

УДК 597.553.2.575.2.575.86

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ОЗЁРНЫХ ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX ИЗ БАССЕЙНОВ КОЛЫМЫ И ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2018 г. А. Г. Осинов^{1, *}, Д. А. Павлов¹, А. А. Волков²

¹Московский государственный университет

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва

*E-mail: a-osinov@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.08.2017 г.

Для анализа происхождения гольцов из озёр бассейнов Колымы (Чук, Гек, Гуляевское-4, Гуляевское-6, Ленковое) и Охотского моря (Чистое) использованы морфологические и генетические признаки. Фрагменты контрольного участка митохондриальной ДНК (*CR* мтДНК, 550 п.н.) и экзона 2 рекомбинационно-активирующего гена 1 (*RAG 1*, 899 п.н.), помимо этих выборок, секвенированы у гольцов из озёр Джульетта и Черечень (бассейн Колымы), Эликчанские, Большой Мак-Мак, Уегинское (бассейн Охотского моря), оз. Улахан-Силян-Кюэль (бассейн р. Яна), а также у северной мальмы р. Камчатка. Голец оз. Чистое является северной формой мальмы. У гольцов озёр Чук, Гек, Гуляевское-4, Гуляевское-6, Ленковое, Черечень, Эликчанские, Большой Мак-Мак и Уегинское выявлены гаплотипы мтДНК группы Bering (гаплогруппа северной мальмы). По данным гена *RAG 1*, популяции гольцов из этих озёр принадлежат к *Salvelinus alpinus* complex. Захват гольцами бассейнов Колымы и Охотского моря мтДНК северной мальмы произошёл во время её послеледниковой экспансии и последующей гибридизации. Данные морфологического и генетического анализа не позволяют однозначно определить принадлежность гольцов бассейнов Колымы и Охотского моря к филогенетическим группам арктического гольца Евразии или гольца Таранца. Присутствие гаплотипов группы Arctic (гаплогруппа гольца Таранца) в популяциях гольца из озёр Джульетта, Макси и Уегинское предполагает их принадлежность к группе гольца Таранца.

Ключевые слова: *Salvelinus*, арктический голец Евразии, голец Таранца, северная мальма, морфологические признаки, форма отолитов, окраска тела, ген *RAG 1*, контрольный район мтДНК, озёра бассейнов Колымы и Охотского моря.

DOI: 10.7868/S0042875218030086

Гольцы рода *Salvelinus* и особенно представители так называемого *S. alpinus*–*S. malma* species complex являются слабо разработанным в вопросах эволюции и систематики группой рыб (Osinov et al., 2015; Taylor, 2016). До сих пор нет полной ясности о том, какие формы и виды гольцов населяют значительные участки ареала, например, бассейн Колымы и многие водоёмы бассейна Охотского моря. Согласно Черешневу (1996), в бассейне Колымы обитают мальма *S. malma*, арктический голец *S. alpinus*, восточносибирский голец *S. a. orientalis* и голец Черского *S. czerskii*. В недавно опубликованном списке рыбообразных и рыб Колымы указаны арктический голец, мальма и голец Таранца *S. taranetzi* (Кириллов и др., 2014). В реках и озёрах Магаданской области, относящихся к бассейну Охотского моря, помимо кунджи *S. leucotaenias*, гольца Леванидова *S. levanidovi* и северной мальмы *S. m. malma* упоминаются нейва *S. neiva* (эндемик из озёр бассейна р. Охота), два предположительно новых вида гольца из бассейна

р. Ола (*S. sp. 1* из оз. Чистое и *S. sp. 2* из оз. Мак-Мак) и ещё один вид (*S. sp. 3*) из Эликчанских (другое написание – Элекчанских) озёр, бассейн р. Яма (Черешнев, 1990).

Число популяций гольцов *S. alpinus*–*S. malma* complex из бассейнов Колымы и Охотского моря, которые были исследованы с помощью морфологических и тем более генетических методов, крайне ограничено. В бассейне Колымы с помощью генетических маркеров исследованы только популяции из озёр Джульетта, Макси и Черечень (Радченко, 2003; Alekseyev et al., 2009; Osinov et al., 2017). На западном побережье Охотского моря относительно хорошо изучены популяции северной мальмы и значительно хуже – популяции «проблемных» гольцов, происхождение и таксономический статус которых являются предметом дискуссий. Исследована изменчивость митохондриальной ДНК (мтДНК) у гольцов из озёр Гранд и Третье (Эликчанские озёра), Уегинское (бассейн

Охоты), Хадды (бассейн Иня) и Мак-Мак (бассейн Олы) (Гудков, Радченко, 2000; Радченко, 2004).

Последние данные по анализу популяций *S. alpinus*—*S. malma* complex с помощью молекулярных маркеров указывают, что разные филогенетические группы и виды, входящие в этот комплекс, в послеледниковое время вступали во вторичный контакт и несут следы интрогрессивной гибридизации как в Евразии (Osinov et al., 2015, 2017), так и в Северной Америке (May-McNally et al., 2015; Moore et al., 2015; Taylor, May-McNally, 2015; Taylor, 2016). Интрогрессия генов затрагивает разные части генома по-разному, и это необходимо иметь в виду при анализе популяций гольцов с помощью как морфологических, так и генетических признаков. Разные признаки могут нести разный филогенетический сигнал, что, например, отмечено при анализе озёрных популяций гольцов из бассейнов Колымы и Охотского моря (Гудков, Радченко, 2000; Гудков и др., 2003; Osinov et al., 2017). Так, по морфологическим данным, гольцы из Эликчанских озёр наиболее близки к нейве, а все вместе они имеют большее сходство с гольцом Таранца, а не с северной мальмой, тогда как по данным мтДНК всё строго наоборот (Гудков, Радченко, 2000). Отдавая предпочтение генетическим данным, эти авторы сделали вывод о том, что нейва и озёрные гольцы бассейна Охотского моря произошли от северной мальмы. Голец из оз. Черечень (бассейн средней Колымы) по морфологическим признакам (Гудков и др., 2003) является арктическим гольцом, но имеет мтДНК северной формы мальмы (Alekseyev et al., 2009). Анализ аллозимной изменчивости и фрагмента ядерного гена *RAG 1* у гольца из оз. Черечень чётко указывает на его принадлежность к группе *S. alpinus* complex. Это означает, что присутствие у этого гольца гаплотипа мтДНК северной мальмы связано с захватом чужой мтДНК в результате гибридизации (Osinov et al., 2017).

Среди основных морфологических признаков, которые на протяжении многих лет используются при описании гольцов, — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге, число пилорических придатков и особенности окраски тела (Берг, 1948; Behnke, 1980; Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002). В некоторых работах в качестве фенотипического маркера, позволяющего идентифицировать виды лососёвых рыб, используется форма отолитов (Гудков и др., 1991; Morat et al., 2008). Изменчивость по морфологическим признакам помимо генетической составляющей включает средовую компоненту, которую сложно оценить. В связи с этим при изучении популяционной и видовой дифференциации предпочтение отдаётся молекулярно-генетическим признакам. Они наиболее адекватны при анализе репродуктивных

отношений между симпатрическими формами и видами, а также при уточнении вопросов, связанных с филогенией и систематикой, в том числе и у гольцов.

В данной работе для диагностики изученных популяций из бассейнов Колымы и Охотского моря мы использовали некоторые классические морфологические признаки, а также форму отолитов. Также были секвенированы фрагменты контрольного района мтДНК и экзона 2 ядерного гена *RAG 1*, которые несут хороший филогенетический сигнал (Brunner et al., 2001; Шедько и др., 2012; Osinov et al., 2017). Так как ранее при анализе популяции гольца из оз. Черечень в бассейне Колымы (Osinov et al., 2017) было выявлено несоответствие данных по митохондриальной и ядерной ДНК (мито-ядерное несоответствие), мы приведём аргументы в пользу того, что оно объясняется интрогрессивной гибридизацией и захватом гольцом мтДНК северной мальмы.

Целью данной работы является биологическая характеристика некоторых озёрных популяций гольцов из бассейнов Колымы и Охотского моря и анализ их происхождения с использованием морфологических и генетических данных. Одна из основных задач — выяснить положения изученных нами гольцов по отношению к арктическому гольцу Евразии и гольцу Таранца, которые представляют две основные филогенетические группы в *S. alpinus* complex (Осинов, 2001; Osinov et al., 2015, 2017).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Места сбора материала и краткая характеристика озёр. Материал собран в экспедиции в Магаданскую область в июле—августе 2013 г. в шести озёрах; выборки из озёр Чук и Гек объединены (табл. 1, рис. 1). К бассейну Колымы относятся озёра Чук, Гек, Гуляевское-4, Гуляевское-6 и Ленковское; к бассейну Охотского моря — оз. Чистое. Озёра Чук, Гек и Ленковское относятся непосредственно к бассейну р. Берелёх, а Гуляевское-4 и Гуляевское-6 находятся в бассейне р. Бурканди (приток р. Берелёх).

Озёра-близнецы Чук и Гек расположены в небольшой котловине, вытянуты с севера на юг, отделены друг от друга лесной полосой и связаны между собой заболоченной протокой. В оз. Гек впадает небольшая ручей, а из оз. Чук берёт начало ручей Глухой, впадающий в р. Берелёх. Длина и ширина оз. Чук 805 и 263 м, площадь 0.17 км², максимальная глубина около 10 м; длина и ширина оз. Гек 617 и 181 м, площадь 0.09 км², максимальная глубина 15 м. В оз. Чук сети устанавливали в его юго-восточной части у каменистого берега.

