

Г 1 0 0 1 1

10 АПР 1995

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА.

Биологический факультет

На правах рукописи

УДК 597.2/5..575.86;597-19

ПАВЛОВ СЕРГЕЙ ДМИТРИЕВИЧ

РАЗНООБРАЗИЕ ГОЛЬЦОВ (*SALVELINUS ALPINUS*) ИЗ
ВОДОЕМОВ ТАЙМЫРА

(03.00.10 - Иктиология)

А в т о р е ф е р а т
диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук.

Москва, 1995 г.

Работа выполнена на Биологическом факультете
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор К. А. Саввантова.

О ф и ц и а л ь н ы е о п о н е н т ы:

доктор биологических наук, профессор А. С. Северцев,
доктор биологических наук, профессор Ю. С. Решетников.

Ведущее учреждение - Институт биологии развития РАН.

Защита состоится 28 апреля 1995 года в 15.30
на заседании специализированного совета Д 053.05.71 по защите
диссертаций при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова.

по адресу: 119899 Москва, Ленинские горы, МГУ,
Биологический ф-т, ауд. 557.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан 28 марта 1995 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук


А. Г. Дмитриев.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы.

Биологическое разнообразие лежит в основе большинства эволюционных процессов, определяющих закономерное развитие природных сообществ. Глобальные последствия человеческой деятельности (загрязнение окружающей среды, повышение радиоактивности, уменьшение толщины озонового слоя, потепление климата и т. д.) определили повышение интереса к изучению биоразнообразия в последнее время.

Одним из наиболее уязвимых в экологическом аспекте районов является Арктика. Сформировавшиеся в экстремальных условиях флора и фауна высоких широт весьма чувствительны к изменениям внешней среды. Их состояние в наше время зачастую является показателем негативного воздействия человека.

В то же время, проблемы биоразнообразия высоких широт остаются малоизученными. Наглядным примером является Таймырский полуостров, изучение которого началось относительно недавно. При этом, сильное техногенное влияние в этом районе, в первую очередь, со стороны Норильского Горно-Металлургического Комбината, изменяет состав природных сообществ, провоцирует экологическую катастрофу.

Гольцы, обитающие в водоемах Таймыра, относятся к малоизученным группам, представляющими особый интерес в эволюционном и экологическом плане. Многие из них имеют важное хозяйственное значение.

Целью настоящей работы является изучение разнообразия арктических гольцов Таймыра.

Задачи работы включают:

1. Изучение популяций гольцов из различных водоемов Таймыра по морфологическим, экологическим и генетическим параметрам.
2. Определение фенетических и генетических отношений между различными популяциями гольцов Таймырского полуострова.
3. Сравнение гольцов из таймырских водоемов с популяциями из других участков ареала рода *Salvelinus*.
4. Изучение формообразования и различных путей микроэволюции и примере таймырской группы гольцов.
5. Определение таксономического статуса популяций таймырских гольцов.

Научная новизна работы.

Изучено 13 популяций гольцов из водоемов Таймыра и других частей ареала. Из них 9 исследованы впервые, а остальные являлись малоизученными. Впервые описана новая форма - "горный" голец из реки Микчада, сильно отличающаяся от остальных форм по генотипу. Впервые при изучении гольцов Таймыра, описании их разнообразия проведено комплексное исследование, включающее морфоэкологический и генетический виды анализа. Впервые изучена электрофоретическая изменчивость у арктического гольца на ареале от Балтики до Таймыра. Показана объективная необходимость применения популяционного подхода при описании разнообразия в высоких широтах.

Практическое значение.

Практическое значение работы определяется прежде всего ее вкладом в изучение биоразнообразия и микроэволюционных процессов. Некоторые из описанных в работе форм гольца имеют важное хозяйственное значение. Материалы работы могут быть использованы при уточнении списков редких

и исчезающих видов рыб. Результаты работ представлены Норильскому Горно-Металлургическому Комбинату, они использованы при разработке рекомендаций НГМК по рекультивации ихтиофауны загрязненных водоемов. Работы по теме диссертации проводились в рамках проектов НТП "Экологическая безопасность России", "Приоритетные направления генетики", программы "Университеты России", грантов РФФИ и международного фонда Дж. Сороса.

Апробация работы.

Результаты работы докладывались и обсуждались на семинарах лаборатории экологии и систематики рыб кафедры ихтиологии МГУ, научных коллоквиумах кафедры, международном симпозиуме по арктическому гольцу в Дальних Зеленцах (1991), в Университете Тромсе (Норвегия, 1993).

Объем и структура работы.

Диссертация изложена на страницах машинописного текста и состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего.... источников и приложений. Работа иллюстрирована ... рисунками и ... таблицами.

ГЛАВА 1. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ПРОБЛЕМЫ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ В БАСОВЫХ ШИРОТАХ.

В главе говорится об истории и основных проблемах изучения биоразнообразия. Рассматривается структура основных терминов и понятий биоразнообразия, использованных в работе, а также последовательность изучения разнообразия живого. Обосновывается целесообразность использования популяционного подхода. Согласно этому подходу, объектами работы являются конкретные популяции гольцов из водоемов Таймыра и других частей ареала, их разнообразие изучается на основе фенетических и

генетических характеристик популяций. Проведенную работу следует относить к описательному этапу изучения биоразнообразия.

ГЛАВА 2. РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ.

В главе дается характеристика основного района работ - Путоранского плато Таймыра и водоемов, в которых производился непосредственный сбор материала.

