2) среди гибридных рыб, выявленных в разные годы, резко преобладают гибриды  $F_1$ , особи-гибриды  $F_2$ – $F_n$  отмечены единично; 3) гибридизация в р. Утхолок – перманентный, продолжающийся процесс; 4) в реке существуют условия, при которых происходят системное нарушение презиготического механизма межвидовой изоляции и закономерное появление межвидовых гибридов с высокой частотой.

На наш взгляд, причины высокого уровня межвидовой гибридизации мальмы и кунджи в р. Утхолок заключаются в геоморфологических особенностях реки и биологии размножения этих видов. Нерест мальмы и кунджи происходит в верхнем течении небольших притоков, где нерестилища мальмы и кунджи расположены в непосредственной близости друг от друга, что является очень редким для рек Камчатки [83–85]. Однако нерест этих видов разорван во времени [35, 83]. Высокий уровень межвидовой гибридизации мальмы и кунджи в р. Утхолок на смещенных нерестилищах обеспечивается за счет присутствия тут большого количества карликовых самцов мальмы в осеннее время [35]. Карликовые самцы мальмы становятся текучими уже в конце августа и находятся в таком состоянии до глубокой осени. Во время нереста проходных производителей кунджи многочисленные мелкие (100–150 мм) карликовые самцы мальмы находятся в непосредственной близости от них и участвуют в оплодотворении икры крупных (400–800 мм) самок кунджи, используя тактику “подкрадывания” (sneaking) [34]. Практически все описанные в литературе случаи межвидовой гибридизации у гольцов указывают на то, что самцы мелкого вида оплодотворяют икру самок более крупного вида, используя тактику подкрадывания [24, 63, 86–89].

Таким образом, в р. Утхолок сложилась уникальная природная ситуация, когда в результате нарушения презиготической изоляции, которую наблюдаем “здесь и сейчас”, на протяжении длительного периода, происходит массовая межвидовая гибридизация между филогенетически далекими видами гольцов с образованием жизнеспособ-

ных и плодовитых гибридов [34]. В связи с этим необходимы дальнейшие исследования по выяснению дальнейшей судьбы гибридов  $F_1$  и оценке уровня интрогрессии, что делает р. Утхолок “природной лабораторией” по изучению микроэволюционных процессов, интрогрессивной гибридизации и проблем ретикулярного формообразования.

Авторы выражают благодарность участникам экспедиции МГУ – ТСА (“The conservation Angler”, Сизэтл, США) – WSC (“Wild Salmon Center”, Портленд, США) за помощь в сборе полевого материала.

Работа была выполнена в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег”.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Barton N.H., Hewitt G.M. Adaptation, speciation, and hybrid zones // *Nature*. 1989. V. 341. P. 497–503.
2. Verspoor E., Hammar J. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // *J. Fish Biol.* 1991. V. 39. P. 309–334.
3. Carmichael G.J., Hanson J.N., Schmidt M.E., Morizot D.C. Introgression among apache, cutthroat, and rainbow trout in Arizona // *Trans. Am. Fish. Soc.* 1993. V. 122. P. 121–130.
4. Taylor E.B. Evolution in mixed company – evolutionary influences from studies of natural hybridization in Salmonidae // *Evolution Illuminated: Salmon and their Relatives* / Eds Hendry A.P., Stearns S.C. Oxford: Oxford Univ. Press, 2004. P. 232–263.
5. Arnold M.L. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 231 p.
6. Dowling T.E., deMarais B.D. Evolutionary significance of introgressive hybridization in fishes // *Nature*. 1993. V. 362. P. 444–446.
7. Harrison R.G. *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1993. 222 p.
8. Wilson C.Z., Bernatchez L. The ghost of hybrids past: fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*) // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. P. 127–132.
9. Bougas B., Normandeau E., Audet C., Bernatchez L. Linking transcriptomic and genomic variation to growth in brook charr hybrids (*Salvelinus fontinalis*, Mitchell) // *Heredity*. 2013. V. 110. P. 492–500. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.117>
10. Woram R.A., McGowan C., Stout J.A. et al. A genetic linkage map for Arctic char (*Salvelinus alpinus*): evidence for higher recombination rates and segregation distortion in hybrid versus pure strain mapping parents // *Genome*. 2004. V. 47. P. 304–315. <https://doi.org/10.1139/g03-127>
11. Lamaze F.C., Sauvage C., Amandine M. et al. Dynamics of introgressive hybridization assessed by SNP population genomics of coding genes in stocked brook charr