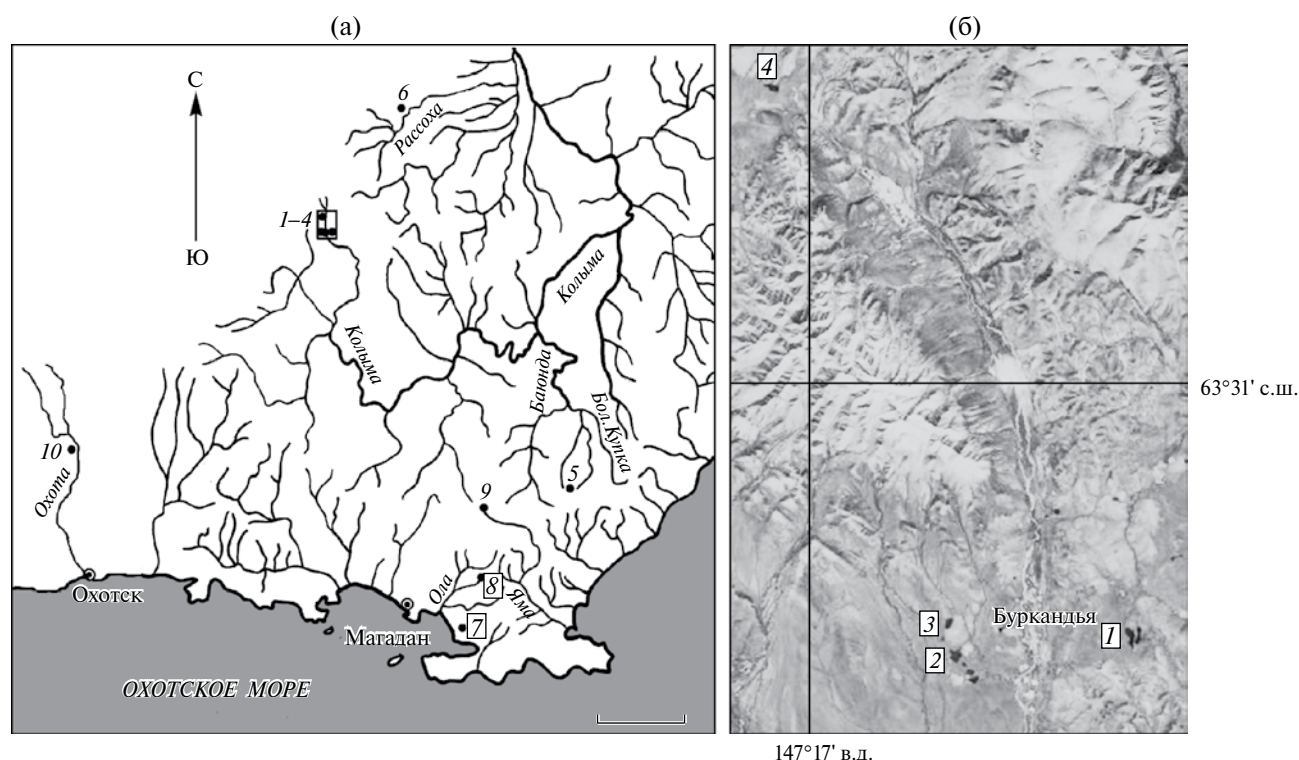


Рис. 1. Географическое положение озёр с исследованными популяциями гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex в бассейнах Колымы и Охотского моря: а – схема бассейнов рек в регионе, б – озёра бассейна р. Берелёх. 1 – Чук + Гек, 2 – Гуляевское-4, 3 – Гуляевское-6, 4 – Ленковое, 5 – Джульетта, 6 – Черечень, 7 – Чистое, 8 – Большой Мак-Мак, 9 – Эликчанские, 10 – Уегинское. Масштаб: а – 100, б – 5 км.

По свидетельству местных рыбаков, гольцы обитают только в оз. Чук и отсутствуют в оз. Гек.

Гуляевские озёра представляют собой цепь из шести озёр, вытянутую в северо-западном направлении на расстояние около 3.5 км. Гуляевские озёра 1–3 связаны между собой ручьями. Из озёр Гуляевское 1 (Рыбное) и Гуляевское-4 (Большое) вытекает по ручью, которые впадают в Сагыл-Корон, приток р. Бурканди. Озеро Гуляевское-4 имеет длину и ширину 557 и 534 м, площадь – 0.21 км², максимальную глубину около 19.5 м. Озеро окружено лесом. Озеро Гуляевское-6 находится в небольшой, местами заболоченной котловине. Его длина и ширина 509 и 257 м, площадь 0.10 км², максимальная глубина около 10 м. В озере помимо гольца мы обнаружили сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus*.

Озеро Ленковое расположено в заболоченной безлесной долине. Его длина и ширина 753 и 275 м, площадь 0.15 км², максимальная глубина около 7 м. В озеро впадает ручей. Заболоченная протока соединяет Ленковое с ручьём Марс, который является одним из истоков Левого Мимкичана, впадающего в р. Берелёх. Помимо гольцов в озере обитает хариус *Thymallus arcticus*.

Озеро Чистое – крупный мезотрофный водоём, расположенный в бассейне р. Ланковая (левобережный приток в низовьях р. Ола), с которой

соединяется протокой р. Олачан (Белая) протяжённостью 15 км. Озеро имеет овальную форму, береговая черта ровная или слабоизогнутая. Протяжённость озера составляет 9 км с севера на юг и около 6 км с запада на восток, площадь около 40.5 км². Прилегающая к озеру местность пересечена большим числом ручьёв и речек, питающих озеро. Средняя глубина составляет 5–6 м, наибольшая – 8.5 м, дно покрыто серыми илами. Рыбы семейства Salmonidae представлены уникальными популяциями гольца *S. alpinus* и восточносибирского хариуса *T. arcticus pallasii*, а также мальмой (обычная и карликовая формы), жилой кунджей и заходящими на нерест лососями рода *Oncorhynchus*. Обитают и другие виды: *Hypomesus olidus*, *Cottus poecilopus*, *Phoxinus phoxinus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Lethenteron japonicum* (Водно-болотные угодья России, 2017).

Морфологический анализ. Гольцов отлавливали жаберными сетями с ячейей 14–40 мм длиной по 20 м. Непосредственно после отлова всех особей фотографировали. В полевых условиях у рыб измеряли длину тела по Смитту (*FL*), массу тела (*W*), массу тела без внутренностей (*w*) и массу гонад (*g*). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали по формуле: $ГСИ = g/w \times 100$. У некоторых самок с яичниками IV и IV–V стадий зрелости

Таблица 1. Географическое положение, морфологические признаки и гаплотипы контрольного района мТДНК (*CR*) и гена *RAG 1* исследованных популяций (№) голцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex бассейнов Северного Ледовитого океана и Охотского моря

№	Озеро / речной бассейн (таксон)	Географическое положение			Морфологические признаки			Гаплотип	
		с. ш.	в. д.	высота над уровнем моря, м	<i>sp.br.</i>	<i>pc</i>	Источник информации	<i>CR</i>	<i>RAG 1</i>
1	Чук + Гек / Берелёх / Колыма (АС)	63°23'	147°39'	982	26–32 28.7; 11	29–47 39.0; 11	Наши данные	BER3 / 4	AC1 / 5
2	Гуляевское-4 (Большое) / Берелёх / Колыма (АС)	63°23'	147°27'	888	27–33 29.8; 24	26–42 32.6; 24	То же	BER3 / 3	AC1 / 4
3	Гуляевское-6 (Утичное) / Берелёх / Колыма (АС)	63°24'	147°27'	911	26–29 26.9; 13	24–35 28.6; 13	– “ –	BER3 / 3	AC1 / 3
4	Ленковое / Берелёх / Колыма (АС)	63°40'	147°14'	1197	26–32 29.3; 19	26–41 34.3; 19	– “ –	BER21 / 4	AC1 / 5
5	Джультетта / Буянда / Колыма (АС)	61°11'	153°56'	850	29–36 31.7; 15	33–47 40.9; 15	Гудков и др., 2003	ARC35 / 3	AC1 / 3
6	Черечень / Ясачная / Колыма (АС)	65°06.5'	148°16'	794	31–39 34.0; 50	32–48 37.6; 66	То же	BER11 / (5)	AC1 / 5(3)
7	Чистое / Ола (DVN)	59°33'	151°45'	91	19–24 21.7; 11	17–24 19.7; 11	Наши данные	SM29, SM9 / 3	DVN1 / 4
8	Большой Мак-Мак / Ола (АС)	59°57'	152°06'	627	24–30 26.3; 9	35–50 42.6; 39	Гудков и др., 2003	SM57 / 3	AC1 / 3
9	Эликчанские озёра / Яма (АС)	60°44'	151°49'	796	22–28 25.5; 30	30–60 40.8; 20	То же	SM33 / 3	AC1 / 3
10	Уегинское / Охота (АС: нейва)	60°42'	142°46'	376	25–35 30.3; 105	34–60 45.7; 105	Волобуев, 1976	BER3, SM38 / 2	AC1 / 3
11	Улахан-Силян-Кюёль / Яна (АС)	65°18'	130°10'	759	29–35 32.0; 30	27–41 34.1; 26	Осинов и др., 2003	SIB28, SIB8, SIB32 / 24	AC2, AC1 / 24(3)
12	Р. Камчатка (проходная форма) (DVN)	56°13'	162°01'	35	18–27 21.7; 73	21–35 28.8; 58	Савваитова, 1986	BER3, BER14 / (6)	DVN1 / 6(2)

Примечание. *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге, *pc* – число пилорических придатков; таксоны: АС – *S. alpinus* complex, DVN – *S. m. malma*; над чертой – пределы варьирования признака, под чертой – среднее значение и число экземпляров; до косой черты – гаплотипы, после косой черты – число экземпляров (в скобках – число экземпляров, проанализированных нами ранее).

определяли абсолютную плодовитость путём подсчёта общего числа ооцитов или весовым методом. У каждой особи подсчитывали число жаберных тычинок на 1-й левой жаберной дуге (*sp.br.*) и число пилорических придатков (*pc*), а также извлекали отолиты (сагитту) для последующего анализа. Отолиты помещали в пробирки (эпендорфы) с 95%-ным этанолом. Фрагмент грудного плавника каждой особи хранили в эпендорфе с 95%-ным этанолом для последующего генетического анализа.

Окраску рыб описывали по фотографиям. На левой стороне тела подсчитывали число светлых пятен. Для определения относительного размера пигментных пятен измеряли ширину каждого пятна в направлении вдоль тела рыбы и диаметр зрачка. Для характеристики формы хвостового плавника измеряли угол, образуемый тремя точками: 1 — вершина верхней лопасти, 2 — окончание средних лучей хвостового плавника, 3 — вершина нижней лопасти. Измерения выполнены в программе ImageJ.

Отолиты выдерживали в 10%-ном растворе гипохлорита натрия (NaOCl) в течение 10 мин (Secor et al., 1991), после чего под бинокулярным микроскопом отделяли окружающие ткани. Отолиты ориентировали в положении рострумом влево и *sulcus acusticus* к наблюдателю и фотографировали под бинокулярным микроскопом в падающем свете. Использовали только левые отолиты для анализа. Контур каждого отолита аккуратно обводили вручную при использовании выделения Polygon в программе ImageJ. С помощью этой программы определяли основные морфологические параметры отолитов: длину вдоль передне-задней оси (L , мм), ширину вдоль дорсовентральной оси (I , мм), периметр (P , мм) и площадь (A , мм²). Чёрно-белые контуры отолитов сохраняли в формате bmp. Индексы формы отолитов, являющиеся безразмерными характеристиками, рассчитывали по следующим формулам. Отношение квадрата периметра к площади: P^2/A ; фактор формы: $4\pi A/P^2$; округлость: $4A/\pi L^2$. Для интегральной оценки формы отолитов использовали эллиптический анализ Фурье и пакет SHAPE1.3 (Iwata, Ukai, 2002). Анализ включает описание контура отолита посредством гармоник, каждая из которых имеет четыре коэффициента (Kuhl, Giardina, 1982). Чем больше число гармоник, тем более точно описывается контур. Для последующего корректного анализа данных необходимо, чтобы число дескрипторов Фурье, характеризующих каждый отолит, было существенно меньше общего объёма всех выборок. Поэтому в связи с небольшим объёмом материала использовали семь гармоник. Коэффициенты первой гармоники, описывающие отолит как простой эллипс, вносящие максимальный вклад

в описание контура и маскирующие информацию, полученную от остальных гармоник, для анализа не использовали. Таким образом, для описания контура каждого отолита использовали шесть гармоник, включающих 24 коэффициента Фурье.