Нами были исследованы гольцы озер Лама, Собачье, Арылах принадлежащие Норило-Пясинской водной системе и озеро Аян, относящееся к бассейну реки Хатанга (рис.16). Для сравнения использовались собственные данные о гольцах из других частей ареала. Всего было исследовано 760 экземпляров

При исследовании гольцов из водоемов Таймыра применялись морфоэкологический и генетический виды анализа. Морфоэкологический анализ проводился по традиционным и общепринятым методикам (Правдин, 1966; Урбах, 1964; Майр и др., 1956; Мина, Клевезаль, 1976, Решетников, 1980). У каждой популяции были изучены размерно-весовые характеристики и возрастной состав; рост; состояние гонад, сроки и места нереста; питание; окраска; морфологические особенности. Методами многомерного анализа (UPGMA, single-linkage, complete-linkage, трех главных компонент) оценены отношения различных таймырских популяций, с помощью программы NTSYS-PS (Rohlf, 1993) построены дендрограммы их сходства.

При генетическом анализе методом электрофореза в ПААГ по стандартным методикам (Davis, 1964; Peacock, 1965) было изучено 17 ферментативных систем (SAAT(Е. С. 2. 6. 1. 1), G3PDH(1. 1. 1. 8), LDH(1. 1. 1. 27), EST(3. 1. 1-), EST-D(3. 1-.-), PGM(5. 4. 2. 2), GPI(5. 3. 1. 9), SMDH(1. 1. 1. 37), IDDH(1. 1. 1. 14), SOD(1. 15. 1. 1), FH(4. 2. 1. 2), PGDH(1. 1. 1. 44), SMEP(1. 1. 1. 4C), FDH(1. 2. 1. 1), ADH(1. 1. 1. 1), ODH(1. 1. 1. 73), СК(2. 7. 3. 2)), кодируемых 34 генными локусами, два из которых (SMDH-3, 4*; EST-2*) оказались поли-

а.

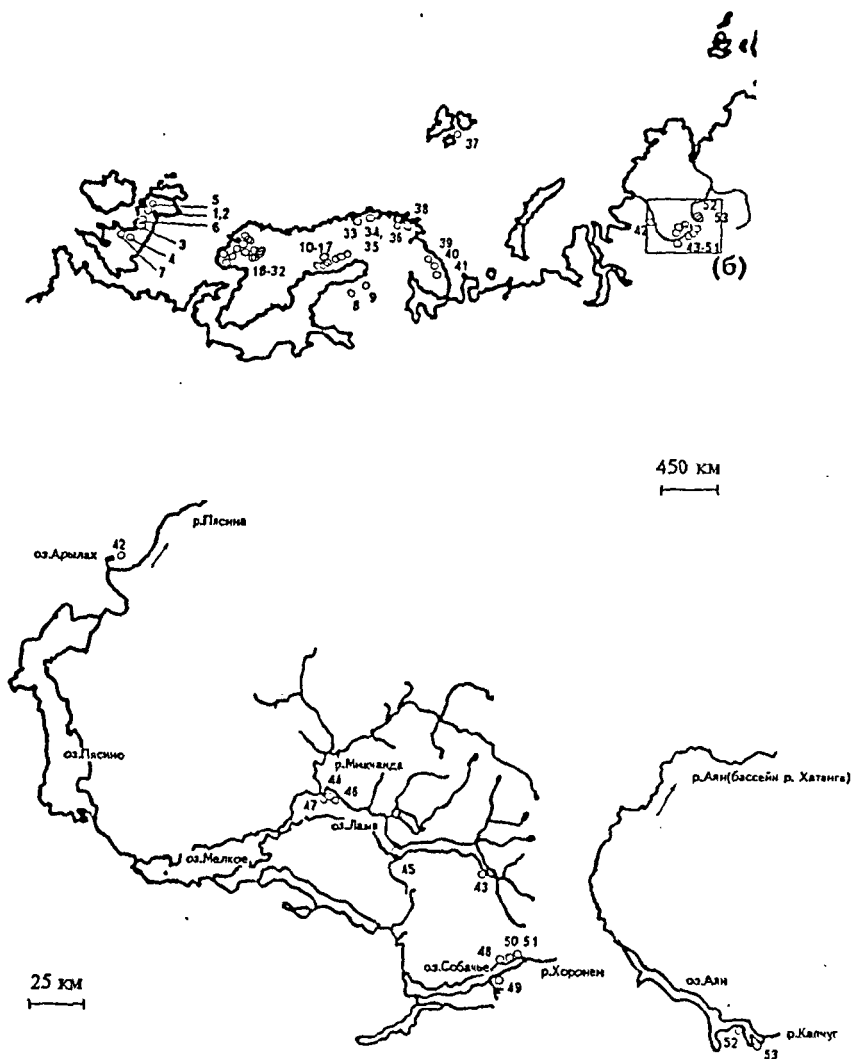


рис. I. Локализация 53 выборок арктического гольца:

а) на ареале от Балтики до Таймыра

б) в таймырских водоемах.

морфными (табл. 1). При статистической обработке использовались различные вспомогательные программы (Nei, Li, 1979; Swofford, Selander, 1981, 1988; Gentsbittel, Nicolas, 1990).

На основании собственных и литературных данных (Ferguson, 1983; Andersson et al., 1983; Hindar et al., 1986; Partington, Mills, 1988) по электрофоретической изменчивости белков изучено сравнительное разнообразие у 53 популяций арктического гольца (рис. 1а) на ареале от Балтики до Таймыра. Часть нашего материала использована при изучении изменчивости у гольцов методом таксопринта повторяющихся последовательностей ДНК (Максимов, Медников и др., 1995), результаты которого были нам предоставлены и явились основой для анализа сравнительного разнообразия у 23 форм рода *Salvelinus* на ареале от Балтики до Камчатки.

