

Когда мы классифицируем организмы, то классификация по фенотипу – только первый шаг. Второй – это попытка сделать заключение о генотипе, этой созданной в процессе эволюции генетической программе, которая имеет гораздо большую познавательную и прогностическую ценность, чем фенотип. Фенотипы могут обладать сходством, не относящимся к существу вопроса, и только анализ генотипа... позволяет установить, какие сходные черты фенотипа обусловлены конвергенцией, а какие являются выражением генотипа предков.

Э. Майр, 1968 г.

Степень фенотипического различия между двумя популяционными системами имеет меньшее значение в качестве признака, свидетельствующего об их статусе биологических видов, чем наличие репродуктивной изоляции.

В. Грант, 1980 г.

**ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS* RICHARDSON  
(SALMONIFORMES, SALMONIDAE):  
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ  
СЕВЕРО-ВОСТОКА И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

**В.Т. Омельченко**

Институт биологии моря ДВО РАН, Пальчевского 17, Владивосток, 690041, Россия.  
E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

Методами биохимической генетики исследованы популяции гольцов арктического побережья Евразии, Чукотки, Камчатки, северного Охотоморья, Курильских островов, Сахалина.

Сравнительный популяционно-генетический анализ свидетельствует о видовом статусе арктического гольца *Salvelinus alpinus*, мальмы *S. malma*, гольца Леванидова *S. levanidovi*, кунджи *S. leucomaenis*. Гольца Таранца *S. taranetzi* и чукотского гольца Андрияшева *S. andriashevi* проведенный анализ позволяет рассматривать лишь как подвиды арктического гольца. Генетические различия между мальмой и белым гольцом *S. albus* не подтверждают правомерность выделения последнего в ранг самостоятельного вида.

Генетическая изменчивость между северной и южной формами азиатской мальмы свидетельствует лишь о подвидовом уровне различий между ними. Характер межпопуляционного аллозимного полиморфизма мальмы Курильских островов не дает оснований для выделения в этом районе какого-либо самостоятельного вида кроме мальмы, представленной здесь южной формой *S. malma krascheninnikovi* с примесью северной формы *S. malma malma* на самом северном о-ве Шумшу.

Особенности аллозимной изменчивости популяций азиатской мальмы указывают на разграничение ее подвидов примерно по 50° с.ш.

В отличие от данных биохимической генетики, данные молекулярной генетики и кариологии ставят вопрос о пересмотре таксономического статуса северной и южной форм мальмы.

**CHARRS OF GENUS *SALVELINUS* RICHARDSON  
(SALMONIFORMES, SALMONIDAE): GENETIC DIVERGENCE  
OF POPULATIONS OF RUSSIAN NORTH EAST AND FAR EAST**

V.T. Omelchenko

*Institute of Marine Biology, Russian Academy of Sciences, Far East Branch, Palchevski Street, 17,  
Vladivostok, 690041, Russia. E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru*

Charr populations of arctic coast of Eurasia, Chukotka, Kamchatka, north coast of Okhotsk Sea, Kuril Islands and Sakhalin were studied by methods of biochemical genetics.

Population genetic analysis showed species status of arctic charr *S. alpinus*, Dolly Varden *S. malma*, levanidovi charr *S. levanidovi*, white spotted char *S. leucomaenis*. *S. taranetzi* and *S. andriashevi* should be considered as subspecies of arctic charr. Genetic differences between *S. malma* and *S. albus* do not support correctness of considering the latter as distinct species.

Genetic differentiation between the northern and southern forms of asian *S. malma* suggest only subspecific level of differences between them. The character of interpopulation allozyme variation in *S. malma* of Kuril Islands does not provide reason to distinguish different distinct species besides Dolly Varden, represented here by the southern form of *S. malma krascheninnikovi* with the admixture of the northern form of *S. malma malma* at the most northern island Shumshu. The allozyme variation of populations of Asian *S. malma* points to the distinct line between its subspecies approximately at 50 °N. This line coincides with the border of last Pleistocene glaciation.