Статистические различия значений морфологических показателей в разных популяциях оценивали с помощью параметрических или непараметрических критериев в зависимости от их распределения, характер которого определяли по критерию Д'Агостино—Пирсона в программе GraphPad Prism 5.03. Сравнение формы отолитов в популяциях по коэффициентам Фурье проводили с использованием канонического дискриминантного анализа в программе PAST 2.17 (Hammer et al., 2001). Для оценки различий между группами использовали критерий лямбды (λ) Уилкса. Этот показатель меняется от нуля до единицы: 0 — абсолютно точная классификация, 1 — абсолютно ошибочная. При использовании канонического дискриминантного анализа корректность классификации групп оценивали с помощью перекрёстной проверки по методу складного ножа (джекнайф).

Генетический анализ. Для генетического анализа, помимо собранных в 2013 г. проб, использовали замороженные фрагменты плавников или мышечной ткани гольцов из озёр Улахан-Сиян-Кюэль (Осинов и др., 2003) и Черечень (Osinov et al., 2017), а также спиртовые пробы гольцов из озёр Эликчанских, Джульетта, Мак-Мак и Уегинское (табл. 1). Тотальную ДНК выделяли из замороженных или фиксированных в спирте фрагментов ткани, используя планшеты для выделения ДНК AcroPrep™ 96 FilterPlate (PALL) (Ivanova et al., 2006). Для амплификации контрольного региона (*CR*) мтДНК использованы следующие праймеры: HN20 — GTGTTATGCTTTAGTTAAGC и Tpro2 — ACCCTTAACCCAAAGC (Brunner et al., 2001). Для амплификации экзона 2 ядерного рекомбинационно-активирующего гена (*RAG 1*) использовали праймеры RAG1F — AGCTGTAGTCAGTAYCACAARATG (Quenouille et al., 2004) и RAG-RV1 — TCCTGRAAGATYTTGTAGAA (Slechtová et al., 2007). Амплификацию проводили в 15 мкл реакционной смеси, содержащей буфер (70 ммоль *Tris*-HCl, pH 8.3, 16.6 ммоль $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, «Силекс», Россия), 2.5 ммоль MgCl_2 , 166 мкмоль каждого dNTP, 5 пмоль каждого праймера, 50–100 нг ДНК и 1 ед. HotTaq ДНК-полимеразы («Силекс», Россия) по следующей схеме: первичная денатурация 95°C — 6 мин, затем 34 цикла, включающих: денатурация — 95°C — 10 с, отжиг праймеров — 58°C (*RAG 1*) или 50°C (*CR* мтДНК) — 30 с, элонгация — 72°C — 1 мин 30 с. На последнем шаге амплификации проводили окончательную достройку ДНК при 72°C в течение 5 мин. Для секвенирования фрагмента *CR* использован праймер HN20 и для части рыб

также CHAR3 – CCCTATGCAATATAAGAGAACGC (Alekseyev et al., 2009); для секвенирования фрагмента *RAG 1* – праймеры RAG1F и RAG-RV1. Секвенирование амплифицированных фрагментов осуществляли на генетическом анализаторе GeneticAnalyzer 3500 (Applied Biosystems) с использованием набора BigDye ver. 1.1 (Applied Biosystems). Последовательности ДНК выравнивали в CLUSTAL X (Thompson et al., 1997).

Для определения взаимоотношений между гаплотипами использовали MJ-сеть (Bandelt et al., 1999), расчисленную в программе PopArt (Leigh, Bryant, 2015). Параметр эpsilon задан равным нулю. Описательные статистики, такие как число гаплотипов (*h*), разнообразие гаплотипов (*Hd*), число полиморфных сайтов (*S*), число нуклеотидных различий (*k*), нуклеотидное разнообразие (π), были рассчитаны в DNASP ver. 5 (Librado, Rozas, 2009). Там же были рассчитаны статистики *D* (Tajima, 1989) и *F* (Fu, 1997). Статистически значимые отрицательные значения этих статистик указывают на действие отбора, а в случае нейтральной изменчивости – на резкое изменение численности популяции в прошлом (например, резкий рост популяции и популяционную экспансию). Для проверки возможной популяционной экспансии в прошлом провели анализ попарных генетических различий (mismatch analysis) (Rogers, Harpending, 1992). Для оценки соответствия распределения наблюдаемых попарных нуклеотидных различий между гаплотипами теоретическому (модель внезапной популяционной экспансии) использовали индекс искажения (raggedness index) *r* (Harpending, 1994). Все расчёты, включая проверку значимости различных статистик с помощью коалесцентной симуляции с использованием 2000 реплик, проведены в DNASP ver. 5.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерный состав и стадии зрелости. В исследованных водоёмах бассейна Колымы (р. Берелёх) наибольшего размера достигали особи озёр Чук + Гек и Ленковое (табл. 2). В оз. Чук отловлены 10 рыб, в оз. Гек – одна неполовозрелая самка (II стадия зрелости) *FL* 203 мм. Рыбы оз. Чук, участвующие в размножении текущего года, представлены двумя самцами *FL* 277 и 422 мм с гонадами IV–V стадии зрелости и самкой *FL* 337 мм (IV стадия зрелости). У самки *FL* 320 мм с яичниками II–III стадии зрелости обнаружены остаточные резорбирующиеся ооциты от прошлого нереста, и, таким образом, эта особь пропускает нерест текущего года.

В оз. Гуляевское-4 все рыбы имели гонады IV стадии зрелости, за исключением трёх особей (II стадия): двух самцов *FL* 180 и 192 мм и самки *FL* 95 мм. Абсолютная плодовитость 10 самок варьировала от 88 (*FL* 166 мм) до 429 (*FL* 282 мм) ооцитов, в среднем 184 ооцита. В оз. Гуляевское-6 восемь рыб из 13 (пять самцов и три самки) имели гонады IV стадии зрелости; гонады остальных особей находились на стадии II. Абсолютная плодовитость трёх самок составила 319, 445 и 741 ооцитов.

В оз. Ленковое 15 особей (девять самок и шесть самцов) из 32 исследованных (для биологического анализа использовали 23 рыбы) имели гонады IV и IV–V стадий зрелости. У четырёх самок ооциты находились непосредственно перед овуляцией и легко отделялись от яичника. В данном озере размножение рыб, очевидно, начинается с середины августа. Абсолютная плодовитость семи самок варьировала от 152 (*FL* 207 мм) до 779 (*FL* 374 мм) ооцитов, в среднем 365 ооцитов. Длина 10 особей (двух самцов и восьми самок)

Таблица 2. Длина и масса тела гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex в популяциях бассейнов Колымы и Охотского моря

№ популяции	Длина (<i>FL</i>), мм		Масса, г	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1	<u>277–422</u> 348; 5	<u>203–363</u> 282; 6	<u>280–960</u> 592; 5	<u>60–560</u> 307; 6
2	<u>180–224</u> 195; 13	<u>95–282</u> 200; 12	<u>49–160</u> 89; 13	<u>8.5–220</u> 105; 12
3	<u>147–260</u> 215; 8	<u>211–299</u> 240; 5	<u>30–200</u> 109; 8	<u>100–300</u> 160; 5
4	<u>238–403</u> 307; 12	<u>207–374</u> 284; 11	<u>120–620</u> 297; 12	<u>100–640</u> 266; 11
7	<u>160–297</u> 248; 6	<u>169–343</u> 262; 4	<u>38–380</u> 216; 6	<u>53–620</u> 287; 4

Примечание. Обозначения см. в табл. 1.

с гонадами II и III стадий составила 238–403 мм. Учитывая значительные размеры этих рыб в возрасте от 7+ до 11+, можно утверждать, что по крайней мере некоторые из них не являются впервые созревающими, а пропускают нерест.

В оз. Чистое два самца имели гонады IV–V стадии, а две самки – III–IV и IV стадий зрелости. Гонады остальных рыб находились на II и II–III стадиях зрелости; пол ювильной особи *FL* 208 мм определить не удалось.

Число жаберных тычинок и пилорических придатков. Жаберные тычинки гольцов в озёрах бассейна р. Берелёх сравнительно короткие, в крайней верхней части передней жаберной дуги две–четыре тычинки бугорковидные, однако у части рыб они удлинённые и без бугорковидных утолщений. У рыб оз. Чистое жаберные тычинки тонкие и длинные, а их число наименьшее среди изученных популяций (табл. 1). Оно статистически значимо отличается от числа тычинок особей в озёрах бассейна р. Берелёх (ANOVA, критерий Тьюки, $p < 0.05$). Среди последних популяций число тычинок статистически значимо различается между парами Чук + Гек–Гуляевское-6, Гуляевское-4–Гуляевское-6 и Гуляевское-6–Ленковое. По числу пилорических придатков статистически значимые различия (ANOVA, критерий Тьюки, $p < 0.05$) имеются между всеми пятью популяциями, за исключением пар Гуляевское-4–Гуляевское-6 и Гуляевское-4–Ленковое. По числу пилорических придатков и числу жаберных тычинок популяции из Эликчанских озёр и Большого Мак-Мака наиболее близки к значениям этих показателей у гольца Таранца. По этим показателям голец оз. Чистое явно ближе к северной форме мальмы, а не к другим изученным популяциям гольца (табл. 1).

Окраска тела. В оз. Чук у двух неполовозрелых самок сохранилась мальковая окраска, представленная 13 размытыми тёмными пятнами, вытянутыми в дорсовентральном направлении. У одной из этих самок (*FL* 242 мм) имеется несколько светло-розовых округлых пятен, расположенных ниже боковой линии, по размеру они равны диаметру зрачка и почти сливаются с фоном тела. У другой самки (*FL* 203 мм) из оз. Гек такие же пятна ($n = 16$) более заметны, находятся по обе стороны от боковой линии, а некоторые разделены боковой линией на две неравные части. У остальных особей мальковая окраска отсутствует. У рыб с гонадами II и II–III стадий зрелости грудные, брюшные и анальный плавники ярко-розовые, внешний луч у парных и анального плавников беловатый, по краю хвостового плавника имеется широкая светло-коричневая кайма, на теле заметны светлые (белые или розоватые) пятна (рис. 2а). У самца в брачном наряде брюшная часть тела и пятна

ярко-красные, а внешний луч грудных, брюшных и анального плавников белый; по краю хвостового плавника широкая красно-коричневая кайма (рис. 2б).