ГЛАВА 3. РАЗНООБРАЗИЕ ГОЛЬЦОВ ИЗ ВОДОЕМОВ ТАЙМЫРА.

Приводится подробное описание экологических и морфологических параметров популяций таймырских гольцов по основным исследованным водоемам. Краткая характеристика результатов морфоэкологического анализа у таймырских популяций гольцов приводится в табл 1.

Описание проведено по единой схеме и последовательности. Для крупных водоемов, представленных несколькими формами гольцов, дается характеристика фенетического разнообразия в этих водоемах. Дана обобщенная характеристика генетического разнообразия гольцов из водоемов Таймыра.

Почти все исследованные таймырские водоемы представлены "букетами" симпатрических форм. Исключением является относительно неглубокое и мелкое озеро Арылах (рис. 1б.), представленное генетически единой популяцией гольца-зврифага.

В наиболее крупном из исследованных водоемов озере Лама (рис. 1б.)

Таблица 1. Краткая характеристика результатов морфоэкологического анализа у популяций гольца из водоемов Таймыра.

форма, водоем.	N, экз. N на рис. *	характер питания	длина рыб в выборке, L, см.	возраст рыб в выборке, лет	характеристика формы по росту	диагностические признаки		
						vt	pc	sp. br
голец из оз. Арылах.	37 42	эврифаг	28.2-38.0 33.8	5-9 7	обычная	65-67 66.2	-	23-28 25.8
голец-пучеглаз-ка, оз. Лама.	86 43	бентофаг	24.2-33.5 29.8	7-18 14	тугорослая	62-65 63.8	34-50 44.6	27-32 28.3
голец Дрягина, оз. Лама.	44 44, 45	хищник	23.7-76.4 39.5	4-19 6	быстро-растущая	63-68 64.4	29-48 39.0	22-31 26.3
боганидская палия, оз. Лама.	57 46	эврифаг	25.2-58.3 39.5	3-12 8	обычная	63-67 64.6	33-50 40.3	24-30 26.7
черная палия, оз. Лама.	6 47	эврифаг	33.0-47.0 39.8	5-11 -	обычная	62-66 64.3	39-46 42.8	27-28 27.5
голец-пучеглаз-ка, оз. Собаچه.	110 48	бентофаг	22.5-33.3 25.7	13-15 14	тугорослая	61-64 62.3	31-48 43.2	28-33 29.7
голец Дрягина, оз. Собаچه.	10 49	хищник	78.0-95.0 83.3	13-16 15	быстро-растущая	63-67 65.0	35-38 36.6	29-31 30.5
боганидская палия, оз. Собаچه	36 50	эврифаг	36.0-52.0 42.8	11-13 12	обычная	63-67 64.9	34-49 43.3	26-31 29.3
черная палия, оз. Собаچه.	7 51	эврифаг	36.5-52.0 41.0	11-13 12	обычная	64-66 65.0	34-46 43.1	27-32 28.1
"озерный"голец, оз. Аян.	79 52	хищник	35.5-81.00 57.2	6-20 14	быстро-растущая	61-66 64.0	39-47 44.7	27-34 30.0
"озерно-речной"голец, оз. Аян.	65 52	хищник	34.1-66.1 46.8	9-20 14	быстро-растущая	63-65 64.2	41-49 45.7	28-33 30.4
"путоранчик", оз. Аян.	115 53	планктофаг	24.0-30.5 29.0	6-16 12	тугорослая	61-65 63.5	41-53 46.0	27-37 34.1

примечание:

* - нал. чертой - общая сумма рыбам

Таблица 2. Частоты основных (100) аллелей полиморфных локусов у популяций гольца из водоемов Таймыра.

форма, водоем.	N, экз. N на рис. *	речной бассейн (море)	локус, аллель	
			EST-2*100	MDH-3,4*100
голец из оз. Арылах.	<u>17</u> 42	р. Пясины (Карское)	0.000	1.000
голец-пучеглаз-ка, оз. Лама.	<u>27</u> 43	"	0.000	1.000
голец Дрягина, оз. Лама.	<u>18</u> 44	"	0.306	1.000
боганидская палия, оз. Лама.	<u>5</u> 45	"	0.000	1.000
черная палия, оз. Лама.	<u>17</u> 46	"	0.229	1.000
голец-пучеглаз-ка, оз. Собаچه.	<u>2</u> 47	"	0.500	1.000
голец Дрягина, оз. Собаچه.	<u>20</u> 48	"	0.000	1.000
боганидская палия, оз. Собаچه.	<u>10</u> 49	"	0.000	1.000
черная палия, оз. Собаچه.	<u>13</u> 50	"	0.269	1.000
"озерный"голец, оз. Аян.	<u>7</u> 51	"	0.286	1.000
"озерно-речной"голец, оз. Аян.	<u>11</u> 52	р. Хатанга	0.000	0.800
"путоранчик", оз. Аян.	<u>15</u> 52	(Лалтевых)	0.000	0.750
"путоранчик", оз. Аян.	<u>15</u> 53		0.000	0.717

* примечание:

- над чертой - общая сумма выборки, экз.;
- под чертой - номера выборок согласно рис. 1.

было обнаружено пять форм гольца, отличающихся друг-от друга по морфологическим особенностям и занимающих собственные экологические ниши. По частотам аллелей локуса EST-2* (табл. 2) для многих из них достоверны различия.