In contrast of population genetic data, results molecular genetics and karyology raise of question about reconsider of the taxonomic status of the northern and southern Dolly Varden forms.

Биохимическая генетика, являясь методологически зрелой областью науки, позволила сделать ряд принципиально важных обобщений, касающихся высокой степени изменчивости эукариотического генома и микроэволюционных факторов, поддерживающих эту изменчивость. Благодаря биохимическому полиморфизму удалось обнаружить системную организацию нативных популяций различных видов и генетическую устойчивость популяционных систем во времени и пространстве. Наконец, меж- и внутривидовая генетическая изменчивость позволяет решать вопросы видовой самостоятельности сравниваемых популяций.

Главная цель проведенных исследований – изучение посредством генетико-биохимических маркеров популяционной структуры, генетической дивергенции и на ее основе таксономического статуса популяций гольцов. Предлагаемая работа посвящена итогам этих исследований, проведенных нами в 1990-х годах на популяциях видов рода *Salvelinus* Арктики, Дальнего Востока и Северо-Востока России.

Перед изложением непосредственно результатов мы считаем необходимым остановиться на некоторых общих соображениях, являющихся основополагающими при интерпретации полученных экспериментальных данных.

Исторически трудности систематики определялись отсутствием безупречных (универсальных) видовых критериев. В итоге упорного поиска уже к середине 1960-х годов было сформировано представление об отсутствии «стандартной видовой степени различия» (Завадский, 1968, с. 151). Тогда же стало ясно, что дифференцирующие виды признаки следует искать, анализируя геном, либо непосредственно ДНК, либо опосредовано – путем анализа белков – биохимических маркеров генов.

Наиболее признанная популяционная (биологическая) концепция вида фактически опирается на два критерия: морфологический, основой которого является хиатус в величине изменчивости внешних признаков, что позволяет относить сравниваемые группы к разным видам, и генетический, свидетельствующий о нескрещиваемости форм (Алтухов, 1993). Оценивая их значимость, мы разделяем вынесенное в эпиграф мнение В. Гранта о том, что репродуктивная изоляция – более весомый аргумент при решении вопроса видового статуса популяций, чем их дифференциация на основе фенотипических различий (Грант, 1980).

Наблюдаемый ныне прогресс в систематике в том числе связан и с генетико-биохимическими исследованиями популяций, берущими свое начало с середины 1960-х годов. Накапливаются факты, согласно которым первоосновой выделения новых видов являются генетические характеристики особей (Westrheim, Tsuyuki, 1967, 1971; Tsuyuki, Westrheim, 1970; Мак-Дональд и др., 1990; Zaslavskaya, 1995; Politov et al., 2002; и др.). Метод оказался надежным при тестировании межвидовых гибридов. В случае же видов-двойников популяционно-генетический анализ, вероятно, единственный способ решения вопроса их видовой принадлежности (см. например Zaslavskaya, 1995; Politov et al., 2002).

В целом такой подход способствует естественной классификации видов вообще и морских гидробионтов, в частности.

Прикладное значение подобных работ определяется возможностью разграничения видов и их ареалов и, следовательно, обоснованием природоохранных мероприятий, а также необходимостью повидового учета водных биологических ресурсов при промысле.

Гольцы – трудная в систематическом отношении группа лососевых рыб, для которой характерна сильная межпопуляционная трансгрессия морфологических признаков. Это обстоятельство являлось главной причиной долгих разногласий в оценке числа видов в роде в российской части ареала (Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1996).

Теоретически приемлемым критерием межвидовых различий как для симпатричных, так и для аллопатричных популяций (форм) будет наследственно обусловленная изменчивость, свидетельствующая о качественных генетических различиях между сравниваемыми группами. Хорошим примером тому служат гемоглобины лососевых рыб, для которых характерна межвидовая изменчивость при внутривидовом единообразии. Другими словами, эти мономорфные множественные системы оказались видоспецифичными в этой группе рыб (Алтухов, 1974; Омельченко, 1974, 1975; Алтухов и др., 1997).