В оз. Гуляевское-4 неполовозрелая самка *FL* 95 мм имела мальковую окраску: ряд из 10 тёмных пятен, вытянутых в дорсовентральном направлении, а округлые светлые пятна единичны. Близкая окраска без округлых светлых пятен отмечена у самки *FL* 159 мм с гонадами IV стадии зрелости. У остальных рыб с гонадами той же стадии мальковая окраска может сохраняться, но заметны светлые розоватые пигментные пятна, иногда неправильной формы (рис. 2в). У всех рыб парные и анальный плавники серо-красные или тёмно-розовые с беловатым внешним лучом, по краю хвостового плавника проходит широкая светло-коричневая, коричневая или красновато-коричневая кайма. Брачная окраска выражена в незначительной степени.

У всех особей оз. Гуляевское-6 наблюдается мальковая окраска, представленная рядом из девяти–десяти крупных пятен, вытянутых в дорсовентральном направлении, и более мелкими тёмными пятнами округлой формы на спинной и брюшной частях тела (рис. 2г). Между этими пятнами выше и ниже боковой линии разбросаны немногочисленные мелкие округлые светло-розовые пятна. Окраска плавников такая же, как у рыб оз. Гуляевское-4, но кайма по краю хвостового плавника отмечена лишь у трёх особей из 17. Особи с выраженной брачной окраской в уловах отсутствовали.

У рыб оз. Ленковое на боках тела присутствуют многочисленные мелкие белые пигментные пятна (рис. 2д, 2е). Парные плавники и анальный плавник серо-красные или малиновые с беловатым внешним лучом, кайма по краю хвостового плавника у большинства особей не выражена. Брачный наряд в одинаковой степени выражен у самок и самцов и существенно отличается от такового у рыб оз. Чук + Гек. Брюшная часть тела светло-оранжевая, а пигментные пятна в центральной части тела имеют светло-розовый цвет, по краю хвостового плавника проходит красновато-коричневая кайма.

У рыб оз. Чистое парные плавники и анальный плавник серые, с красноватой лопастью, внешний луч у этих плавников беловатый. По краю хвостового плавника кайма отсутствует. На боках тела разбросаны мелкие ярко-розовые пигментные пятна. Их число существенно больше, чем у рыб популяций бассейна р. Берелёх (рис. 3а). Существенные преднерестовые изменения у рыб с гонадами IV–V стадии зрелости не отмечены. Их тело становится более тёмным, пятна – более яркими



Рис. 2. Окраска арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в популяциях бассейна Колымы: а, б – оз. Чук + Гек (а – FL 278 мм, б – самец FL 422 мм, возраст 5+, IV–V стадия зрелости гонад, ГСИ 4.3%, брачная окраска); в – оз. Гуляевское-4, самка FL 277 мм, 7+, IV, ГСИ 5.6%; г – оз. Гуляевское-6, самец FL 189 мм, 4+, IV, ГСИ 5.1%; (д, е – оз. Ленковое д – самка FL 315 мм, 10+, II–III, ГСИ 0.5%, е – самец FL 320 мм, 13+, IV–V, ГСИ 2.0%, брачная окраска).

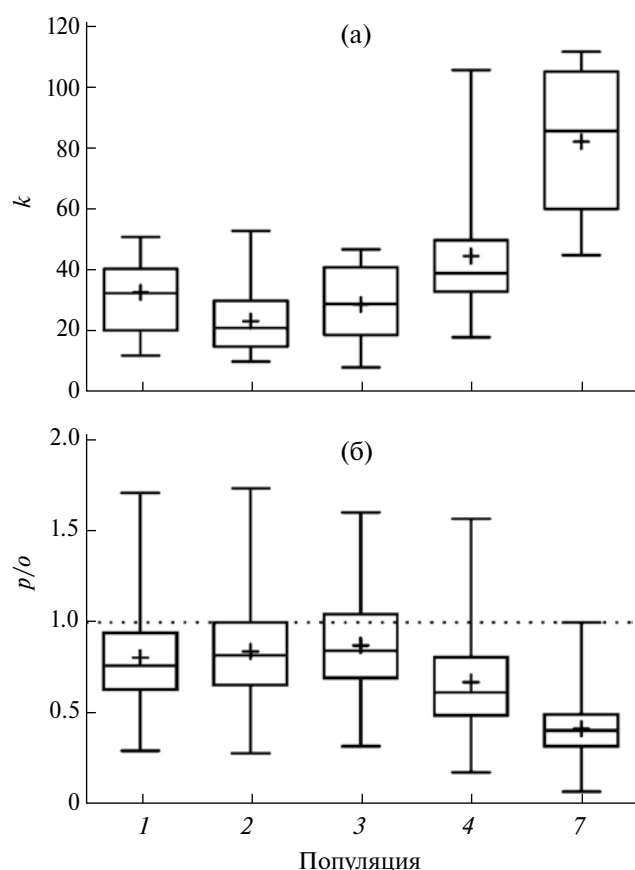


Рис. 3. Распределение пигментных пятен на теле особей в популяциях гольцов *Salvelinus alpinus*—*S. malma* complex: а — число пигментных пятен на левой стороне туловища (k), б — ширина пигментного пятна по отношению к диаметру зрачка (p/o). Каждый бокс включает пять горизонтальных линий: минимум, 25, 50 (медиана), 75% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник) и максимум; (+) — среднее значение, ($\cdots$) — ширина пигментного пятна равна диаметру зрачка. Номера популяций см. на рис. 1. Общее число пигментных пятен в популяциях 1–4, 7 — 405, 559, 238, 1234 и 834 (соответственно у 12, 23, 8, 27 и 10 особей).

и контрастными, внешние лучи парных и анального плавников — белыми.

Среди особей популяций бассейна р. Берелёх значимые различия по числу пятен имеются только между особями озёр Гуляевское-4 и Ленковское (критерий Краскела—Уоллиса, тест Данна, $p < 0.05$). Относительный размер пятен наименьший у рыб оз. Чистое (рис. 3б). Различия по относительному размеру пятен между остальными популяциями статистически значимы (критерий Краскела—Уоллиса, тест Данна, $p < 0.05$), за исключением пар Чук + Гек—Гуляевское-4 и Гуляевское-4—Гуляевское-6.

Окраска полости рта у рыб из оз. Чистое тёмная (от тёмно-зелёной до практически чёрной),

у гольцов из других исследованных озёр она светлая (белая или сероватая).

Форма хвостового плавника. Хвостовой плавник у гольцов всех изученных популяций имеет выемку (вилку). У мальмы озера Чистое хвостовой плавник с закруглёнными краями. В популяциях гольца бассейна Колымы у некоторых особей выемка очень глубокая, а края лопастей сильно заострены. Величина угла хвостового плавника у гольцов озёр Чук + Гек, Гуляевское-4, Гуляевское-6, Ленковское и Чистое составляет соответственно 101 – 148° (в среднем 126°), 97 – 145° (120°), 88 – 125° (110°), 84 – 140° (114°) и 106 – 151° (126°). По этому показателю мальма оз. Чистое статистически значимо отличается (ANOVA, критерий Тьюки, $p < 0.05$) от гольцов озёр Гуляевское-6 и Ленковское.

Возраст и рост. В оз. Чук + Гек темп роста рыб наиболее высок, а возраст не превышает 5+ (рис. 4). Особи оз. Гуляевское-4 характеризуются наиболее низким темпом роста. В оз. Ленковское продолжительность жизни рыб наибольшая: максимальный возраст составил 14^{+1} .

Форма отолитов. Сравнение трёх индексов формы отолитов гольцов в пяти озёрах показало, что у рыб оз. Ленковское отношение квадрата периметра к площади отолита наибольшее, а значения фактора формы и округлости наименьшие (табл. 3). По значениям отношения квадрата периметра к площади и фактору формы гольцы оз. Ленковское статистически значимо отличаются от гольцов других исследованных популяций (ANOVA, критерий Тьюки, $p < 0.05$). По индексу округлости значимые различия ($p < 0.05$) имеются между популяциями озёр Ленковское и Гуляевское-6, а также между популяциями озёр Ленковское и Чистое. Различия по всем трём индексам между популяциями озёр Чук + Гек, Гуляевское-4, Гуляевское-6 и популяцией оз. Чистое не являются значимыми ($p > 0.05$).

По данным канонического дискриминантного анализа, между пятью популяциями гольцов имеются значимые различия по форме отолитов, описанной дескрипторами Фурье: λ Уилкса = 0.008 (рис. 5). Популяция оз. Чистое представлена отдельным скаттером, причём её обособление определяется корнем 1. Дифференциация остальных популяций определяется корнем 2. Согласно оценкам, полученным с помощью дискриминантного

¹ Определяемый по отолитам возраст гольцов в регионах бассейнов северных морей, очевидно, занижен на 1 год. У гольца оз. Черечень прирост текущего года на отолитах отсутствует (Гудков и др., 2003). Сообщается, что на нерестилищах носатого гольца *S. malma* complex в притоках оз. Кроноцкого в середине сентября личинки имеют остаток желточного мешка (Маркевич и др., 2017). Таким образом, интенсивный рост молоди и формирование широкого летнего прироста возможны только в следующем году.

анализа с резамплингом (метод джекнайф), наиболее точно классифицируются особи гольца из оз. Чистое (90%). Корректность классификации гольцов из других популяций колеблется от 40 до 58%. Несколько обособлены особи из популяции оз. Ленковое (в бассейне р. Берелёх), корректность их классификации составляет 68%.

Анализ молекулярных данных. Фрагмент гена *RAG 1* длиной в 899 пар нуклеотидов (п.н.) секвенирован у 88 особей. Три гаплотипа (табл. 1) идентичны тем, что были выявлены нами ранее (Osinov et al., 2017). Последовательности депонированы в GenBank (nos. KU324543–KU324545). В популяции гольца из оз. Улахан-Силян-Кюэль выявлен полиморфизм (SNP) по одному сайту. Распределение наблюдаемых генотипов по полиморфному сайту соответствовало распределению Харди–Вайнберга ($p > 0.05$). Частоты нуклеотидов А (гаплотип AC2) и G (гаплотип AC1) равны соответственно 0.7 и 0.3. Различия между гаплотипами AC1 и AC2 составляют одну, а между гаплотипами AC1 и AC2 и гаплотипом северной мальмы (DVN1) – соответственно две и три нуклеотидные замены.

