

УДК 575.174:597.553.2

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МЕЖДУ СИМПАТРИЧНЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ БЛИЗКИХ ВИДОВ ГОЛЬЦОВ – МАЛЬМЫ *Salvelinus malma* И БЕЛОГО ГОЛЬЦА *Salvelinus albus*

© 2016 г. Е. А. Салменкова

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991

e-mail: salm@vigg.ru

Поступила в редакцию 14.04.2015 г.

Близкородственные гольцы *Salvelinus malma* и *Salvelinus albus*, симпатрично обитающие в бассейне реки Камчатки и в камчатском озере Кроноцком, привлекают внимание исследователей в связи с их происхождением и дискутируемым таксономическим статусом. Предшествующие исследования симпатричных популяций этих гольцов обнаружили между ними небольшие, но статистически значимые генетические различия по ряду молекулярных маркеров, что предполагало наличие генетического обмена и гибридизации. В настоящей работе на основе анализа данных о генотипах по девяти микросателлитным локусам показан значительный уровень исторической и современной генетической миграции между симпатричными популяциями этих гольцов. На индивидуальном уровне обнаружена высокая степень гибридизации, наблюдаемая преимущественно среди особей мальмы исследуемых популяций. Полученные свидетельства генетического взаимодействия между симпатричными *S. malma* и *S. albus* не поддерживают представления о самостоятельном видовом статусе *S. albus*.

Ключевые слова: гольцы, *Salvelinus malma*, *Salvelinus albus*, симпатричные популяции, микросателлитная ДНК, генетическая миграция, гибридизация.

DOI: 10.7868/S0016675816010124

Для гольцовых рыб рода *Salvelinus* (сем. Salmonidae), широко распространенных в водоемах Северного полушария, характерно образование симпатричных близкородственных форм с разными уровнями морфологической, экологической и генетической дивергенции. Подобное формообразование особенно выражено и хорошо изучено у арктического гольца *Salvelinus alpinus* [1–6 и мн. др.] и в несколько меньшей степени — у северной мальмы *Salvelinus malma malma* (далее в тексте для краткости *Salvelinus malma*) [7, 8]. Таксономический статус таких симпатричных форм активно дискутировался [1, 2, 4, 7–9] и некоторым из них был присвоен статус самостоятельных видов [8, 10]. Большой интерес исследователей вызвал описанный М.К. Глубоковским [10] в качестве нового вида белый голец *Salvelinus albus*, симпатрично обитающий с мальмой в бассейне р. Камчатки и фенотипически с ней очень сходный. Тогда же белый голец был описан Р.М. Викторовским как одна из внутривидовых форм, или локальных популяций мальмы оз. Кроноцкого (п-ов Камчатка) [7]. Позднее М.К. Глубоковский [8] идентифицировал эту форму с описанным им *S. albus* и показал, что белый голец надежно дифференцируется от мальмы только по особенностям анатомии черепа (индексам кра-

ниологических признаков) по достижении длины тела 25–30 см. По данным того же автора, в бассейне р. Камчатки существует и трофическая дивергенция между мальмой — бентофагом и белым гольцом — хищником, но эта дивергенция не является полной. В сводке Черешнева с соавт. [11] белый голец также представлен как самостоятельный вид. Однако мнение о видовой самостоятельности белого гольца рядом ихтиологов подвергается сомнению [1, 9].

Мы провели сравнительное молекулярно-генетическое исследование симпатричных популяций мальмы *S. malma* и белого гольца *S. albus*, обитающих в бассейне р. Камчатки и в оз. Кроноцком [12, 13] и обобщили собственные и имеющиеся по этому вопросу литературные данные (обзор: [14]). По большинству различных генетических маркеров (аллозимы, PCR-RFLP мтДНК, сиквенсы *cytb* + D-loop мтДНК, микросателлитные локусы) дифференциация между симпатричными *S. malma* и *S. albus* оказалась слабой, но статистически значимой, а по некоторым данным статистически незначимой. Следовательно, полная репродуктивная изоляция между исследованными гольцами отсутствовала, а обнаруженные генетические различия соответствовали таковым