На практике чаще всего спорная ситуация возникает вокруг близкородственных видов, не достигших значительных различий «хороших» видов.

В отношении таких симпатричных популяций вопрос видовой самостоятельности может быть решен путем статистического анализа признаков (генетических маркеров), свидетельствующего об их репродуктивной изоляции. Статистически значимые различия частот генов в этом случае свидетельствуют о частичном ограничении панмиксии. Но различия по фиксированным аллелям для таких популяций достаточны для отнесения их к полноценным видам (Майр, 1968). Действительно, фиксированные альтернативные аллели – это своеобразный «генетический хиатус» между популяциями, т.е. то, что составляет основу традиционного способа систематики. Более того, такая изменчивость представляется более надежной основой для разграничения видов, нежели морфологическая, поскольку получена по признакам, не зависимым от среды. Известно, что морфологические признаки, в отличие от генетических, из-за значительного влияния на них средовой компоненты наследуются менее строго, они более адаптивны (Behnke, 1970; Кирпичников, 1987).

Однако в силу широты понятия симпатрии следует избегать формального (автоматического) применения этого критерия, суть которого составляет нескрещиваемость совместно существующих популяций (форм) в условиях теоретической вероятности этого процесса.

Сложнее судить о видовой самостоятельности аллопатричных популяций, для которых применение генетического критерия репродуктивной изоляции осложняется в силу их географической разобщенности. Убедительными здесь будут различия, обусловленные разным числом кодирующих гомологичные белки локусов или разной степенью их дивергенции, а также отсутствие в сравниваемых группах общих аллелей.

Первая часть сообщения связана с аллозимным анализом популяций гольцов, для большинства которых видовой статус ныне не оспаривается, хотя полного единства мнений до сих пор нет. Так, остается дискуссионным таксономический статус гольцов

Таранца, белого и чукотского, не ясен окончательный статус южной мальмы (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас ..., 2002).

С середины 1990-х годов нами исследованы: мальма *Salvelinus malma* Walbaum, 1792, представленная двумя формами – северной *S. m. malma* и южной *S. m. krascheninnikovi*, арктический голец *S. alpinus* Linnaeus, 1758, голец Таранца *S. taranetzi* Kaganowsky, 1955, Леванидова *S. levanidovi* Chereshev, Skopetz, Gudkov, 1989, чукотский *S. andriashevi* Berg, 1948, белый *S. albus* Glubokovsky, 1977 и кунджа *S. leucomaenis* Pallas, 1814. Решаемая здесь задача вытекает из изложенных в начале статьи соображений об объективности аллозимного анализа популяций в таксономии, способного подтвердить или отвергнуть валидность перечисленных видов.

Вторая часть работы касается исключительно мальмы Сахалина и Курильских островов. Эти исследования инициированы, во-первых, необходимостью оценить межпопуляционную гетерогенность и на ее основе дать заключение о таксономическом единстве популяций мальмы на значительной части ее ареала, во-вторых, на основе генетической изменчивости популяций выявить зону интеграции северной *S. malma malma* и южной *S. malma krascheninnikovi* форм, для которых ранее были найдены значительные различия в аллельных частотах ряда генов (Омельченко и др., 1996, 1998 а,б; Осинов, Павлов, 1998; Салменкова, Омельченко, 2000), и таким образом попытаться выявить феномен репродуктивной изоляции форм в местах их совместного обитания.

Сравнительный анализ всех выше названных видов проведен по единому набору изозимов, кодируемых, по меньшей мере, 35 генетическими локусами.

Общее представление о локализации и объеме выборок дают карта-схема (рис. 1) и таблица.

#### Генетическая дивергенция голецов арктического, мальмы, Таранца, Леванидова, Андрияшева, белого, кунджи

*Salvelinus taranetzi*–*S. andriashevi*. Ни по одной из изозимных систем мы не нашли локусов, способных дифференцировать гольца Таранца от чукотского гольца Андрияшева, отловленного в месте его первоописания – оз. Эстихед на Чукотке. Ни один из электрофоретических белковых спектров не показал даже «обычной» фиксации альтернативных аллелей, характерной для близких видов (Омельченко и др., 1998 б).