Фрагмент контрольного района длиной 550 п.н. секвенирован у 58 особей. Выявлено 28 полиморфных (сегрегационных) сайтов, один из них представлен инделом. Всего обнаружено 13 гаплотипов, данные по гольцу оз. Черечень (гаплотип BER11) взяты из работы Алексева с соавторами (Alekseyev et al., 2009). Из 13 *CR*-гаплотипов (табл. 1) два (SIB32 и ARC35) выявлены впервые. Для гаплотипов, которые мы описали ранее, использовали наши обозначения, если они описаны другими авторами, то использовали их обозначения: например, гаплотипы SM (Yamamoto et al., 2014). Последовательности *CR*-гаплотипов,

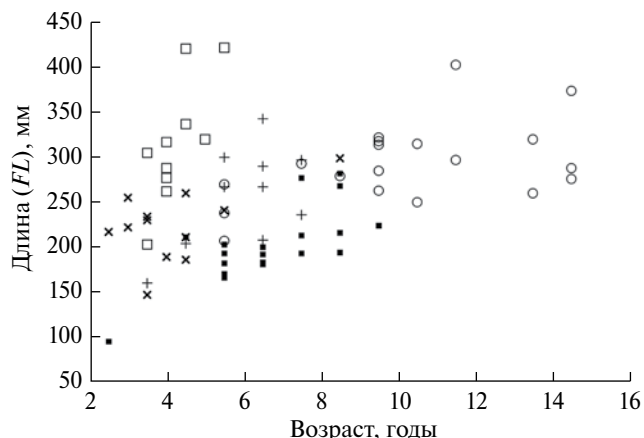


Рис. 4. Линейный рост гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex; популяции (см. на рис. 1): (□) – 1, (■) – 2, (×) – 3, (○) – 4, (+) – 7.

перечисленные в табл. 1, депонированы в GenBank (nos. MF802831, MF802832, AF298016, AF298020, AB684806, AB684810, AB684815, AB684834, AB684786, EU310924, KU173869, DQ403185). Выявленные в популяциях гольца и северной формы мальмы гаплотипы принадлежат к четырём из шести филогенетических групп, выделенных ранее в *S. alpinus*–*S. malma* complex. Обозначения гаплогрупп арктического гольца из Сибири (Сибирская, Siberia), арктического гольца с Чукотки и Северной Америки (Арктическая, Arctic) и северной формы мальмы (Берингийская, Bering) взяты из работы Бруннера с соавторами (Brunner et al., 2001). Для обозначения группы гаплотипов южной мальмы из Азии использовано название «западная тихоокеанская» (West Pacific), предложенное Олейник с соавторами (2015). Различия между выявленными в настоящей работе *CR*-гаплотипами составляют

Таблица 3. Индексы формы отолитов гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex в популяциях бассейнов Колымы и Охотского моря

№ популяции	Число рыб, экз.	Отношение квадрата периметра к площади	Фактор формы	Округлость
1	10	15.65–17.69 16.52 ± 0.60	0.71–0.80 0.76 ± 0.03	0.50–0.58 0.54 ± 0.02
2	19	14.47–18.68 16.29 ± 0.91	0.67–0.87 0.77 ± 0.01	0.47–0.62 0.53 ± 0.04
3	12	15.73–17.23 16.42 ± 0.50	0.73–0.80 0.77 ± 0.02	0.48–0.63 0.54 ± 0.04
4	19	16.95–21.10 18.81 ± 1.26	0.60–0.74 0.67 ± 0.04	0.42–0.57 0.49 ± 0.04
7	10	14.13–17.73 16.47 ± 1.32	0.71–0.89 0.77 ± 0.07	0.49–0.74 0.57 ± 0.08

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и среднее квадратическое отклонение; номер популяции см. в табл. 1.

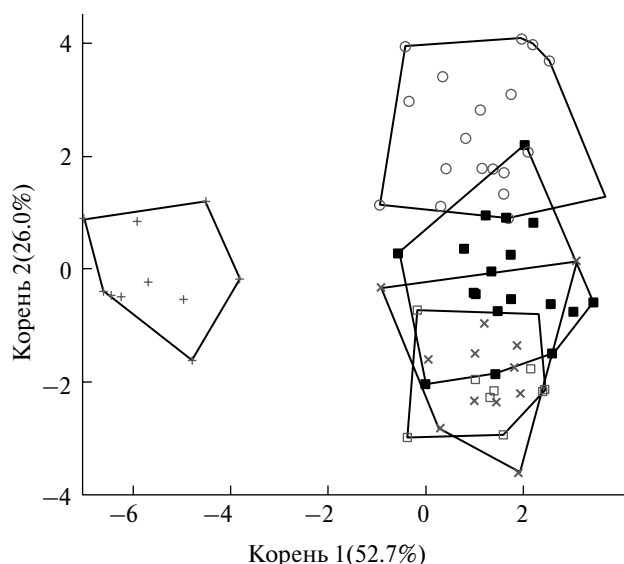


Рис. 5 Распределение популяций гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex в каноническом пространстве по форме отоликов на основе анализа коэффициентов Фурье; обозначение популяций см. на рис. 4.

от одной до 19 замен. Гаплогруппы Arctic и West Pacific представлены в изученных выборках гольцов только одним гаплотипом. Взаимоотношения между 13 CR-гаплотипами, выявленными

нами в данном исследовании, а также ещё 14 гаплотипами группы Arctic (группа гольца Таранца), выявленными нами и другими авторами на Чукотке, Камчатке и на арктическом побережье Северной Америки ранее (последовательности взяты из генбанка), показаны на MJ-сети (рис. 6). Отметим, что некоторые идентичные CR гаплотипы депонированы в генбанк под разными обозначениями, например, BER3 = SM28 = dvH7, BER14 = SM36 = dvH4, ARC19 = SM59 = tcH1 (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014; Osinov et al., 2015, 2017; Esin et al., 2017).

Гаплотипы группы Bering образуют характерную звездообразную структуру с гаплотипом BER3 в центре. Близкую к звездообразной структуру образуют гаплотипы Arctic группы, в центре которой находятся гаплотип NAIV2 (рис. 6). Различия между гаплотипами NAIV2 и SBOG (выявлен у *S. boganidae* из оз. Эльгыгытгын) и SELG1 (один из гаплотипов SELG, выявленный у *S. elgytycus*, Эльгыгытгын) также составляют одну нуклеотидную замену. Распределения наблюдаемых попарных нуклеотидных различий между CR-гаплотипами внутри группы Bering и внутри группы Arctic унимодальны (рис. 7). Оба распределения имеют близкие значения среднего числа попарных нуклеотидных различий k . Для гаплогруппы Bering $k = 1.139 \pm 0.18$ (0.76) ($\pm$ выборочная и тотальная

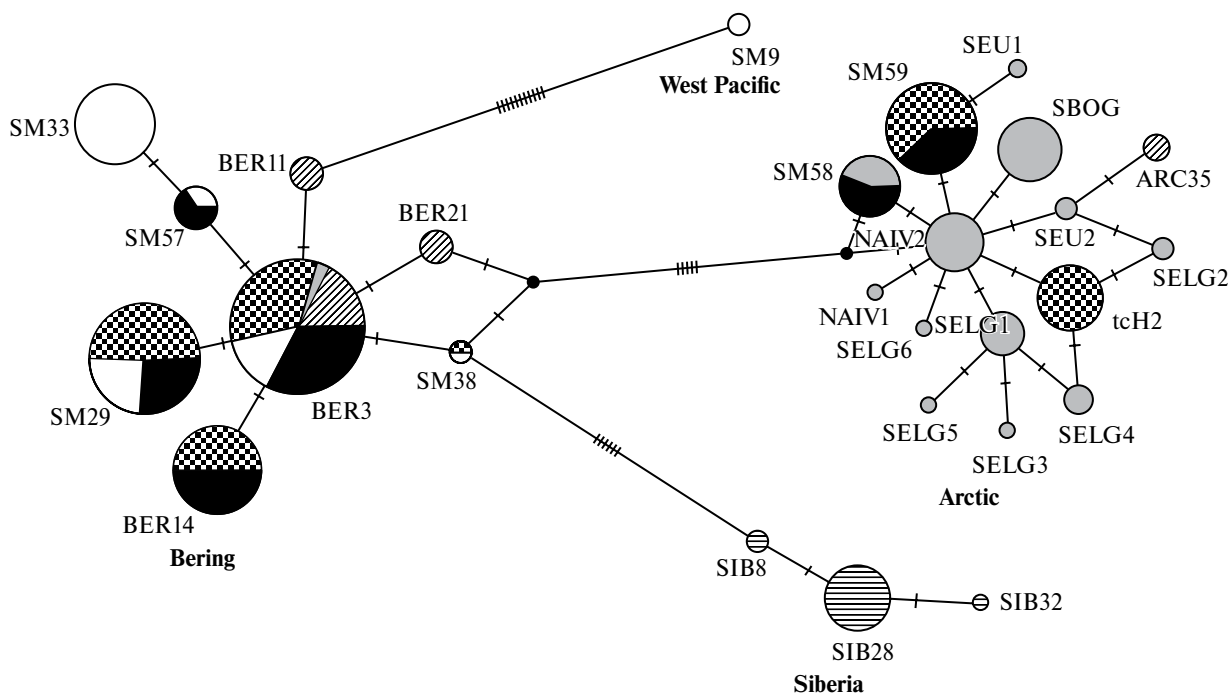


Рис. 6 MJ-сеть CR-гаплотипов, выявленных у гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex: (▨) – Колыма, (▣) – Чукотка, (▤) – Камчатка и Курилы, (▥) – Охотское море, (■) – Северная Америка, (▧) – р. Яна, (•) – медианный вектор; Bering, West Pacific, Siberia, Arctic – гаплогруппы. Размер кружка пропорционален числу исследованных рыб, расстояние между гаплотипами пропорционально числу мутационных шагов (замены показаны вертикальными линиями).