- (*Salvelinus fontinalis*) // Mol. Ecol. 2012. V. 21. P. 2877–2895.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05579.x>
12. Bougas B., Granier S., Audet C., Bernatchez L. The transcriptional landscape of cross-specific hybrids and its possible link with growth in brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) // Genetics. 2010. V. 186. P. 97–107.  
<https://doi.org/10.1534/110.118158>
  13. Avise J.C. Molecular Markers, Natural History and Evolution. N.Y.: Chapman and Hall, 1994. 198 p.
  14. Sloss B.L., Jennings M.T., Franckowiak R., Pratt D.M. Genetic identity of brook trout in Lake Superior south shore streams: potential for genetic monitoring of stocking and rehabilitation efforts // Trans. Amer. Fish. 2008. V. 137. P. 1244–1251.  
<https://doi.org/10.1577/T05-206.1>
  15. Hansen M.M., Mensberg K.L. Admixture analysis of stocked brown trout populations using mapped microsatellite DNA markers: indigenous trout persist in introgressed populations // Biol. Letters. 2009. V. 5. P. 656–659.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0214>
  16. Hansen M.M., Fraser D.J., Meier K., Mensberg K.L. Sixty years of anthropogenic pressure: a spatio-temporal genetic analysis of brown trout populations subject to stocking and population declines // Mol. Ecol. 2009. V. 18. P. 2549–2562.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04198.x>
  17. Cooper A.M., Miller L.M., Kapuscinski A.R. Conservation of population structure and genetic diversity under captive breeding of remnant coaster brook trout (*Salvelinus fontinalis*) populations // Conserv. Genet. 2010. V. 11. P. 1087–1093.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-009-9841-0>
  18. Marie A.D., Bernatchez L., Garant D. Loss of genetic integrity correlates with stocking intensity in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Mol. Ecol. 2010. V. 19. P. 2025–2037.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04628.x>
  19. Marie A.D., Bernatchez L., Garant D. Empirical assessment of software efficiency and accuracy to detect introgression under variable stocking scenarios in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Conserv. Genet. 2011. V. 12. P. 1215–1227.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-011-0224-y>
  20. Marie A.D., Bernatchez L., Garant D. Environmental factors correlate with hybridization in stocked brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2012. V. 69. P. 1–10.  
<https://doi.org/10.1139/f2012-027>
  21. Winkler K.A., Pamminger-Lahnsteiner B., Wanzenböck J., Weiss S. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments // Mol. Ecol. 2011. V. 20. P. 456–472.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04961.x>
  22. Hammar J., Dempson J.B., Verspoor E. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Brook trout (*S. fontinalis*): evidence from Northern Labrador // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 1437–1445.
  23. Bernatchez L., Glemet H., Wilson C.C., Danzmann R.G. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*S. fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 179–185.
  24. Baxter J.S., Taylor E.B., Devlin R.H. et al. Evidence for natural hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*S. confluentus*) in a north central British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. P. 421–429.
  25. Glemet H., Blier P., Bernatchez L. Geographical extent of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mtDNA introgression in brook char populations (*S. fontinalis*) from eastern Quebec, Canada // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 1655–1662.
  26. Гудков П.К. Гибрид гольца рода *Salvelinus* (Salmonidae) из района Тауйской Губы Охотского моря // Тр. Сах. НИРО. 2002. Т. 4. С. 270–276.
  27. Kanda N., Leary R.F., Allendorf F.W. Evidence of introgressive hybridization between bull trout and brook trout // Trans. Amer. Fish. Soc. 2002. V. 131. P. 772–782.
  28. Радченко О.А. Интрогрессивная гибридизация гольцов рода *Salvelinus* по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2004. Т. 40. № 12. С. 1678–1685.
  29. Davidson W.S., Koop B.F., Jones S.J.M. et al. Sequencing the genome of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Genome Biol. 2010. V. 11. P. 403.  
<https://doi.org/10.1186/gb-2010-11-9-403>
  30. May-McNally S.L., Quinn T.P., Taylor E.B. Low level of hybridization between sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden char (*S. malma*) highlights their genetic distinctiveness and ecological segregation // Ecol. Evol. 2015. V. 5. P. 3031–3045.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.1583>
  31. Redenbach Z., Taylor E.B. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in Northwestern North America // Evolution. 2002. V. 56. P. 1021–1035.  
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01413.x>
  32. Mavarez J., Audet C., Bernatchez L. Major disruption of gene expression in hybrids between young sympatric anadromous and resident populations of brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) // J. Evol. Biol. 2009. V. 22. P. 1708–1720.  
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01785.x>
  33. Груздева М.А., Кузицин К.В., Семенова А.В. и др. О гибридах между кунджей *Salvelinus leucomaenis* и мальмой *Salvelinus malma* в реке Утлолок (Северо-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XVIII межд. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. С. 84–88.
  34. Груздева М.А., Кузицин К.В., Семенова А.В. и др. Редкий случай перманентной интрогрессивной гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) в реке Утлолок, Западная Камчатка // Биология моря. 2018. Т. 44. № 6. С. 381–389.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074018060056>
  35. Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. Состояние биоразнообразия лососевых рыб и рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утлолок. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2016. 197 с.
  36. Пичугин М.Ю. Особенности роста и развития скелета ранней молодежи северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с

- температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. 2015. Т. 55. № 4. С. 435–452. <https://doi.org/10.7868/S0042875215040128>
37. *Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N.* Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // *Mol. Ecol. Notes*. 2007. V. 7. P. 544–548. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x>
  38. *Crane P.A., Lewis C.J., Kretschmer E.J. et al.* Characterization and inheritance of seven microsatellite loci from Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and cross-species amplification in Arctic char, *S. alpinus* // *Conserv. Genet.* 2004. V. 5. P. 737–741.
  39. *Estoup A., Presa P., Krieg F. et al.* (CT)n and (GT)n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout) // *Heredity*. 1993. V. 71. P. 488–496.
  40. *Slettan A., Olsaker I., Lie O.* Isolation and characterization of variable (GT)n repetitive sequences from Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *Animal Genet.* 1993. V. 24. P. 195–197.
  41. *Dehaan P.W., Ardren W.R.* Characterization of 20 highly variable tetranucleotide microsatellite loci for bull trout (*Salvelinus confluentus*) and cross-amplification in other *Salvelinus* species // *Mol. Ecol. Notes*. 2005. V. 5. P. 582–585. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00997.x>
  42. *Yamaguchi K., Nakajima M., Taniguchi N.* Development of microsatellite markers in the Japanese char *Salvelinus leucomaenis* and its application to closely related species // *Fish Genet. Breed. Sci.* 2008. V. 38. P. 123–130.
  43. *Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.* MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes*. 2004. V. 4. P. 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
  44. *Rousset F.* Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux // *Mol. Ecol. Resources*. 2008. V. 8. P. 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
  45. *Goudet J.* FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). 2001. <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.
  46. *Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. V. 155. P. 945–959.
  47. *Anderson E.C., Thompson E.A.* A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // *Genetics*. 2002. V. 160. P. 1217–1229.
  48. *Belkhir K., Borsa P., Chikhi L. et al.* GENETIX 4.05: population genetics software for Windows TM. Université de Montpellier II, Montpellier. 2004. <http://www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/intro.htm>.
  49. *Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А. и др.* Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // *Генетика*. 2005. Т. 41. № 8. С. 1096–1107.
  50. *Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др.* Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) по микросателлитным локусам ДНК // *Вопр. ихтиологии*. 2009. Т. 49. № 6. С. 752–762.
  51. *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. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0104-3>
  52. *Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А.* Микросателлитная изменчивость кунджи *Salvelinus leucomaenis* Сахалинской области // *Генетика*. 2013. Т. 49. № 9. С. 1088–1092.
  53. *Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рубцова Г.А. и др.* Популяционно-генетическая дифференциация кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) российского Дальнего Востока // *Генетика*. 2014. Т. 50. № 1. С. 52–61.
  54. *Yamamoto S., Morita K., Koizumi I., Maekawa K.* Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: spatial–temporal changes in gene frequencies // *Conserv. Genet.* 2004. V. 5. P. 529–538. <https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000041029.38961.a0>
  55. *Yamaguchi K., Nakajima M., Taniguchi N.* Loss of genetic variation and increased population differentiation in geographically peripheral populations of Japanese char *Salvelinus leucomaenis* // *Aquaculture*. 2010. V. 308. P. S20–S27. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.07.032>
  56. *Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A.* Divergence of *Salvelinus* species from northeastern Asia based on mitochondrial DNA // *Ecol. Fresh. Fish*. 2007. V. 16. P. 87–98. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00187.x>
  57. *Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д.* Вторичный контакт между двумя дивергентными линиями гольцов рода *Salvelinus* в Северо-Западной Пацифике // *Генетика*. 2017. Т. 53. № 11. С. 1297–1310.
  58. *Osinov A.G., Senchukova A.L., Mague N.S. et al.* Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* 2015. V. 116. P. 63–85.
  59. *Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L.* Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // *PLoS One*. 2012. V. 7. e46662.
  60. *Lecaudey L.A., Schliwien U.K., Osinov A.G. et al.* Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing // *Mol. Ph. Evol.* 2018. V. 124. P. 82–99. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.022>
  61. *Осинов А.Г.* Северная форма мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки: аллозимная изменчивость, генетическая дифференциация и происхождение // *Вопр. ихтиологии*. 2002. Т. 42. № 5. С. 664–677.
  62. *Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Bondar E.I., Brykov V.A.* Phylogeography of Northern Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmoniformes: Salmonidae) from Asia and North America: an analysis based on the mitochondrial DNA genealogy // *J. Ichthyol.* 2013. V. 53. P. 820–832. <https://doi.org/10.1134/S003294521310007X>
  63. *Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K. et al.* Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus*