Описанный в конце 1940-х годов как самостоятельный вид (Берг, 1948), этот голец еще недавно рассматривался как подвид арктического гольца – *S. alpinus andriashevi* (Черешнев, 1996). Последними исследованиями чукотский голец возведен в прежний статус самостоятельного вида *S. andriashevi* Berg (Черешнев и др., 2002).

*Salvelinus malma malma* – *S. albus*. Впервые сравнительный генетико-биохимический анализ этой пары симпатричных видов проведен нами в начале 1970-х годов (неопубликованные данные). Позднее он был повторен В.В. Ефремовым (1991), А.А. Олейник и Н.Е. Поляковой (1992) и А.Г. Осиновым (Osinov, 1999). Во всех случаях выборки брались из бассейна р. Камчатка – места первоописания белого гольца и предварительно идентифицировались его автором М.К. Глубоковским (1977). Ни в одном случае ни по одной из изозимных систем не найдено качественных различий между выборками.

Однако в работе В.В. Ефремова внутри выборки, идентифицированной по внешним признакам как мальма, обнаружили две группы особей, генетическую изменчивость между которыми (в оригинале – по одному локусу *Adh*\* и двум локусам *Idh*\*) нельзя объяснить внутривидовым полиморфизмом. Автор приходит к выводу о присутствии здесь морфологически сходных видов-двойников с независимыми генофондами (Ефремов, 1991). При этом ни один из них не ассоциируется с белым голцом.

Анализ митохондриального генома пары мальма – белый голец также не выявил у них существенных различий (Олейник, Полякова, 1994; Salmenkova et al., 2000).

*Salvelinus malma malma*–*S. levanidovi*. Гонец Леванидова описан как эндемик из рек Яна, Яма и Тахтояма бассейна Охотского моря (Черешнев и др., 1989). Впоследствии он