Так, голец-лучеглазка является глубоководной и тугорослой формой гольца. По характеру питания-бентофаг, занимает локализованную в южной части озера глубоководную нишу, отличается от большинства остальных форм озера по морфоэкологическим и генетическим особенностям. Один из наиболее крупных и быстрорастущих представителей рода *Salvelinus* - голец Дрягина является хищником, обособлен от остальных форм в озере, представлен несколькими отдельными популяциями, совершающими нерестовые и нагульные миграции по всей системе Норило-Пясинских озер. Озерные гольцы-эврифаги черная и боганидская палии обособлены от других форм, отличаются друг от друга по морфологическим и экологическим особенностям, однако их генетическое сходство, выявленное методом электрофореза, отсутствие достоверных различий по частотам аллелей полиморфного локуса EST-2*, предполагает определенный генетический обмен между ними. "Горный" голец из реки Микчанда обнаруживает высокий уровень генетических отличий, выявленный методом таксопринта рестриктазной ДНК (Максимов, Медников и др., 1995), и сопоставимый с таким "хорошим" видом как *S. leucomaenis*. При этом результаты морфоэкологического анализа позволяют рассматривать его по отношению к остальным таймырским гольцам лишь в качестве обособленной формы (рис. 2а, 2б, 3).

В другом, крупном водоеме Норило-Пясинской водной системы - озере Лобачьем (рис. 1б.) было обнаружено четыре формы гольца: голец Дрягина, голец-"лучеглазка", боганидская и черная палии. Все формы различались по морфоэкологическим параметрам, имели генетические отличия (табл. 1, 2). У боганидской и черной палии были обнаружены совместный

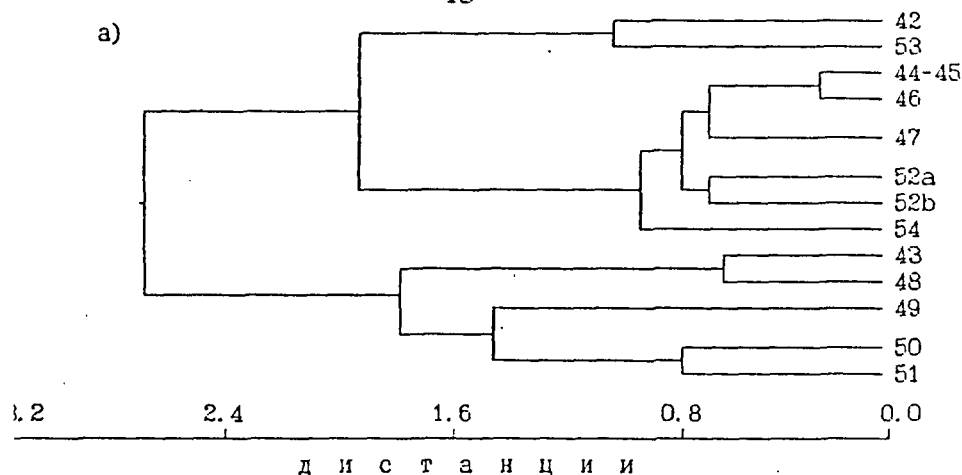
нерест, наличие общих участков нерестилищ, гибридных по окраске форм. Учитывая генетическое сходство, выявленное методом электрофореза, эти формы следует рассматривать в рамках единой панмиксной популяции. При сравнении гольцов из озер Собачье и Лама было выявлено сильное сходство одноименных форм по морфоэкологическим (росту, срокам и особенностям нереста, многим пластическим и меристическим признакам, морфологии) и генетическим особенностям. Учитывая близость экологических условий в этих озерах можно говорить о параллельной изменчивости при сходных условиях формообразования.

У аллопатрических по отношению к гольцам Норило-Пясинской водной системы - гольцов из озера Аян было выделено три формы гольца, хорошо различимых по морфоэкологическим параметрам (табл. 1). Так, голец-"путоранчик" является мелкой и тугорослой формой, по характеру питания - планктофаг, отличается от остальных исследованных таймырских форм большим числом тычинок, занимает собственную, предположительно глубоководную нишу. "Озерный" и "озерно-речной" гольцы являются крупными и быстрорастущими хищниками, близки по многим морфологическим признакам, различаются главным образом по размерно-весовым характеристикам, росту, отдельными кагульными и нерестовыми участками в озере. По частотам аллелей полиморфных локусов *smcn-3,4** (табл. 2) все три формы не обнаруживают достоверных различий; по остальным исследованным белковым локусам они сходны. Это дает основание рассматривать их в рамках единой панмиксной популяции.

При рассмотрении отношений таймырских гольцов по 24 пластическим и 9 меристическим признакам различными методами многомерного анализа выявились следующие важные особенности:

1. На характер кластеризации по пластическим признакам сильное влияние оказал размерный состав выборки (рис. 2а), несмотря на то что признак длины тела был исключен из анализа. Это еще раз доказывает

а)



б)