- malma* and white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan // J. Fish Biol. 2006. V. 68. Suppl. A. P. 68–85.  
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00994.x>
64. Vähä J.P., Primmer C. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 63–72.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02773.x>
65. Гриценко О.Ф. О гибриде гольца с кунджей (*Salvelinus alpinus* (L.) × *S. leucomaenis* (Pallas)) // Зоол. журн. 1970. Т. XLIX. Вып. 8. С. 1252–1253.
66. 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.
67. McPhail J.D. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // J. Fish. Res. Board. Can. 1961. V. 31. P. 1408–1414.
68. Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. Spec. 1989. V. 1. P. 35–48.
69. Behnke R.J. Trout and Salmon of North America. N.Y.: The Free Press, 2002. 359 p.
70. Haas G.R., McPhail J.D. The systematics, zoogeography and evolution of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*S. confluentus*) in North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 2191–2211.
71. Kobayashi I., Takano O. Records of major and minor transgression and regression events in the Paleo Sea of Japan during late Cenozoic // Revista Mexicana Ciencias Geologicas. 2001. V. 19. P. 226–234.
72. Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B. et al. Nested analysis of genetic diversity in Northwest North American char, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*S. confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. V. 58. P. 406–420.  
<https://doi.org/10.1139/f00-262>
73. Zachos J., Pagani M., Sloan L. et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 64 Ma to present // Science. 2001. V. 292. P. 686–693.  
<https://doi.org/10.1126/science.1059412>
74. Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2015. Т. 51. № 1. С. 63–77.
75. Dowling T.E., Broughton R.E., DeMarais B.D. Significant role for historical effects in the evolution of reproductive isolation: evidence from patterns of introgression between the cyprinid fishes, *Luxilus cornutus* and *Luxilus chrysocephalus* // Evolution. 1997. V. 51. P. 1574–1583.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01480.x>
76. Redenbach Z.A. Molecular evidence of current and historical introgressive hybridization between bull trout (*Salvelinus confluentus*) and Dolly Varden (*S. malma*). M.S. thesis. Vancouver: Univ. British Columbia, 2000. 78 p.
77. Redenbach Z., Taylor E.B. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America // Evolution. 2002. V. 56. P. 1021–1035.  
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01413.x>
78. Billington N., Hebert P.D.N. Mitochondrial DNA diversity in fishes and its implications for introductions // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 80–94.
79. Leary R.F., Allendorf F.W., Forbes S.H. Conservation genetics of bull trout in the Columbia and Klamath River drainages // Conserv. Biol. 1993. V. 7. P. 856–865.
80. McPhail J.D., Taylor E.B. The Skagit Char Project. Seattle: Skagit Environmental Endowment Commission, 1995. 112 p.
81. Hagen J., Taylor E.B. Resource partitioning as a factor limiting gene flow in hybridizing populations of Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) and bull trout (*S. confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. V. 58. P. 2037–2047.  
<https://doi.org/10.1139/f01-141>
82. Rieman B.E., Peterson J.T., Myers D.L. Have brook trout (*Salvelinus fontinalis*) displaced bull trout (*S. confluentus*) along longitudinal gradients in central Idaho streams? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2006. V. 63. P. 63–78.  
<https://doi.org/10.1139/f05-206>
83. Пичугин М.Ю., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Особенности нерестовых участков кунджи и описание ее личинок из рек Западной Камчатки // Материалы IX межд. научн. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. С. 103–106.
84. Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пичугин М.Ю. и др. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 1. С. 58–71.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945207010067>
85. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2009. 156 с.
86. McGowan C., Davidson W.S. Unidirectional natural hybridization between brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*S. salar*) in Newfoundland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 1953–1958.  
<https://doi.org/10.1139/f92-216>
87. Wilson C.C., Hebert P.D.N. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and lake trout (*S. namaycush*) in the Canadian Arctic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 2652–2658.  
<https://doi.org/10.1139/f93-288>
88. Kitano S., Maekawa K., Nakano S., Faush K.D. Spawning behavior of bull trout in the upper Flathead drainage, Montana, with special reference to hybridization with brook trout // Trans. Amer. Fish. Soc. 1994. V. 123. P. 988–992.
89. DeHaan P.W., Schwabe L.T., Ardren W.R. Spatial patterns of hybridization between bull trout, *Salvelinus confluentus*, and brook trout, *S. fontinalis* in an Oregon stream network // Conserv. Genet. 2010. V. 11. P. 935–949.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-009-9937-6>