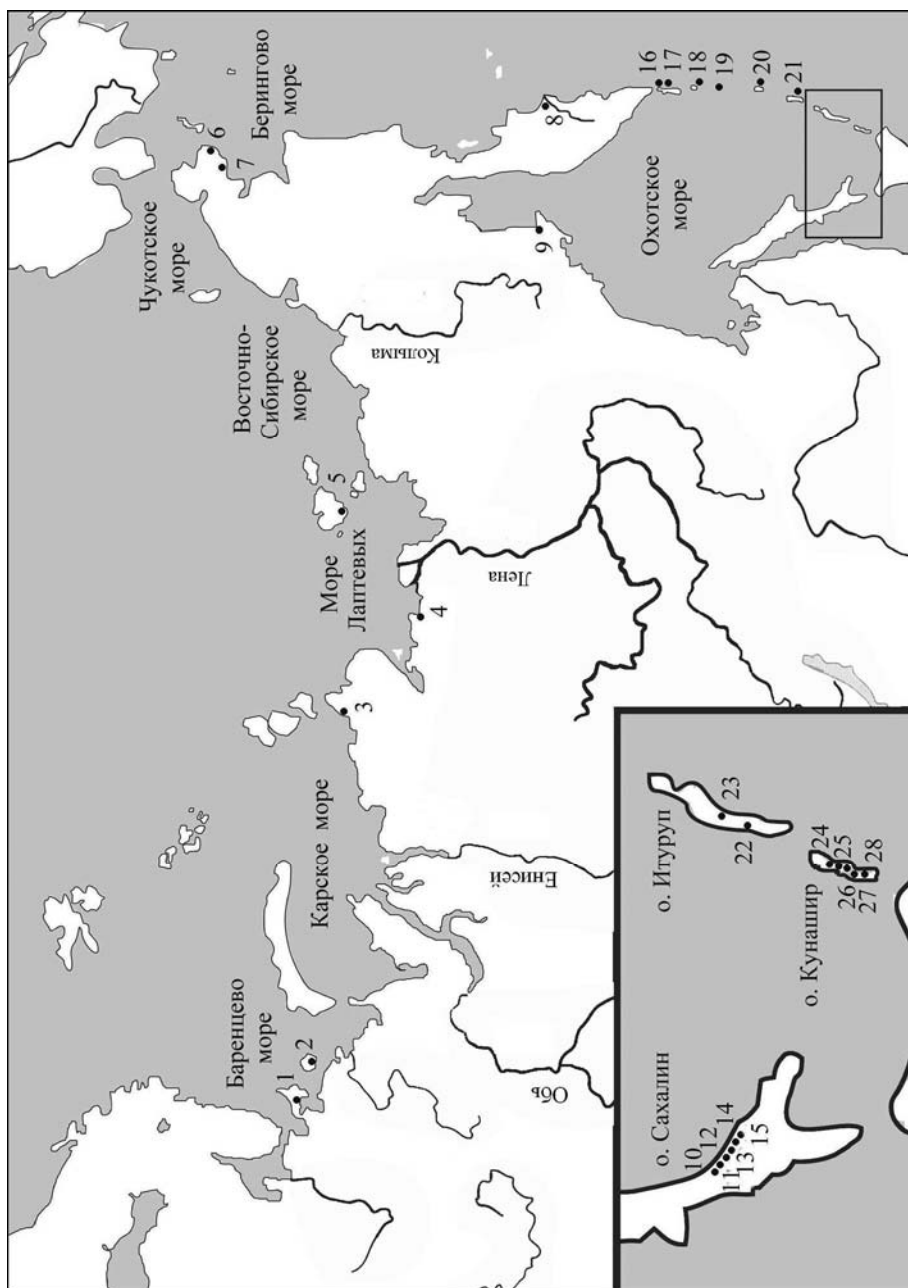


Рис. 1. Карта-схема географической локализации выборки голыцов.

## Географическая локализация исследованных популяций гольцов

Популяция	N	Источник
<i>S. alpinus</i>	11	Р. Рыбачья, п-ов Канин, бассейн Баренцева моря (1)
	3	Р. Песчаная, о-в Колгуев, бассейн Баренцева моря (2)
	14	Р. Тессема, п-ов Таймыр, бассейн Карского моря (3)
	1	Оз. Баганетта-Кюэль, бассейн моря Лаптевых (4)
	13	Р. Балыктах, о-в Котельный, бассейн моря Лаптевых (5)
<i>S. andriashevi</i>	2	Оз. Эстихед, Чукотка, бассейн Берингова моря (6)
<i>S. taranetzi</i>	25	Оз. Аччен, Чукотка, бассейн Берингова моря (7)
<i>S. albus</i>	>20	Бассейн р. Камчатка (8)
<i>S. levanidovi</i>	20	Р. Яма, северное побережье Охотского моря (9)
<i>S. malma malma</i>	20	Р. Яма, северное побережье Охотского моря (9)
	7	Оз. Аччен, Чукотка, бассейн Берингова моря (7)
	>20	Бассейн р. Камчатка (8)
<i>S. malma krascheninnikovi</i>	29	Р. Белая (приток р. Найбы), юго-восточный Сахалин (10)
	20	Р. Бахура, юго-восточный Сахалин (11)
	22	Р. Каштановка, юго-восточный Сахалин (12)
	15	Второй безымянный ручей, юго-восточный Сахалин (13)
	23	Р. Анива, юго-восточный Сахалин (14)
	30	Первый безымянный ручей, юго-восточный Сахалин (15)
	11	О-в Шумшу, протока Большая, Охотоморское побережье (16)
	13	О-в Парамушир, р. Большая, южная оконечность острова (17)
	29	О-в Онекотан, ручей Немо, северо-западная часть острова (18)
	25	О-в Расшуа, океанская сторона, ручей Непреступный (19)
	41	О-в Симушир, северо-восточная сторона, безымянный ручей (20)
	16	О-в Уруп, р. Алеутка, восточная сторона острова (21)
	38	О-в Итуруп, р. Пионер, Охотоморское побережье (22)
	17	О-в Итуруп, р. Касатка, Тихоокеанское побережье (23)
	31	О-в Кунашир, р. Илюшина, восточная сторона острова (24)
	9	О-в Кунашир, р. Прозрачная, восточная сторона острова (25)
	8	О-в Кунашир, р. Петровка, восточная сторона острова (26)
	60	О-в Кунашир, р. Лесная, восточная сторона острова (27)
	30	О-в Кунашир, р. Тюрина, восточная сторона острова (28)
<i>S. leucomaenis</i>	12	Р. Яма, северное побережье Охотского моря (9)
	24	О-в Кунашир, р. Петровка, восточная сторона острова (26)