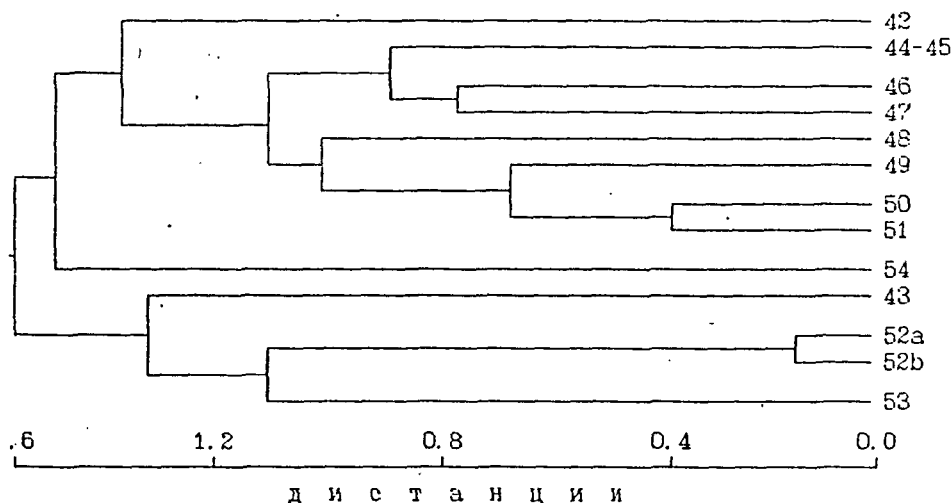


рис. 2. Дендрограмма сходства популяций таймырских гольцов
 а) по 24 пластическим признакам (кластеризация по методу complete-linkage).
 б) по 9 меристическим признакам (кластеризация по методу UPGMA).
 обозначения: 52a - "озерный" голец из оз. Аян; 52b - "озерно-речной" голец из оз. Аян; 54 - "горный" голец из реки Микчанда; остальные - согласно рис. 16 и табл. 1,2.

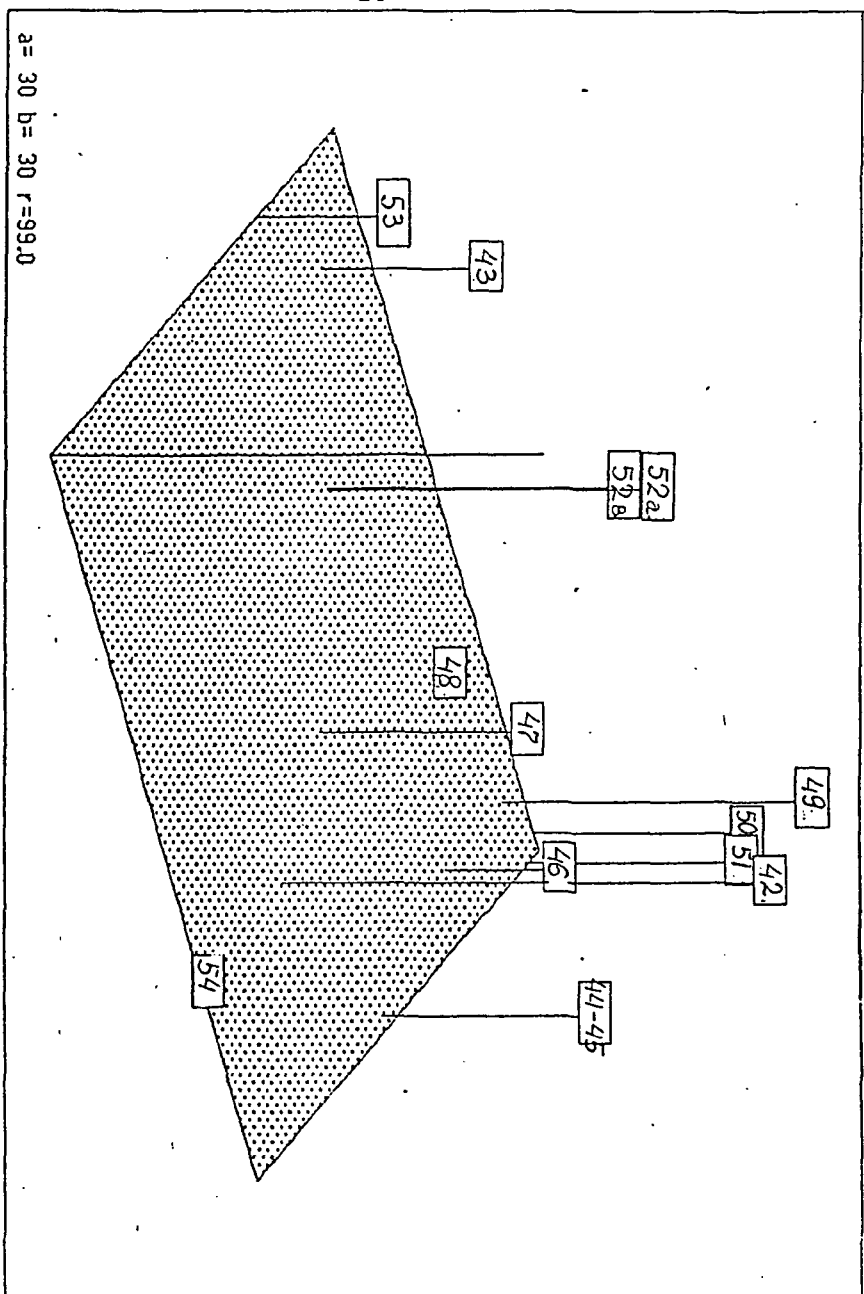


рис. 3. Сходство таймырских гольцов по 9 меристическим признакам, оцененное методом трех главных компонент.

Обозначения согласно рис. 2.

что по данным признакам сравнение правомерно только для соразмерных групп рыб (Мина, Клевезаль, 1976).

2. При сравнении по меристическим признакам наибольший уровень различий был выявлен для аллопатрических по отношению друг к другу гольцов озера Аян и Норилско-Пясинских водной системы (рис. 2б). Высокий уровень отличий от остальных гольцов был характерен и для "горного" гольца из реки Микчанда. Кластеризация большинства форм из озер Лама, Собачье и Арылах определялась родством по водоему.