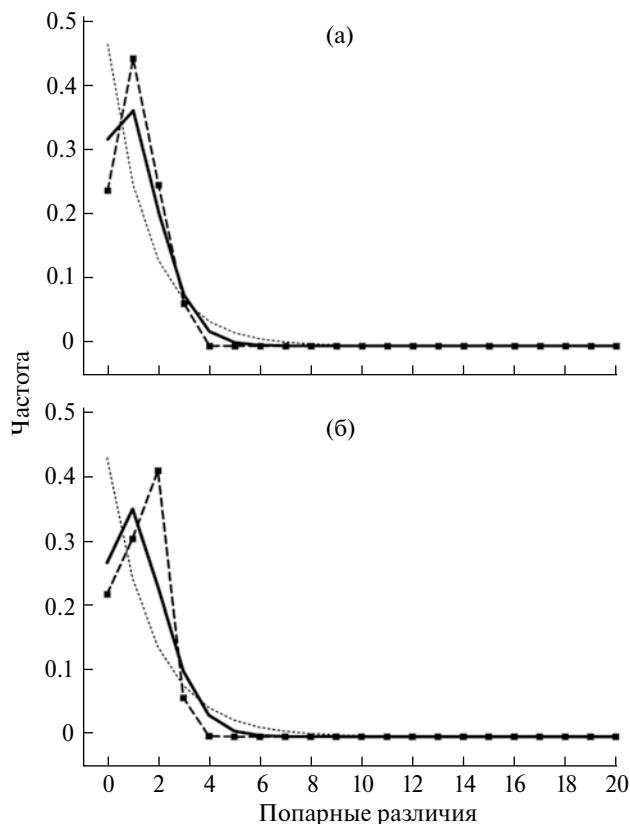


Рис. 7. Распределение попарных нуклеотидных различий для гаплотипов групп Bering (a) и Arctic (б) гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex: (– –) – фактические значения, (....) – теоретические значения (модель для популяции постоянного размера), (—) – теоретические значения (модель для внезапной популяционной экспансии).

(в скобках) ошибка) и для Arctic $k = 1.314 \pm 0.11$ (0.88). Незначимые значения индекса искажения $r = 0.119$ ($p = 0.272$) для гаплогруппы Bering и $r = 0.146$ ($p = 0.493$) для гаплогруппы Arctic указывают на то, что в обоих случаях распределение наблюдаемых попарных нуклеотидных различий близко теоретическому распределению для модели внезапной популяционной экспансии. Статистики Fu's F и Tajima's D для гаплогрупп Bering и Arctic имеют отрицательные значения. Для Bering Fu's $F = -3.094$ ($p = 0.024$) и Tajima's $D = -0.939$ ($p = 0.182$), а для Arctic – Fu's $F = -5.394$ ($p = 0.013$) и Tajima's $D = -0.956$ ($p = 0.183$). Для гаплогрупп Bering ($n = 35$) и Arctic ($n = 109$) характерны близкие значения гаплотипного и нуклеотидного разнообразия (Bering: $S = 7$, $h = 8$, $Hd = 0.760 \pm 0.063$, $\pi = 0.00207 \pm 0.00140$; Arctic: $S = 11$, $h = 13$, $Hd = 0.780 \pm 0.022$, $\pi = 0.00239 \pm 0.00014$). Для гаплогруппы Siberia, представленной одной выборкой ($n = 24$) из бассейна Яны, показатели изменчивости следующие: $S = 2$, $h = 3$, $Hd = 0.236 \pm 0.109$, $\pi = 0.00044 \pm 0.00021$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Гольцы из озёр бассейнов Колымы и Охотского моря и их положение в *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex. По числу жаберных тычинок и пилорических придатков изученные нами гольцы делятся на две группы (табл. 1). Первая группа представлена гольцами из бассейна Колымы. Для них, несмотря на значительный диапазон варьирования и значимые различия между некоторыми популяциями, характерны высокие значения этих признаков. По комбинации числа жаберных тычинок и числа пилорических придатков они могут быть отнесены к альпиноидному или высокоарктическому морфотипам (Савваитова, Волобуев, 1978). Дифференцировать по этим двум признакам арктического гольца Евразии и гольца Таранца не представляется возможным. На территории северо-востока России число жаберных тычинок и пилорических придатков в этих группах перекрывается, а средние значения показателей практически равны (Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008). Вторая группа представлена популяцией оз. Чистое (бассейн Охотского моря) и северной мальмой бассейна р. Камчатка, которые имеют значимо более низкие значения обоих показателей, что соответствует мальмоидному морфотипу (Савваитова, Волобуев, 1978). Различия между гольцами бассейна Колымы и мальмой оз. Чистое также отмечены по цвету полости рта, окраске тела и форме отоликов. Ещё одним признаком внешней морфологии, по которому арктический голец и голец Таранца хорошо отличаются от мальмы, считается форма хвостового плавника: сильно выемчатый у первых и слабо выемчатый с закруглёнными краями или без выраженной выемки – у мальмы (Черешнев и др., 2002). По этому признаку у колымских гольцов наблюдается высокая изменчивость, и некоторые популяции значимо не отличаются от мальмы из оз. Чистое. У части особей из бассейна Колымы нет коричневой каймы по краю хвостового плавника, что также сближает их с мальмой. По комплексу морфологических признаков можно легко отличить северную мальму оз. Чистое от гольцов бассейна Колымы. На основании морфологических признаков определить принадлежность гольцов из бассейна Колымы к арктическому гольцу Евразии или к гольцу Таранца крайне сложно. Среди изученных колымских популяций гольцов бассейна р. Берелёх по форме отоликов, окраске тела и наибольшей продолжительности жизни в большей степени отличается географически обособленная популяция оз. Ленковое.

Согласно последним данным (Кириллов, Черешнев, 2006; Кириллов и др., 2014), в устье Колымы заходят проходные формы арктического гольца *S. alpinus* complex, мальмы *S. malma* и гольца Таранца *S. taranetzi*, причём все три вида являются

редкими. Также сообщается, что в бассейне Колымы у арктического гольца есть жилые (речные и озёрные) формы. Анализ некоторых морфометрических и остеологических признаков в озёрных популяциях гольца бассейна Колымы (Черечень и Джульетта) и бассейна Охотского моря (Хадды, Большой Мак-Мак, Нерка) показал, что популяции этих бассейнов несколько различаются по первому и очень близки по второму набору признаков (Гудков и др., 2003). На приведённой в цитированной статье дендрограмме сходства, построенной по 10 меристическим признакам, голец из оз. Джульетта кластеризуется с гольцом из оз. Нерка. Нет чёткого разделения всех популяций по бассейнам (Колымы и Охотского моря). По внешнему виду и изученным морфологическим признакам (включая *sp. br.* и *pc*) популяции обоих бассейнов отнесены к группе арктического гольца *S. alpinus* complex (Гудков и др., 2003). Наши морфологические данные по пяти (в оз. Гек была поймана только одна особь) озёрным популяциям гольца из бассейна Колымы также указывают на их принадлежность к группе *S. alpinus* complex, в которую мы, в отличие от других авторов (Черешнев и др., 2002; Шедько и др., 2012; Олейник и др., 2015), включаем и гольца Таранца. Во всех популяциях гольца бассейна Колымы (включая озёра Черечень и Джульетта) и в трёх популяциях гольца из бассейна Охотского моря (озёра Большой Мак-Мак, Эликчанские и Уегинское) выявлен гаплотип AC1 ядерного гена *RAG 1*, который является основным гаплотипом в популяциях арктического гольца и гольца Таранца (Osinov et al., 2017). Морфологические данные указывают на то, что голец из оз. Чистое (бассейн р. Ола) является северной мальмой (*S. m. malma*). В пользу этого свидетельствует выявленный у него гаплотип DVN1 гена *RAG 1*, который присутствует только у северной формы мальмы (Osinov et al., 2017). Таким образом, данные по *RAG 1* хорошо согласуются с данными морфологического анализа.

Черешнев (1990) сомневался в таксономическом статусе северной мальмы из оз. Чистое, которую он обозначил как *S. sp. 1*, а позже как озёрного гольца (Черешнев, 1996). В наших уловах из оз. Чистое гольцы были представлены кунджей и обычной формой мальмы, и не было ни карликовой формы мальмы, ни уникального гольца *S. alpinus*, о которых сообщается в базе данных (Водно-болотные угодья России, 2017). Что касается неясного статуса некоторых озёрных популяций гольца из бассейна Охотского моря (Черешнев, 1990), то позже все они были определены как арктический голец (Черешнев, 1996). Согласно нашим данным, изученные гольцы из озёр бассейна Охотского моря, включая нейву из оз. Уегинское, гольцов из Эликчанских озёр (*S. sp. 3*) и Большой

Мак-Мак (*S. sp. 2*), скорее всего, связаны близким родством и могут быть объединены в рамках одного вида.

Немногочисленные данные по генетическим маркерам, которые были использованы для дифференциации арктического гольца Евразии и гольца Таранца, не выглядят столь однозначными, как ранее. Например, согласно данным аллозимного анализа различия между гольцом Евразии и гольцом Таранца связаны с тем, что в двух–трёх локусах присутствуют аллели, которые в популяциях второго имеют высокие частоты (от 0.3 до 1), но полностью отсутствуют у первого (Осинов, 2001). Однако эти аллели позже были выявлены и в популяциях гольца из озёр Улахан-Силян-Кюэль (Индибирка) и Черечень (Колыма) (Осинов и др., 2003; Osinov et al., 2017). Наличие таких аллелей косвенно указывает на вероятную принадлежность этих популяций к группе гольца Таранца, однако данные по мтДНК этому противоречат. Так, у гольца из оз. Улахан-Силян-Кюэль выявлены только гаплотипы группы Siberia (Alekseyev et al., 2009; наша работа), а у гольца из оз. Черечень присутствует только один гаплотип группы Bering (Alekseyev et al., 2009). Из всех изученных нами по контрольному району мтДНК популяций в бассейне Колымы в пяти присутствуют только гаплотипы группы Bering. В популяции из оз. Джульетта выявлен только гаплотип группы Arctic. У гольца из оз. Макси (бассейн Колымы) выявлен тот же гаплотип по гену цитохрома *b* (*Cyt b*), что и у гольца из оз. Джульетта (Радченко, 2005), а это означает, что у него также мтДНК группы Arctic.

Ранее на основании данных анализа контрольного района мтДНК было выделено пять гаплогрупп гольца. Например, гаплотипы группы Arctic выявлены преимущественно в популяциях гольца с арктического побережья Северной Америки и Чукотки (основная часть ареала гольца Таранца), а также у двух видов гольца из оз. Эльгыгытгын (Brunner et al., 2001). По присутствию в изучаемых популяциях гаплотипов той или иной гаплогруппы мтДНК (контрольного района или гена *Cyt b*) судят об их принадлежности к определённой филогенетической группе в *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex, что нередко приводит к ошибочным выводам (Osinov et al., 2015). В популяциях гольца из озёр Эликчанские (Яма), Уегинское (Охота) и Большой Мак-Мак (Ола) бассейна Охотского моря выявлены только гаплотипы группы Bering. Эти гольцы на основании морфологического анализа (Волобуев, 1976; Гудков и др., 2003) близки арктическому гольцу. Тем не менее, на основании данных по мтДНК гольцы этих озёр были ошибочно связаны родственными связями с северной мальмой (Гудков, Радченко, 2000; Радченко, 2003, 2004). На принадлежность этих гольцов к *S. alpinus*

complex указывают наши данные по гену *RAG 1*. Данные по этому гену позволяют разделить представителей *S. alpinus* complex и *S. malma* complex (без южной мальмы из Северной Америки), но, к сожалению, не дифференцируют арктического гольца Евразии и гольца Таранца (Шедько и др., 2012; Osinov et al., 2017).