Примечание. N – объем выборки. Цифры в скобках соответствуют географическому положению популяции на рис. 1.

был обнаружен в р. Пенжина, на значительном удалении от места первоописания (Черешнев и др., 1991).

Проанализированные нами симпатричные популяции мальмы и гольца Леванидова собраны в нижнем течении р. Яма, его типовом местообитании.

В результате генетико-биохимического исследования этой пары гольцов были показаны не только высоко достоверные различия по частотам аллелей целого ряда полиморфных локусов, но, что особенно важно, фиксированные различия. Они выявлены по локусам глюкозофосфатизомеразы (в оригинале – *GPI-A\**) и *SOD-I\**. Еще более значим тот факт, что эстераза печени у этих видов контролировалась разным числом мономорфных локусов – четырьмя у мальмы и тремя у гольца Леванидова (Омельченко и др., 1996).

Уникальными, не встречающимися у других видов, оказались и гаплотипы мтДНК у этого гольца (Salmenkova et al., 2000; Олейник и др., 2003).

Полученные генетические различия свидетельствуют о полном отсутствии потока генов между этими видами.

Рассчитанного по генетическим дисстанциям (Nei, 1972) времени дивергенции этих видов, 670 тыс. лет, хватило не только на накопление отмеченных различий, но и на характерные изменения в электрофоретических спектрах общих белков скелетных мышц (Омельченко и др., 1996). Последние, как известно, для целого ряда видов семейства Salmonidae являются видоспецифичными (Tsuyuki et al., 1965 a,b, 1966).

*Salvelinus malma malma*–*S. taranetzi*. Северная мальма и голец Таранца собраны из оз. Аччен, места первоописания гольца Таранца (Берингоморское побережье Чукотского полуострова).

Достоверные генетические различия, свидетельствующие об отсутствии свободного обмена генами между симпатричными популяциями мальмы и гольца Таранца, показаны, во-первых, на уровне значимых различий частот аллелей по локусам изоцитратдегидрогеназы (*mIDHP-2\**) и эстеразы (*EST-3\**). Репродуктивная изоляция этих гольцов показана, во-вторых, на уровне фиксации альтернативных аллелей в локусах фосфоглюкомутазы (*PGM-1\**), эстеразы (*EST-1\**), фенилаланил-пролиновой (*PEPD-1\**) и лейцилтирозиновой (*PEPLT-1\**) пептидаз. В-третьих, генетический контроль медленной группы изоформ глюкозофосфатизомеразы у гольца Таранца осуществлялся двумя дивергировавшими инвариантными локусами *GPI-B1\** и *-2\**, тогда как у северной мальмы они были представлены мономорфной изолюкусной парой *GPI-B1,2\** (Омельченко и др., 1998 б; Омельченко, Салменкова, 1998).

Такая степень генетических различий, согласно Э. Майру, достаточна для признания их самостоятельными видами (Майр, 1968; Richardson et al., 1986).

К аналогичному выводу пришли Ю.Ф. Картавцев с соавторами (1983), исследовавшие симпатричные проходные и озерные экотипы гольца Таранца и мальмы в реках Селукан (бассейн Берингова моря) и Амгуэма (бассейн Чукотского моря).

Исследованные нами популяции мальмы и гольца Таранца имели уникальные гаплотипы мтДНК (участок цитохром b – D петля, Salmenkova et al., 2000), тогда как между популяциями этих видов с юго-восточной Чукотки при анализе гена цитохрома b этого не наблюдалось (Радченко, Малярчук, 1999).