Таблица 1. Матрица оценок генетической дифференциации (F_{ST} выше диагонали, ρ_{ST} ниже диагонали) между выборками белого гольца *Salvelinus albus* (Б) и северной мальмы *S. malma* (М) по девяти микросателлитным локусам

Выборки (в скобках размер выборки)	Выборки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Б, протока Азабачья (50)	–	–0.0035	0.1559*	0.0277*	0.0078	0.1096*	–	–
2. Б, р. Радуга (42)	–0.0066	–	0.1562*	0.0172*	0.0069	0.1196*	–	–
3. Б, оз. Кроноцкое (46)	0.2211*	0.2556*	–	0.1288	0.1331	0.0631*	0.1553*	0.1253*
4. М, протока Азабачья (19)	–0.0032	–0.0118	0.2419*	–	0.0159	0.1230*	–	–
5. М, р. Радуга (7)	0.0993	0.1603*	0.0274	0.1649*	–	0.1157	–	–
6. М, оз. Кроноцкое (8)	0.4427*	0.4984*	0.1143*	0.4906*	0.0997	–	0.1141*	0.1150*
7. Б, пр. Азабачья + р. Радуга (92)	–	–	0.2495*	–	–	0.4813*	–	0.0161*
8. М, пр. Азабачья + р. Радуга (26)	–	–	0.1727*	–	–	0.3985*	–0.0005	–

Примечание. Показатели генетической дифференциации: F_{ST} – на основе варiances частот аллелей, ρ_{ST} – на основе варiances размеров аллелей.

* Различия достоверны при уровне значимости $P < 0.003$.

между географически близкими популяциями мальмы.

Было высказано предположение о том, что наличие небольшой, но статистически значимой дифференциации между *S. malma* и *S. albus* может быть связано с ограничением свободного обмена генами между ними вследствие адаптивной дивергенции этих гольцов [13, 14] по типу так называемой “изоляции путем адаптации” [15]. В данном случае, по-видимому, имеет место небольшая степень изоляции, и предполагается определенный уровень генетического обмена или гибридизации между исследуемыми гольцами [13, 14]. По мнению Олейник с соавт. [16], нашедших значимые, но также небольшие различия по мтДНК между симпатричными *S. malma* и *S. albus*, эти различия являются проявлением следов древнего полиморфизма, которым обладал общий предок этих гольцов, и последовавшего затем неполного сортирования линий мтДНК в процессе их дивергенции. Авторы высказали сомнение относительно возможности современного генетического обмена между этими видами гольцов.

В последние годы появились статистические методы и программы, которые позволяют определить величину генетического обмена (gene flow), оценивая уровни как исторической (или коалесцентной – вглубь на протяжении поколений числом $4N_e$ [17]), так и современной миграции между исследуемыми популяциями, видами, группами. Задача настоящей работы состояла в получении оценок генетического взаимодействия, или генетической миграции, между симпатричными популяциями *S. malma* и *S. albus* с использованием соответствующих программ на основе имеющихся собственных данных о микросателлитной изменчивости в этих популяциях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа были использованы полученные ранее данные [13] по выборкам, собранным в 2006 г. в протоке Азабачьей ($53^{\circ}13' N$, $162^{\circ}01' E$), соединяющей р. Камчатку с оз. Азабачьим, в небольшой р. Радуге, впадающей в р. Камчатку поблизости, напротив устья протоки, а также по выборкам, собранным в 2003 г. в оз. Кроноцком ($54^{\circ}42' N$, $160^{\circ}22' E$; Кроноцкий заповедник). Размеры выборок приведены в табл. 1. Образцы ДНК были проанализированы по девяти микросателлитным локусам – *Smm3*, *Smm5*, *Smm10*, *Smm21*, *Smm22*, *Ssa197*, *Omy301*, *Ogo1a* и *SSOSL456*. Детали анализа микросателлитных локусов, статистического анализа их изменчивости и генетической дифференциации выборок подробно описаны в [13].