Анализ попарных нуклеотидных различий между CR-гаплотипами и послеледниковая экспансия северной формы мальмы и гольца Таранца. Анализ попарных нуклеотидных различий у CR-гаплотипов групп Bering и Arctic показывает их хорошее соответствие теоретическому распределению для модели внезапной популяционной экспансии. Мисматч-распределения для обеих гаплогрупп унимодальны и имеют близкие модальные значения (τ) (1.139 для Bering и 1.314 — для Arctic), что подразумевает близкие значения времени экспансии для этих групп. Оба теста на нейтральность имеют отрицательные значения для обеих гаплогрупп, но статистически значимы только значения теста Fu's F ($p < 0.025$), который является более чувствительным тестом на нейтральность (Ramirez-Soriano et al., 2008). Эти данные можно было бы интерпретировать как свидетельство в пользу отбора по контрольному региону. Учитывая, что контрольный регион является некодирующим участком мтДНК, наиболее вероятно, что отрицательные значения обеих статистик являются следствием быстрого роста популяций или популяционной экспансии (Fu, 1997; Ramirez-Soriano et al., 2008). Формы гаплотипических сетей для гаплогрупп Bering и Arctic похожи на звезду, что также служит признаком быстрой популяционной экспансии (Slatkin, Hudson, 1991). Низкий уровень генетической изменчивости и смещение пиков мисматч-распределений у гаплогрупп Arctic и Bering в область минимальных различий могут свидетельствовать в пользу резкого сокращения эффективной численности популяций гольца Таранца и северной мальмы в ледниковых рефугиумах. Для северной мальмы это предположение подтверждается данными аллозимного анализа (Осинов, 2002б).

Ранее на основании аллозимных данных (Осинов, 2002б) было высказано предположение о том, что распространение северной формы мальмы происходило из одного основного ледникового рефугиума, и эта экспансия на огромные расстояния была быстрой и мощной. Об этом свидетельствуют и данные по контрольному региону мтДНК (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014). Данные по контрольному региону мтДНК (Moore et al., 2015; Osinov et al., 2015; наша работа) также указывают на недавнюю экспансию гольцов группы Arctic. В целом существующие данные свидетельствуют в пользу того, что у северной формы мальмы и гольца Таранца было по одному основному

рефугиуму, из которых в послеледниковое время произошло расселение этих форм на значительные территории. Это не исключает возможности существования и других небольших рефугиумов у этих форм. Выявленный у одной особи северной мальмы из оз. Чистое гаплотип южной мальмы *S. m. krascheninnikovi* указывает, что в послеледниковое время две формы мальмы также пришли во вторичный контакт с последующей гибридизацией и интрогрессией (Осинов, Мюге, 2008; Yamamoto et al., 2014). Вероятно, экспансия северной мальмы была более мощной, и именно она вторглась на ареал южной мальмы (Северные Курилы, Приморье и Сахалин), поэтому встречаемость её мтДНК гаплотипов в популяциях южной мальмы значительно превышает встречаемость гаплотипов южной мальмы в популяциях северной формы.

Полученные данные значимы для понимания происхождения гольцов из озёр бассейнов Колымы и Охотского моря. Во-первых, данные по мисматч-анализу указывают на относительно недавнюю экспансию северной мальмы и гольцов группы Arctic. Во-вторых, результаты мисматч-анализа гаплогруппы Bering, которая включает гаплотипы как северной мальмы, так и гольцов из озёр бассейнов Колымы и Охотского моря (по морфологическим признакам, аллозимам и гену *RAG 1* они идентифицированы как представители *S. alpinus* complex), указывают на то, что у последних присутствует чужая мтДНК. Многие гаплотипы группы Bering (например, BER3, SM57, SM29, SM33, SM38), выявленные у этих гольцов, широко распространены в современных популяциях северной формы мальмы. Всё это свидетельствует в пользу того, что захват предком этих гольцов чужой ДНК, вероятно, произошёл во время послеледниковой экспансии северной мальмы в результате интрогрессивной гибридизации. Скорее всего, было несколько основных зон вторичного контакта, где в результате гибридизации гольца Таранца и арктического гольца Евразии с северной мальмой произошёл захват ими чужой мтДНК. В некоторых случаях процесс захвата чужой мтДНК мог носить и локальный характер.

Многие ихтиологи указывали, что проникновение форм, близких арктическому гольцу, в реки бассейна Охотского моря могло быть связано с верховыми перехватами, которые возникали в плейстоцене между этими реками и верховыми участками Лены, Индигирки и Колымы (Волобуев, 1976; Behnke, 1980; Черешнев, 1996; Гудков и др., 2003). Наши данные допускают это предположение. Мнение о том, что озёрные популяции гольца (включая нейву) бассейна Охотского моря дивергировали от предка северной мальмы (Гудков, Радченко, 2000), является ошибочным. Сложнее решается вопрос о том, к какой филогенетической

группе относятся гольцы из бассейнов Колымы и озёр Охотского побережья. В двух популяциях бассейна Колымы (озёра Джулетта и Макси) и у одной особи из Уегинского озера (Радченко, 2005) выявлены гаплотипы группы Arctic, поэтому более предпочтительно предположение о том, что эти гольцы принадлежат к филогенетической группе гольца Таранца. В пользу этого свидетельствует и то, что морфологически близкие им гольцы из некоторых озёр Камчатки (Начикинское, Дальнее и другие) также несут гаплотипы групп Bering и Arctic (Esin et al., 2017).

Биоразнообразие в *S. alpinus* complex и его трактовка на примере группы гольца Таранца. Систематика и филогения гольцов из бассейнов Колымы и Охотского моря и в целом на ареале от Лены на западе до Чукотки и Аляски на востоке не являются строго установленными и общепризнанными. Часть авторов (Savvaitova, 1995; Осинов, 2001; Osinov et al., 2015) считают, что придание некоторым формам гольцов видового статуса возможно, но пока преждевременно. В частности, это связано с тем, что происхождение разных форм гольцов, их филогенетические связи, а также границы ареалов многих форм, видов и филогенетических групп пока не установлены. С этим связано и вынужденное использование понятия видового комплекса, например *Salvelinus alpinus* complex (Behnke, 1980) или *Salvelinus alpinus*—*S. malma* complex (Осинов, 2001; Osinov et al., 2015). Молекулярные данные свидетельствуют, что на огромном ареале *Salvelinus alpinus*—*S. malma* complex в послеледниковое время происходили активное расселение, вторичные контакты и гибридизация представителей разных филогенетических групп и видов гольцов, что сильно усложняет идентификацию разных форм (Osinov et al., 2015, 2017; May-McNally et al., 2015; Moore et al., 2015; Taylor, May-McNally, 2015; Taylor, 2016). Об этом свидетельствуют и результаты нашего исследования.

Возьмём, к примеру, арктического гольца Евразии и гольца Таранца, которого на азиатской части ареала некоторые исследователи рассматривают в ранге вида *S. taranetzi* (Черешнев и др., 2002), а в Северной Америке считают обычным арктическим гольцом *S. alpinus* (Behnke, 1980; Reist et al., 2013; Taylor, 2016). Согласно Черешневу с соавторами (Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008), арктический голец Евразии *S. alpinus* complex помимо Европы и Западной Сибири обитает в бассейнах Колымы и Индигирки, редок в озёрах бассейна Охотского моря, а также на Чукотке, где его ареал перекрывается с ареалом гольца Таранца. Ареал гольца Таранца в Азии ограничен Чукоткой и дельтой Колымы. Предполагается, что он филогенетически близок гольцу Крогиуса *S. krogiusae* из оз. Дальнее на Камчатке. Считается, что в отличие

от арктического гольца, который чрезвычайно морфологически изменчив (*S. a. complex*), голец Таранца морфологически однороден (Черешнев и др., 2002). Соответственно, все выявленные на Чукотке, Камчатке или в озёрах бассейна Охотского моря разные формы гольца, в том числе обитающие в одном озере, относятся или к разным формам арктического гольца или к другим видам (например, *S. boganidae*, *S. elgiticus*, *S. krogiusae*, *S. neiva*).

Проиллюстрируем это на нескольких примерах по гольцам из некоторых озёр Чукотки, основной части ареала гольца Таранца в Евразии. Гудков (1993), ссылаясь на мнение Черешнева, полагал, что одна из трёх форм гольца (он назвал её малотычинковой) из озёр Аргытхин и Каноль по форме тела, окраске, меристическим признакам, форме хондрокраниума и костей головы соответствует гольцу Таранца, описанному Кагановским (1955) в оз. Аччен. Две другие (карликовая и нормальная), которые, вероятно, способны к взаимопревращению, принадлежат к другой форме (таксону). Подчеркнём, что особенности окраски, приведённые Кагановским, не соответствуют описанию гольца Таранца по Черешневу (Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008); последний, однако, отмечает, что окраска у крупных проходных (типичный голец Таранца) и мелких жилых форм может различаться. Варианты окраски и внешней морфологии, которые приводятся разными авторами для разных популяций, форм и видов гольцов Чукотки, присутствуют в популяциях гольца из бассейна Колымы, причём в некоторых случаях внутри одной популяции. В качестве другого примера возьмём гольцов из озёр Аччен (типовой голец Таранца), Эстихед и Найвак (Найван), которые расположены в б. Проведения и сопредельных районах на расстоянии 50–150 км друг от друга. Голец из оз. Эстихед был описан по 1 экз. Бергом (1948) как *S. andriashevi* с необычно низким (14) числом жаберных тычинок, что впоследствии оказалось ошибкой (Кагановский, 1955) и его видовой статус сначала был изменён на подвидовой — *S. a. andriashevi* (Черешнев, 1996), но потом восстановлен (Черешнев и др., 2002). Голец из озера вблизи Чаплинских термальных источников (Найвак), по мнению Барсукова (1958), сходен с гольцом оз. Эстихед, хотя Черешнев (2008) не стал их объединять в один таксон. Согласно данным по аллозимам (Омельченко и др., 1998; Осинов и др., 2003) и мтДНК (Осинов et al., 2015; Oleinik et al., 2017), гольцы из этих трёх озёр слабо различаются между собой и принадлежат к группе гольца Таранца. Согласно генетическим данным (Brunner et al., 2001; Осинов, 2002a; Радченко, 2003, 2004; Osinov et al., 2015), боганидская и малоротая палии оз. Эльгыгтыг, которые морфологически и экологически

хорошо дифференцированы и описаны в ранге видов *S. boganidae* и *S. elgiticus* (Викторовский и др., 1981; Глубоковский и др., 1993), также принадлежат к группе гольца Таранца. Два этих вида строго репродуктивно изолированы друг от друга, а их происхождение связано с событиями последнего ледникового периода (Osinov et al., 2015).