*Salvelinus malma malma* – *S. alpinus*. Арктический голец представлен объединенной выборкой рыб, отловленных в устьях рек ледовитоморского бассейна от п-ова Канин до о-ва Котельный из группы Новосибирских островов; мальма – из популяций р. Ямы и оз. Аччен.

Тест на гетерогенность этой пары гольцов показал значимые генетические различия по нескольким локусам, а их идентификация по единичным особям оказалась возможной по целому ряду изозимных систем. В частности, у них фиксированы альтернативные аллели в локусах *PGM-1\** и *PEPD-1\**. Значительные различия показаны по электрофоретическим спектрам глюкозофосфатизомеразы. У арктического гольца локусы *GPI-B1\** и *-2\** фиксированы по разным аллелям, а у мальмы они ведут себя как изолюкусы *GPI-B1,2\**, мономорфные в популяциях северной формы и высокополиморфные у южной. Аналогичным образом ведет себя эта пара локусов и в популяции северной мальмы оз. Кроноцкое (наши неопубликованные данные).

Анализ показал, что по подвижности фракций локуса *EST-3\** гольцы арктической группы (*S. alpinus* и *S. lepechini* Gmelin, 1780, оз. Нижний Нерис, бассейн Белого моря) отличаются от группы дальневосточных гольцов (*S. malma*, *S. levanidovi* и *S. leucotaenisi*) (Политов и др., 1998).

Таким образом, полученные данные позволяют рекомендовать для дифференциации мальмы и арктического гольца электрофоретические спектры фосфоглюкомутазы, пептидазы D, эстеразы и глюкозофосфатизомеразы. С учетом географической разобщенности сравниваемых популяций наиболее объективную информацию в отношении их видового статуса несут локусы двух последних ферментов (Омельченко, Салменкова, 1998). Согласно нашему анализу мтДНК эти виды не имеют общих гаплотипов (Salmenkova et al., 2000).

Существует представление, согласно которому *S. alpinus* и *S. malma* принадлежат к филогенетически разным группам гольцов: арктический гольц входит в группу видов и форм, сформировавшихся в полярном бассейне, а мальма принадлежит к тихоокеанской группе видов, возникшей в северной части Тихого океана (Глубоковский и др., 1979). Логично предположить, что независимый филогенез может сопровождаться накоплением более значительных генетических изменений, чем при видообразовании из одного ствола. Это мы и наблюдаем на примере исследуемой пары видов, у которой различия касаются не только фиксации альтернативных аллелей, но и степени дивергенции локусов, кодирующих гомологичные белки. Последние различия, как отмечено выше, характерны для «медленных» локусов глюкозофосфатизомеразы.

*Salvelinus alpinus*–*S. levanidovi*. Кроме достоверных различий по частотам аллелей пяти локусов – *EST-3\**, *ESTD\**, *sMDH-B1,2\** и *G3PDH\** эти виды дифференцировались по фиксированным альтернативным аллелям в локусе *PGM-1\**, по подвижности фракций локуса *EST-3\**, аллельному составу локуса *PEP-B\** и экспрессии локуса *EST-1\**, отсутствующего у *S. levanidovi*. Величины генетических дистанций свидетельствуют о больших отличиях гольца Леванидова от арктического гольца, чем от симпатрично сосуществующей мальмы (Политов и др., 1998). О значительных различиях этой пары свидетельствуют и величины нуклеотидной дивергенции мтДНК (Salmenkova et al., 2000).

*Salvelinus alpinus*–*S. taranetzi*. Среди генетических локусов, исследованных у этих видов, значимые различия аллельных частот получены для аспаратаминотрансферазы – *sAAT-4\** и локусов *IDHP-1,2\**, *PGM-2\** и *GPI-A\**. Только в последнем локусе у этих видов фиксированы альтернативные аллели.