Для оценки исторической миграции между симпатричными популяциями *S. malma* и *S. albus* применяли программу MIGRATE 3.2.1 [18, 19], которая оценивает исторический поток генов (иммиграцию) и эффективный размер популяции, используя вероятностный подход на основе теории коалесценции методами максимального правдоподобия или байесовского анализа. На основе многолокусных генотипов программа рассчитывает эффективный размер популяций через величину Θ , равную $4N_e\mu$ (где N_e – эффективный размер популяции, μ – скорость мутирования), и оценивает поток генов как $M = m\mu$ (m – коэффициент миграции) между популяциями, исходя из островной модели миграции в условиях равновесия. В отличие от традиционных методов F -статистики [20], программа MIGRATE позволяет оценивать неравные размеры сравниваемых популяций и несимметричную миграцию. Мы использовали байесовский подход для начального выбора модели миграции, следуя описанию методики на сайте

программы (<http://popgen.sc.fsu.edu/Migrate/Migrate-n.html>). Далее для оценки миграции и эффективного размера популяций применяли метод максимального правдоподобия, проводя расчет не менее трех раз; вначале использовали заданные программой параметры и получали из F_{ST} величины Θ и M , которые затем использовали в программе в качестве исходных параметров эффективной численности и миграции; расчеты включали стандартный “heating”.

Оценки современной миграции получали с помощью программы BAYESASS 3.0 [21]. Она оценивает миграцию между популяциями в нескольких последних поколениях также с использованием байесовского подхода на основе данных о многолокусных генотипах, при этом не требуется, чтобы популяции находились в состоянии генетического равновесия. Программа позволяет также идентифицировать долю мигрантов 1-го и 2-го поколений на индивидуальном уровне в анализируемой выборке. Исходя из рекомендаций руководства программы, задавались следующие параметры расчетов: число итераций Марковских цепей Монте-Карло – 10 000 000 с выборкой через каждые 2000 итераций и “сбросом” (burn-in) первых 1 000 000 итераций. Результаты нескольких повторов программы для конкретных данных были очень близкими.

Для сравнения были рассчитаны также оценки эффективного числа мигрантов $N_e m$ из величины F_{ST} на основе островной модели Райта [20], предполагающей равные и постоянные эффективные размеры популяций и равновесие дрейфа и миграции; в этом случае $N_e m = (1/F_{ST} - 1)/4$. Использовали также метод оценки $N_e m$ на основе частных аллелей по Слаткину [22], как реализовано в программе Генероп [23].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены данные о размерах выборок из популяций *S. albus* и *S. malma*, исследованных по девяти микросателлитным локусам, и величинах дифференциации между ними (из [13]). Выборки белого гольца из протоки Азабачьей и р. Радуга между собой статистически значимо не различались, не было различий и между выборками мальмы из тех же мест, поэтому в дальнейшем анализе мы использовали объединенные выборки (пр. Азабачья + р. Радуга = бассейн р. Камчатка) как для белого гольца, так и для мальмы. Генетические различия между симпатричными популяциями *S. malma* и *S. albus* оказались очень небольшими, но статистически значимыми по объединенным выборкам из бассейна р. Камчатка ($F_{ST} = 0.0161$, $P < 0.003$), несколько большими были различия среди выборок из протоки Азабачьей ($F_{ST} = 0.0277$, $P < 0.003$). Еще более различа-

лись между собой симпатричные популяции этих гольцов в бассейне оз. Кроноцкого ($F_{ST} = 0.0631$, $P < 0.003$). Показатели ρ_{ST} , оценивающие дифференциацию на основе дисперсии размеров аллелей, не выявляют различий ни между объединенными выборками белого гольца и мальмы из бассейна р. Камчатки, ни между выборками из протоки Азабачьей, но подобно показателям F_{ST} показывают значительную дифференциацию между аллопатричными популяциями бассейна Камчатки и оз. Кроноцкого как у *S. malma*, так и у *S. albus* (табл. 1).