**The Genetic Variability of Dolly Varden (*Salvelinus malma*),  
White-Spotted Char (*S. leucomaenis*) and Interspecific Hybrids  
from the Utholok River (North-Western Kamchatka)**

**M. A. Gruzdeva<sup>a, \*</sup>, A. V. Semenova<sup>a</sup>, K. V. Kuzishchin<sup>a, b</sup>, E. V. Ponomareva<sup>a</sup>,  
A. A. Volkov<sup>c</sup>, and D. S. Pavlov<sup>a, b</sup>**

<sup>a</sup>Department of Ichthyology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

<sup>b</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>c</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140 Russia

\*e-mail: MG\_office@mail.ru

The genetic variability of Dolly Varden, white-spotted char and their interspecific hybrids based on 9 microsatellite loci and CO1 gene mtDNA was investigated. Significant genetic divergence between the two species of char based on all set of microsatellites was shown ( $F_{ST} = 0.529$ ;  $p < 0.001$ ). Dolly Varden was characterized by significantly greater genetic variability compared to the white-spotted char in terms of the average expected heterozygosity ( $H_E$ ) and allelic richness ( $A_R$ ). Hybrids had intermediate  $H_E$  and  $A_R$  compared to their parents. Three haplotypes in *CO1* gene was revealed. All phenotypic white-spotted char and the hybrids had one haplotype that was specific for *S. leucomaenis*. Specimens that were phenotypically defined as Dolly Varden had two haplotypes related to *S. malma*. The hybrids were produced by males of Dolly Varden and females of white-spotted char. The individuals with hybrid genotypes, except one, were the first generation hybrids ( $F_1$ ). One char may be a descendant of a hybrid crossbreeding with one of the parent species, or a second-generation  $F_2$  hybrid, indicating that hybridization between the studied species is introgressive.

**Keywords:** *Salvelinus malma*, *Salvelinus leucomaenis*, introgressive hybridization, genetic differentiation, microsatellites, *CO1*.