3. При рассмотрении отношений таймырских форм по меристическим признакам методом главных компонент (рис. 3) заметна обособленность глубоководных форм (голец-пучеглазка из озера Лама и озера Собачье, голец-"путоранчик" из озера Аян), а также "горного" гольца из реки Микчанда.

ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГОЛЬЦОВ НА АРЕАЛЕ.

Обсуждается выявленная методом электрофореза генетическая дифференциация у гольцов на ареале от Балтики до Таймыра и выявленная методом таксопринта повторяющихся последовательностей ДНК генетическая изменчивость у различных форм гольцов на ареале от Балтики до Камчатки.

Анализируемые нами 53 выборки арктического гольца на участке ареала от Балтики до Таймыра были условно разделены на пять географических регионов (табл. 3.). Генетическая дифференциация между популяциями из регионов незначительна. Различия между популяциями внутри регионов и между регионами имеют сопоставимые значения (табл. 3.). Юстроенная по генетическим дистанциям дендрограмма (рис. 4) показала, что порядок кластеризации многих популяций не соответствует их географическому положению.

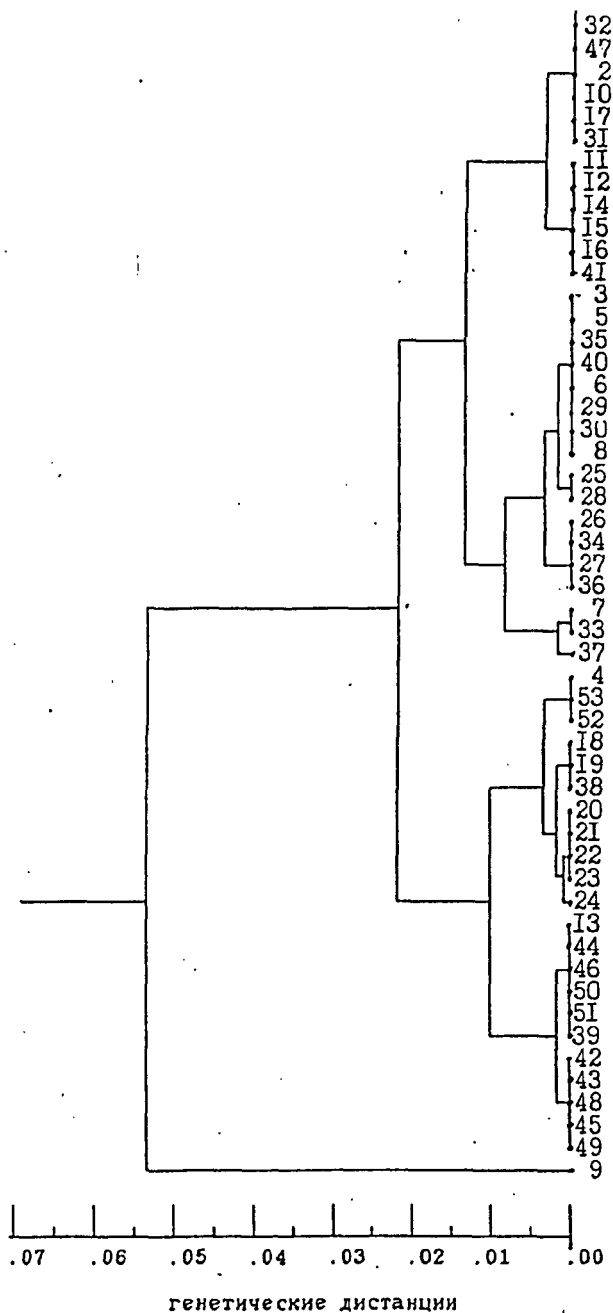


рис. 4. Генетические расстояния (по Nei, 1978; $D \times 1000$) между популяциями арктического гольца на ареале от Балтики до Таймыра. Обозначения согласно рис. 1.

Таблица 3. Генетические дистанции* (Nei, 1978; D_x1000) между популяциями внутри регионов и между разными регионами.

	Р е г и о н ы**				
	I	II	III	IV	V
I: Англия	8.5(33)	14.8(67)	9.9(35)	9.9(51)	27.4(57)
II: Балтика		19.5(92)	6.0(87)	15.4(65)	22.1(66)
II: Южн. Норвегия			10.1(30)	9.8(45)	20.2(53)
IV: Сев. Норвегия				11.5(44)	19.9(48)
V: Таймыр.					2.3(9)

примечание:

* - Минимальные значения во всех случаях равны нулю. Средние значения перед скобками, максимальные - в скобках.

** - названия регионов даны условно

Проведенное нами сравнительное исследование показывает, что для популяций арктического гольца, обитающих на ареале от Балтики до Таймыра характерен низкий уровень генетической изменчивости и дивергенции (Осинов, Павлов, Максимов, 1995). На огромном участке ареала у гольца полиморфны фактически лишь три локуса (EST-2*, SMDH-3, 4*). К примеру, анализ только 6 популяций из Канады и Северной Америки выявляет более высокий уровень средней гетерозиготности ($H_s=0.29$ против 0.023) и общего генного разнообразия ($H_t=0.061$ против 0.037). Значения H_s и H_t для североамериканских популяций даны по Andersson et al., 1983). В отличие от арктического гольца Евразии у разных его

форм из Северной Америки выявлены с высокими частотами альтернативные аллели не только в локусе EST-2*, но и в локусах LDH-5*, GPI-3* sAAT-2,3*, хотя локусы SMDH-3,4* у них мономорфны (Kornfield et al. 1990).