Столь невысокие, но статистически значимые величины генетических различий между симпатричными популяциями *S. malma* и *S. albus* свидетельствуют о наличии определенного генетического обмена или гибридизации между ними. С помощью программ MIGRATE и BAYESASS мы попытались получить оценки связывающего их уровня миграции. Вначале программа MIGRATE, оценивающая историческую миграцию на основе теории коалесценции, была использована для определения наиболее вероятной в нашем случае модели миграции, которая соответствует генетическому взаимодействию между изучаемыми симпатричными популяциями. Следуя руководству, приведенному на сайте программы, с помощью байесовского подхода в симпатричных локальных парах оценивались вероятности: 1) симметричной миграции, 2) миграции от первого вида – *S. albus* (Б) ко второму – *S. malma* (М), 3) от М к Б, 4) панмиксии. Многократно повторенные с помощью MIGRATE расчеты для всех вариантов показали, что модель панмиксии имеет практически нулевую вероятность, максимально вероятна миграция от М к Б, менее вероятны миграция от Б к М и симметричная миграция – как у гольцов в бассейне Камчатки, так и в Кроноцком озере.

Для оценки в симпатричных парах популяций с помощью MIGRATE параметров миграции M и эффективного размера популяции Θ и на их основе – коэффициента миграции m , N_e и эффективной миграции $N_e m$ был использован вариант расчета методом максимального правдоподобия. Программа дает максимально правдоподобные оценки Θ и M и их вероятностные распределения. Полученные оценки и рассчитанные из них величины m и $N_e m$ ($m = M/\mu$ и $N_e m = \Theta M/4$) представлены в табл. 2. Как видим, оценки m и $N_e m$ прямо зависят от использованной в расчете величины скорости мутирования μ микросателлитных локусов. По литературным данным, диапазон скорости мутирования микросателлитных локусов составляет $1 \times 10^{-3} - 1 \times 10^{-5}$, в среднем 5×10^{-4} [24]. Согласно оценке Крейн с соавт. [25], у мальмы средняя скорость мутирования двух высокополиморфных микросателлитных локусов со-

Таблица 2. Оценка уровней исторической (MIGRATE) и современной (BAYESASS) генетической миграции между симпатричными популяциями белого гольца *S. albus* (Б) и мальмы *S. malma* (М)

Локальность	Направление миграции	Показатели исторической миграции				$N_e m$ (Wright, 1931)	$N_e m$ (Slatkin, 1985)	Современная (им)миграция m
		Θ ($4N_e\mu$)	M (m/μ)	m	$N_e m$			
Протока Азабачья	М → Б	1.84 (1.70–1.99)	5.5 (4.5–6.0)	0.018 (0.016–0.020)	2.5	8.8	2.8	0.060 (0.015–0.105)
	Б → М	0.77 (0.65–0.88)	16.5 (14.8–8.2)	0.053 (0.048–0.060)	3.2			0.151 (0.043–0.259)
Бассейн реки Камчатки (пр. Азабачья + р. Радуга)	М → Б	0.89 (0.84–0.94)	28.8 (27.3–30.3)	0.094 (0.088–0.098)	6.4	15.2	3.3	0.032 (0.010–0.054)
	Б → М	1.37 (1.24–1.51)	22.9 (21.7–24.2)	0.074 (0.069–0.079)	7.8			0.179 (0.084–0.095)
Кроноцкое озеро	М → Б	1.04 (0.95–1.13)	5.5 (4.8–6.3)	0.018 (0.016–0.020)	1.4	3.7	1.8	0.037 (0.011–0.063)
	Б → М	0.77 (0.66–0.89)	4.0 (3.4–4.7)	0.013 (0.011–0.015)	0.8			0.132 (0.067–0.197)

Примечание. В скобках – 95%-ные доверительные интервалы.

ставляет 3.25×10^{-3} ; эта оценка μ использовалась в расчетах для данных в табл. 2. Но поскольку исследовавшиеся нами микросателлитные локусы были гораздо менее полиморфны, для них μ может быть как минимум в 6.5 раза меньше ($3.25 \times 10^{-3} : 5 \times 10^{-4} = 6.5$), соответственно и приведенные здесь величины m и $N_e m$ могут быть меньше. В табл. 2 для сравнения включены также более традиционные оценки числа мигрантов согласно островной модели [20] и оценки, определенные методом Слаткина [22] на основе частных аллелей в программе Genepop 4.0 [23]. Эти оценки незначительно отличаются от оценок, полученных в MIGRATE.