Как видно из этих примеров, данные морфологического и генетического анализов могут существенно различаться, но в целом они позволяют сформулировать несколько выводов, которые важны для понимания и интерпретации существующего в рамках филогенетической группы гольца Таранца биоразнообразия. Во-первых, они свидетельствуют о том, что морфологическое сходство, например, боганидских палий с Таймыра и Чукотки является конвергентным, а их объединение в рамках одного вида (*S. boganidae*) ошибочно. Во-вторых, они ставят под вопрос утверждение некоторых авторов о морфологической однородности гольца Таранца, на что указывалось ранее (Осинов и др., 2003) и о чём свидетельствуют данные нашей работы. В-третьих, они косвенно указывают на то, что некоторые из обнаруженных в ряде водоёмов на Чукотке симпатрических форм (Савваитова, Максимов, 1991; Гудков, 1993) могут принадлежать к группе гольца Таранца. Подчеркнём, что молекулярно-генетических данных, подтверждающих присутствие и тем более широкое распространение арктического гольца Евразии на северо-востоке России (Чукотка, Камчатка, бассейн Охотского моря) (Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008), до сих пор нет. В-четвёртых, RFLP-данные мтДНК (Радченко, 2003) косвенно указывают на наличие двух ледниковых рефугиумов у гольца Таранца. Зона вторичного контакта ледниковых изолятов в послеледниковое время не известна, но вряд ли она была ограничена только бассейном оз. Эльгыгытгын. Таким образом, ситуация с гольцом Таранца не столь проста, как это, вероятно, кажется некоторым исследователям, которые рассматривают его в ранге вида (*S. taranetzi*). Объём этого таксона и границы его ареала пока нельзя считать установленными. На наш взгляд, многое, что касается происхождения, уровня и времени генетической дивергенции двух основных филогенетических групп в *S. alpinus* complex, а именно арктического гольца Евразии и гольца Таранца, пока остаётся туманным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны С.Л. Марченко и В.В. Волобуеву (МагаданНИРО) за гостеприимство и помощь в организации экспедиционных работ. Выражаем особую признательность П.В. Григорьеву (МагаданНИРО) за участие в совместной экспедиции

и помощь в сборе материала. Мы признательны О.А. Радченко (ИБПС ДВО РАН) и С.С. Алексееву (ИБР РАН) за любезно предоставленные выборки гольцов, а также двум рецензентам за замечания и полезные советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 13-04-10015, 17-04-00063).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсуков В.В. 1958. Рыбы бухты Проведения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 25. С. 130–163.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н., Скопец М.Б. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 67–78.
- Водно-болотные угодья России. 2017. Озеро Чистое (<http://www.fesk.ru/wetlands/273.html>).
- Волобуев В.В. 1976. Систематика и экология нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz оз. Уегинского (бассейн р. Охоты) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 6. С. 989–999.
- Глубоковский М.К., Фролов С.В., Ефремов В.В. и др. 1993. Филогенетические связи и систематика гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 149–177.
- Гудков П.К. 1993. О симпатричных формах гольцов рода *Salvelinus* из некоторых озёр Чукотского полуострова // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 5. С. 618–625.
- Гудков П.К., Радченко О.А. 2000. Характеристика гольцов рода *Salvelinus* из Элекчанских озёр (северное побережье Охотского моря) – морфология, биология, генетика // Там же. Т. 40. № 5. С. 621–631.
- Гудков П.К., Скопец М.Б., Черешнев И.А. 1991. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна Охотского моря, характеристика биологических параметров симпатрических проходных гольцов из рек залива Шелехова // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока / Под ред. Черешнева А.И., Глубоковского М.К. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 21–36.
- Гудков П.К., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Морфологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* озёр Охотско-Колымского региона // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 5. С. 639–649.
- Кагановский А.Г. 1955. Голец из бассейна Берингова моря // Там же. Вып. 3. С. 54–56.
- Кириллов А.Ф., Черешнев И.А. 2006. Аннотированный список рыбообразных и рыб морских и пресных вод Якутии // Вестн. ЯГУ. Т. 3. № 4. С. 5–18.

- Кириллов А.Ф., Сивцева Л.Н., Жирков Ф.Н. и др. 2014. Рыбообразные и рыбы бассейна реки Колыма // Молодой учёный. № 2. С. 269–277.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2015. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 51. № 1. С. 63–77.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Малинина Т.В., Фролов С.В. 1998. Генетическая дифференциация симпатричных популяций гольцов рода *Salvelinus* озера Аччен (Чукотский полуостров) // Там же. Т. 34. № 3. С. 399–405.
- Осинов А.Г. 2001. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus* – *Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 167–183.
- Осинов А.Г. 2002а. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Там же. Т. 42. № 2. С. 149–160.
- Осинов А.Г. 2002б. Северная форма мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки: аллозимная изменчивость, генетическая дифференциация и происхождение // Там же. Т. 42. № 5. С. 664–677.
- Осинов А.Г., Мюге Н.С. 2008. Изменчивость контрольного района митохондриальной ДНК в популяциях южной формы мальмы (*Salvelinus malma krascheninnikovi*) Сахалина // Генетика. Т. 44. № 12. С. 1668–1676.
- Осинов А.Г., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Сиян-Кюэль (бассейн реки Яны): биология, морфология, генетика, филогения // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 58–72.
- Радченко О.А. 2003. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озёрных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // Там же. Т. 43. № 4. С. 553–561.
- Радченко О.А. 2004. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. Т. 40. № 3. С. 322–333.
- Радченко О.А. 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: Изд-во ИБПС РАН, 154 с.
- Савваитова К.А. 1986. Дифференциация арктических гольцов по частотам встречаемости значений меристических признаков в популяциях из разных частей ареала // Деп. ВИНТИ. № 4119-B86, 39 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Волобуев В.В. 1978. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 57. № 10. С. 1534–1543.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1991. О симпатрических формах гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из Пегтымельских озёр Чукотки // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 37–56.
- Черешнев И.А. 1990. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водоёмах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 5. С. 836–844.
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2012. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и её молекулярная датировка: анализ ядерного гена RAG1 // Генетика. Т. 48. № 5. С. 676–680.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392.
- Bandelt H.-J., Forster P., Rohl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. P. 37–48.
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr.W. Junk Publ. P. 441–481.
- 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. P. 573–586.
- Esin E.V., Bocharova E.S., Mugue N.S., Markevich G.N. 2017. Occurrence of sympatric charr groups, *Salvelinus*, Salmonidae, in the lakes of Kamchatka: a legacy of the last glaciations // J. Fish Biol. V. 91. № 2. P. 628–644.
- Fu Y.-X. 1997. Statistical tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. V. 147. P. 915–925.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electron. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Harpending H.C. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution // Human Biol. V. 66. P. 591–600.
- Ivanova N.V., Dewaard J.R., Hebert P.D.N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Mol. Ecol. Notes. V. 6. P. 998–1002.
- Iwata H., Ukai Y. 2002. Shape: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // J. Heredity. V. 93. P. 384–385.

- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour // Comput. Graph. Image Process. V. 18. P. 236–258.
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol. Evol. V. 6. P. 1110–1116 (<http://popart.otago.ac.nz>).
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. V. 25. P. 1451–1452.
- May-McNally S.L., Quinn T.P., Taylor E.B. 2015. Low levels of hybridization between sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) highlights their genetic distinctiveness and ecological segregation // Ecol. Evol. V. 5. P. 3031–3045.
- Moore J.-S., Bajino R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // J. Biogeogr. V. 42. P. 2089–2100.
- Morat F., Betoulle S., Robert M. et al. 2008. What can otolith examination tell us about the level of perturbations of salmonid fish from the Kerguelen Islands? // Ecol. Freshw. Fish. V. 17. P. 617–627.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Kokhlevsky A.D., Bonfar E.I. 2017. First report of the mitochondrial DNA sequences of Chukchi charr (*Salvelinus andriashevi*, Salmonidae) // Mitochondrial DNA. Pt. B. V. 2. P. 363–365.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charrs from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biol. J. Linnean Soc. V. 116. P. 63–85.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S. et al. 2017. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // Polar Biol. V. 40. P. 777–786.
- Quenouille B., Bermingham E., Planes S. 2004. Molecular systematics of the damselfishes (Teleostei: Pomacentridae): Bayesian phylogenetic analyses of mitochondrial and nuclear DNA sequences // Mol. Phylogen. Evol. V. 31. P. 66–88.
- Ramirez-Soriano A., Ramos-Onsins S.E., Rozas J. et al. 2008. Statistical power analysis of neutrality tests under demographic expansions, contradictions and bottlenecks with recombination // Genetics. V. 179. P. 555–567.
- Reist J.D., Power M., Dempson B. 2013. Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a case study of the importance of understanding biodiversity and taxonomic issues in northern fishes // Biodiversity. V. 14. P. 45–56.
- Rogers A.R., Harpending H.C. 1992. Population growth waves in the distribution of pairwise genetic differences // Mol. Biol. Evol. V. 9. P. 552–569.
- Savvaitova K.A. 1995. Patterns of diversity and processes of speciation in Arctic charr // Nordic J. Freshwat. Res. V. 71. P. 81–91.
- Secor D.H., Dean J.M., Laban E.H. 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Columbia, S.C.: Baruch Inst. Mar. Biol. Coastal Res., 87 p.
- Slatkin M., Hudson R.R. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations // Genetics. V. 129. P. 555–562.
- Slechtová V., Bohlen J., Tan H.H. 2007. Families of Cobitoidea (Teleostei; Cypriniformes) as revealed from nuclear genetic data and the position of the mysterious genera *Barbucca*, *Psilorhynchus*, *Serpenticobitis* and *Vaillantella* // Mol. Phylogen. Evol. V. 44. P. 1358–1365.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. V. 123. P. 585–595.
- Taylor E.B. 2016. The Arctic char (*Salvelinus alpinus*) “complex” in North America revisited // Hydrobiologia. V. 783. P. 283–293.
- Taylor E.B., May-McNally S.L. 2015. Genetic analysis of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) across its North American range: evidence for a contact zone in southcentral Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. P. 1048–1057.
- Thompson J.D., Gibson T.J., Plewniak F. et al. 1997. The CLUSTAL X windows interface, flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools // Nucleic Acids Res. V. 24. P. 4876–4882.
- Yamamoto S., Maekawa K., Morita K. et al. 2014. Phylogeography of a salmonid fish, Dolly Varden *Salvelinus malma*, multiple glacial refugia in the North Pacific rim // Zool. Sci. V. 31. P. 660–670.