Сравнение 23 форм гольца из различных участков ареала от Балтики до Камчатки по результатам таксоопринта повторяющихся последовательностей ДНК также свидетельствует о низкой генетической изменчивости и дивергенции большинства таймырских форм как относительно друг друга, так и относительно многих популяций арктического гольца на ареале от Балтики до Таймыра. Это подтверждается и проводимыми ранее исследованиями по гибридизации ядерной ДНК ДНК у гольцов (Каукоранта др., 1982).

Выявленная при этом высокая степень генетической обособленности "горного" гольца из реки Микчанда (бассейн оз. Лама), может быть объяснена существованием в прошлом минимум двух временных инвазий гольцов в таймырские водоемы.

Вопрос происхождения и расселения различных форм гольцов на ареале чрезвычайно запутан и усложнен, в частности, из-за различных точек зрения палеогеографов на процессы ледникового и послеледникового времени (Урванцев, 1929, 1957; Линдберг, 1972; Рогожин, 1967, 1975; Пармузин, Сиделев, 1975; Величко и др., 1980, 1993; Кинд, 1971; Кинд, Леонов, 1982; Гросвальд, 1983, 1989; и др.)

На наш взгляд, общий низкий уровень генетической дивергенции арктического гольца на значительной части ареала (от Балтики до Таймыра) и в то же время неоднородность морфологической и генетической дифференциации внутри отдельных регионов (Таймыр, бассейн Балтийского моря), по крайней мере, частично связаны с историческим прошлым. Речь идет о достаточно сложном характере и путях расселения гольца из ледниковых рефугиумов. Не исключено, что в качестве основного рефугиума

лужила система приледниковых водоемов (Квасов, 1975; Гросвальд, 1983, 1989) признаваемых современными сторонниками материковых (Белыничко и др., 1993) и покровных "морских" (Гросвальд, 1983; 1989) оледенений. С приледниковыми водоемами связывается послеледниковое заселение многих групп животных и рыб (Кудерский, 1971, 1972, 1987, 1990).

В разделе, посвященном формообразованию у гольцов кратко рассматриваются существующие точки зрения на проблему становления вида. На основе проведенного исследования анализируются различные примеры симпатрического и аллопатрического обитания популяций, рассматриваются вопросы изоляции форм в различных водоемах, а также скорости их дивергенции в зависимости от занимаемых ниш.

ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ГОЛЬЦОВ ТАЙМЫРА.

Выделение гольцов в самостоятельную группу из рода *Salmo* было сделано (Nilsson, 1832) на основании отсутствия у них зубов на рукоятке жабры. В настоящее время выделение гольцов в род *Salvelinus* признано большинством исследователей. Однако, внутривидовая градация обусловлена специфическими особенностями гольцов, проявляющимися, в первую очередь, в их фенетическом разнообразии.

Согласно нашей позиции и позиций ряда исследователей (Саввантова, 1973, 1985, 1989; Мина, 1986; и др.), рассматривающих большинство форм и группировок арктического гольца в рамках обширной популяционной системы (в понимании Гранта, 1980, 1991) самого сложного иерархического уровня, большинство исследованных нами таймырских популяций и форм (за исключением "горного" гольца из реки Микчанда, который требует дополнительных исследований) относятся к полономатриксному виду *alpinus complex sensu lato*.

Эта точка зрения близка к мнению других авторов, выделяющих в ро-

де *Salvelinus* большее число комплексных видов (Behnke, 1972, 1980, 1984, 1988). Согласно их взглядам, таймырских гольцов также следует относить к *S. alpinus* complex (в понимании этих ученых).

Не исключено, что с точки зрения отдельных ученых, стоящих на "дробительных" позициях в систематике рода *Salvelinus* (Викторовский, 1978; Глубоковский, 1977, 1979, 1990, 1993; Черешнев, 1981, 1988; и др.) некоторые из изученных нами таймырских гольцов заслуживают видового статуса, однако мы их рассматриваем как слабо дивергировавшие друг от друга формы, относящиеся к арктической группе *S. alpinus sensu lato*. Гольцы этой группы наиболее близки к "типовому" гольцу, описанному Линнеем; имеют, на наш взгляд, общего предка с европейскими популяциями; выделение какой-либо из изученных форм в самостоятельный вид неправомерно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Проведенное исследование выявило важные особенности разнообразия гольцов в различных водоемах Таймыра, которые, на наш взгляд, характерны для многих видов высоких широт.

Изученная нами ситуация у таймырских гольцов свидетельствует об интенсивном формообразовании и формировании фенетического и генетического разнообразия. Фактически, во всех крупных водоемах обитает несколько форм, занимающих собственные экологические ниши. Основными факторами, определяющими расхождение гольцов в таймырских озерах являются пространственная изоляция, изоляция по местам и срокам нереста, трофический полиморфизм. Из факторов, влияющих на дивергенцию различных морф, можно выделить:

а) "богатство выбора" экологических ниш в водоеме и возможность групповой изоляции в этих нишах.

б) относительно стабильные экологические условия в водоеме, обеспечивающие закрепление полиморфных признаков и дальнейшую дивергенцию возникших экоформ.

г) временной фактор дивергенции, обеспечивающий закрепление приобретенных признаков на уровне генотипа и, в конечном счете, делающий изменения необратимыми.

Выявление сходных экоформ в озерах Лама и Собаچه свидетельствуют о параллельной изменчивости при близких экологических условиях формообразования.