В табл. 2 даны также оценки современной миграции (точнее – иммиграции) и их доверительные интервалы, полученные в программе BAYESASS. Видно, что современная миграция в симпатричных локальных парах гольцов направлена преимущественно от *S. albus* к *S. malma*. Хотя полученные оценки миграции между симпатричными *S. albus* и *S. malma* могут быть не очень точными из-за невысоких уровней генетической дифференциации (как указано в [21]), тем не менее очевидно, что историческая миграция между ними явно меньше современной. Причем современная миграция одинаково асимметрична и в бассейне р. Камчатки, где преобладают проходные формы, и у озерных форм в Кроноцком озере.

Программа BAYESASS дает также вероятностные оценки доли миграционного происхождения каждой особи анализируемой выборки, т.е. доли первого и второго поколений мигрантов. Оказалось, что в камчатской выборке *S. albus* 6–6.5%

особей на 50% и более являются потомками *S. malma*. В камчатской выборке *S. malma* 27% особей являются на 50–80% потомками *S. albus*. В кроноцкой выборке *S. albus* 13% особей примерно на треть являются потомками *S. malma*, а в малой кроноцкой выборке *S. malma* 50% особей на 50–70% являются потомками *S. albus*. Таким образом, 27–50% от числа особей мальмы, исследованных в этих выборках, являются гибридами с белым гольцом или потомками от возвратного скрещивания гибридов преимущественно с белым гольцом. Из-за отсутствия статистических оценок не представляется возможным судить о точности этих величин, хотя они могут быть довольно приближительными ввиду небольших размеров выборок, особенно выборок мальмы. Тем не менее с большой долей вероятности эти оценки свидетельствуют о происходящей на современном этапе гибридизации между симпатричными *S. albus* и *S. malma* в каждой из исследованных локальностей. При этом гибриды значительно чаще обнаруживаются в выборках фенотипической мальмы, т.е., как правило, обладают фенотипом мальмы.

Как соотносятся наши результаты с немногочисленными известными величинами миграции среди симпатричных форм у других гольцов? Полученные нами оценки как исторической, так и современной миграции между симпатричными *S. albus* и *S. malma* значительно превышают аналогичные оценки между симпатричными формами (темной и светлой) арктического гольца *S. alpinus*, обитающими в одном из озер о. Ньюфаундленда [26]. Последние существенно дифференцированы и морфоэкологически, и по микросателлитным локусам, т.е. репродуктивно изолированы, и это

вполне объясняет наблюдаемую ситуацию. Уровень исторической и современной миграции между симпатричными карликовыми, мелкими и крупными формами *S. alpinus*, населяющими серию забайкальских озер [6], варьирует (как и соответствующие величины генетической дифференциации по микросателлитным локусам в F_{ST}) от озера к озеру и в отдельных озерах сходен с нашими данными, но в среднем ниже оценок для *S. albus* и *S. malma*. По данным тех же авторов, в большинстве исследованных озер оценки современной миграции, как и в нашем случае, превышают оценки исторической миграции между формами.

Таким образом, результаты исследования демонстрируют значительный уровень генетического взаимодействия — миграции и гибридизации — между симпатричными популяциями мальмы *S. malma* и белого гольца *S. albus* как в бассейне р. Камчатки, так и в оз. Кроноцком. Это объясняет очень близкое фенотипическое и генетическое сходство между данными гольцами в условиях симпатрии и не поддерживает представлений об их самостоятельном видовом статусе.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 15-04-08894 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразии природных систем” (подпрограмма “Генофонды живой природы и их сохранение”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Савваитова К.А.* Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 1989. 224 с.
2. *Behnke R.J.* Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // *Physiol. Ecol. Japan. Spec.* 1989. V. 1. P. 35–48.
3. *Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu.* Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // *Environ. Biol. Fish.* 2002. V. 64. № 1–3. P. 97–114.
4. *Adams C.E., Maitland P.S.* Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // *Ecol. Freshwater Fish.* 2007. V. 16. P. 20–28.
5. *Klemetsen A.* The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwater Rev.* 2010. V. 3. P. 49–74.
6. *Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev N.A., Samusenok V.P.* Parallel evolutionary divergence in Arctic char *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2015. V. 72. P. 96–115.
7. *Викторовский П.М.* Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 106 с.
8. *Глубоковский М.К.* Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 1995. 343 с.
9. *Решетников Ю.С., Богущая Н.Г., Васильева Е.Д.* Список рыбообразных и рыб пресных вод России // *Вопр. ихтиол.* 1997. Т. 36. № 6. С. 723–771.
10. *Глубоковский М.К.* *Salvelinus albus* sp. из бассейна реки Камчатки // *Биология моря.* 1977. № 4. С. 49–56.
11. *Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.* Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
12. *Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А. и др.* Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // *Генетика.* 2005. Т. 41. № 2. С. 1096–1107.
13. *Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др.* Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) // *Вопр. ихтиол.* 2009. Т. 49. № 6. С. 752–762.
14. *Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.* Генетическая дивергенция и таксономический статус гольцов рода *Salvelinus* // *Успехи соврем. биол.* 2013. Т. 133. № 3. С. 269–283.
15. *Nosil P., Funk D.J., Ortiz-Barrientos D.* Divergent selection and heterogeneous genomic divergence // *Mol. Ecol.* 2009. V. 18. P. 375–402.
16. *Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А.* Генетическая дивергенция митохондриальной ДНК белого гольца *Salvelinus albus* и северной мальмы *Salvelinus malma malma* // *Генетика.* 2010. Т. 46. № 3. С. 389–400.
17. *Kingman J.F.C.* On the genealogy of large populations // *J. Appl. Prob.* 1982. V. 19A (Suppl.). P. 27–43.
18. *Beerli P.* MIGRATE (version 3.6.1): a maximum likelihood and Bayesian estimator of gene flow using the coalescent. 2013. Available from <http://popgen.sc.fsu.edu/Migrate/Migrate-n.html>
19. *Beerli P., Felsenstein J.* Maximum likelihood estimation of migration rates and effective population numbers in two populations using a coalescent approach // *Genetics.* 1999. V. 152. P. 763–773.
20. *Wright S.* Evolution in Mendelian populations // *Genetics.* 1931. V. 16. P. 97–159.
21. *Wilson G.A., Rannala B.* Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes // *Genetics.* 2003. V. 163. P. 1177–1191.
22. *Slatkin M.* Rare alleles as indicators of gene flow // *Evolution.* 1985. V. 39. P. 53–65.
23. *Raymond M., Rousset F.* GENEPOP (version 3.4). 2001. Available from <http://www.cefe.cnrs-mop.fr/>
24. *Jarne P., Lagoda P.J.L.* Microsatellites, from molecules to populations and back // *Trends Ecol. Evol.* 1996. V. 11. P. 424–429.
25. *Crane P.A., Lewis C.J., Kretschmer S.J. et al.* Characterization and inheritance of seven microsatellite loci from Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and cross-species amplification in Arctic char, *S. alpinus* // *Conserv. Genet.* 2004. V. 5. P. 737–741.
26. *Gomez-Ushida D., Dunphy K.P., O’Connel M.F., Ruzzante D.E.* Genetic divergence between sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs in Gander Lake, Newfoundland: roles of migration, mutation and unequal effective population sizes // *J. Fish Biol.* 2008. V. 73. P. 2040–2057.

Genetic Connectivity Between Sympatric Populations of Closely Related Char Species, Dolly Varden *Salvelinus malma* and White Char *Salvelinus albus*

E. A. Salmenkova

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia
e-mail: salm@vigg.ru

The closely related chars *Salvelinus malma* and *Salvelinus albus*, which sympatrically inhabit the Kamchatka River basin and Kronotsky Lake (Kamchatka), attract the attention of the researchers because of their debated origin and taxonomic status. Previous studies of sympatric populations of these chars revealed small but statistically significant genetic differences between these species at a number of molecular markers, suggesting the presence of the genetic exchange and hybridization. In this study, based on genotypic characterization of nine microsatellite loci, a considerable level of historical and contemporary genetic migration between sympatric populations of these chars was demonstrated. At the individual level a high degree of hybridization was observed, mainly among the Dolly Varden individuals from the studied populations. The obtained evidence on the genetic connectivity between sympatric *S. malma* and *S. albus* do not support the separate species status of *S. albus*.

Keywords: chars, *Salvelinus malma*, *Salvelinus albus*, sympatric populations, microsatellite DNA, genetic migration, hybridization.