Скорость дивергенции форм во многом зависит от конкретных экологических ниш и их стабильности. Так, глубоководный голец-пучеглазка из озер Лама и Собаچه резко отличается по уровню фенетической и генетической дивергенции от остальных озерных форм. Если предположить время дивергенции одинаковым для большинства таймырских голецов (за исключением "горного" гольца из реки Микчанда), то станет очевидно, что процессы обособления глубоководных форм сопровождается наиболее быстрыми изменениями.

Большинство изученных таймырских форм фенетически хорошо различимы и отличны друг от друга, многие из них в настоящий момент репродуктивно изолированы. В то же время, генетически большинство популяций Таймыра представляет собой слабо дивергировавшую группу с низким уровнем изменчивости. Казалось бы, предполагая общего предка для большинства таймырских популяций, можно говорить о сильном отставании формирования генетического разнообразия от фенетического. Однако сопоставление скорости генетической и фенетической дивергенции вряд ли возможно, в первую очередь, из-за малоизученности и чрезвычайно сложного характера проявления генов. В нашей работе это хорошо видно на примере "горного" гольца из реки Микчанда (озеро Лама). Выявленные методом таксопринта рестриктной ДНК (Максимов, Медников и др.,

1995) генетические отличия этой формы от многих представителей рода *Salvelinus* сопоставимы с таким "хорошим" видом как *S. leucomaenis* и плохо согласуются с относительно небольшим уровнем фенетической дивергенции от других таймырских гольцов.

Применение популяционного подхода для изучения биоразнообразия в высоких широтах является не только оправданным, но и объективно необходимым. Каждый из исследованных водоемов характеризовался собственным числом форм и популяций гольцов, уникальностью их отношений и характеристик. В каждом крупном водоеме Таймыра выявлено интенсивное формообразование. Гольцы Таймыра представляют собой уникальный плацдарм для изучения путей микроэволюции. Основной эволюционной единицей здесь являются конкретные формы и популяции.

Гольцы являются своеобразными индикаторами состояния северных экосистем, они весьма чувствительны к загрязнению водоемов (Савваитова, 1989). А такие особенности таймырских форм как длительная продолжительность жизни, позднее созревание, неежегодный нерест, локализация всего в одном-нескольких водоемах делают их особенно подверженными антропогенному влиянию. Очевидно, что подобные формы и популяции являются и основной экологической единицей в вопросах сохранения и формирования биоразнообразия в высоких широтах.

ВЫВОДЫ:

1. Арктические гольцы в крупных водоемах Таймыра представлены симпатрическими формами, различающимися по морфоэкологическим параметрам. Для многих озерных форм достоверны генетические различия.
2. Сходство экологических условий некоторых водоемов (озеро Лама, озеро Собачье) обуславливает независимое становление в них сходных

экоформ. В тоже время длительная аллопатрическая изоляция гольцов Норило-Пясинской и Котуй-Хатангской водных систем выражается в высоком уровне их фенетических различий, качественных генетических различиях (полиморфны различные белковые локусы).

3. Сравнительный анализ разнообразия показал, что на ареале от Балтики до Таймыра арктические гольцы представлены генетически слабо дивергировавшей группой, с низкой степенью изменчивости и низким уровнем генного разнообразия.

4. Проведенное нами исследование свидетельствует об интенсивных процессах формообразования в таймырских водоемах. Для большинства таймырских гольцов как и для многих популяций на ареале от Балтики до Таймыра характерны начальные стадии видо(формо-)образования

5. Большинство популяций таймырских гольцов, как и большинство популяций арктического гольца на ареале от Балтики до Таймыра имеют общего предка, который распространился на этой части ареала в последне-ковое время.

6. Основную часть изученных популяций гольцов из водоемов Таймыра составляют слабо дивергировавшие формы, относящиеся к *S. alpinus sensu lato*, и близкие к "типовому" гольцу *S. alpinus s. str.*, описанному Линнеем. Статус "горного" гольца из реки Микчанда требует уточнения.

7. Эволюционная и экологическая ценность популяций, подобных гольцам Таймыра, их уникальность, доказывает объективную необходимость применения популяционного подхода при изучении и сохранении биоразнообразия в высоких широтах.

СПИСОК СТАТЕЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Pavlov S. D. Stone charr from Kamchatka river. // 1991. ISACF information series, No.5, Inst. Fresh. Res., Drottningholm, p. 131-135.
2. Павлов С. Д., Савваитова К. А., Максимов В. А. 1994. О взаимоотношениях симпатрических группировок арктических гольцов в озере Собачье (Норило-Пясинская водная система) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Л.: Изд-во ГОСНИОРХ. С. 148 - 151.
3. Савваитова К. А., Пичугин М. Ю., Максимов В. А., Максимов С. В., Павлов С. Д. Изменение состава ихтиофауны водоемов Норило-Пясинской водной системы в условиях интенсивного антропогенного воздействия // Вопросы ихтиологии. - 1994 - Т.: 34, N 4. - С. 566-569.
4. Савваитова К. А., Медников Б. М., Ломов А. А., Максимов В. А., Павлов С. Д. Горный голец - новая форма арктического гольца (род *Salvelinus*) из водоемов Таймыра // Вопросы ихтиологии. - 1995 - в п е ч а т и .
5. Осинев А. Г., Павлов С. Д., Максимов А. В. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация арктического гольца *Salvelinus alpinus* L. на ареале от Балтики до Таймыра // Генетика. - 1995 - в п е ч а т и .