Генетическая дистанция (D) М. Неи (Nei, 1972), рассчитанная для этой пары гольцов по 31 общему локусу, оказалась самой низкой – 0,0496, тогда как величины дистанций между гольцом Таранца и другими видами оказались в 3–6 раз выше (0,1367–0,2907), они были соизмеримы со значениями D в группе арктического гольца, мальмы, кунджи и гольца Леванидова (0,1351–0,3091) (Salmenkova et al., 2000).

Аналогичные результаты получены при анализе участка митохондриального генома (район цитохром b – D петля, рестриктаза Msp I) у гольцов этой пары из тех же географических локальностей. Анализ выявил характерные для видов гаплотипы (инвариантные внутри каждого из них), но с самыми малыми различиями в сайтах рестрикции по сравнению с другими видами. Величина нуклеотидной дивергенции между гаплотипами этой пары 0,0073, тогда как с гаплотипами других видов значительно (в 2–8 раз) выше (Salmenkova et al., 2000).

Полученные методами биохимической и молекулярной генетики результаты свидетельствуют о низкой дивергенции этих видов гольцов. Причем результаты аллозимного анализа не дают формальных оснований для придания указанной паре аллопатричных популяций статуса самостоятельных видов (Richardson et al., 1986). Тогда как молекулярно-генетические данные, показавшие качественные различия в паре, столь категоричного вывода сделать не позволяют, ставя вопрос о достаточности выявленных различий.

Необходимо отметить, что имеющиеся морфологические данные для симпатричных популяций арктического гольца и гольца Таранца в реках свидетельствуют, по мнению систематиков, об их несомненной видовой самостоятельности (Глубоковский, Черешнев, 1981; Черешнев, 1996).

Возможно, что в случае с арктическим гольцом и гольцом Таранца мы наблюдаем разную скорость эволюции морфологических и генетических признаков – феномен, известный у рыб (см., например, Savvaitova, 1995). Возникающие в этом случае противоречия между морфологией и генетико-биохимическим методом логично объяснить тем, что последний задает более высокую (с точки зрения морфологов, вероятно, избыточно высокую) «планку» при видовой диагностике. Однако, исходя из положения о том, что вид – единственная реальная таксономическая категория, которая априори должна иметь уникальные генетические признаки (т. е. для нее специфичность наследственной основы



является одним из обязательных условий) интерпретацию изменчивости для нас логично вести именно с этой позиции. Естественно, такой подход не исключает пересмотра таксономического статуса популяций по мере накопления генетических данных, в особенности из мест совместного обитания видов. По крайней мере, в отношении пары арктический гольц–голец Таранца, как следует из выше изложенного, предпосылки к тому есть.

Что же касается кунджи *S. leucomaenis*, то она имела различия по фиксированным альтернативным аллелям со всеми сравниваемыми видами, различия в аллельном составе некоторых локусов и, как следствие этого, наивысшие значения генетических дистанций в паре с любым из исследованных гольцов. Это в полной мере относится и к данным анализа митохондриального генома (Омельченко и др., 1996; Salmenkova et al., 2000; Олейник и др., 2003).

Таким образом, исходя из изложенных в начале работы критериев межвидовых генетических различий, популяционно-генетический анализ показал различия видового уровня не для всех сравниваемых пар популяций. Низкий уровень генетических различий в парах *S. alpinus*–*S. taranetzi* и *S. taranetzi*–*S. andriashevi* позволяет считать гольцов Таранца и Андрияшева лишь подвидами арктического гольца. Подвид как таксономическая единица не определен в терминах биохимической генетики и является субъективной категорией, объединяющей обособленные группировки или географически изолированные популяции в пределах вида. Отметим, что подвидовой статус гольца Таранца признается рядом исследователей (Behnke, 1984; Phillips et al., 1995; Brunner et al., 2001). А в отношении таксономического статуса чукотского гольца единого мнения нет (см.: Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002).

Полученные между мальмой и белым гольцом генетические различия по частотам аллелей свидетельствуют о незначительной дивергенции этих форм и не подтверждают правомерность выделения последнего в ранг самостоятельного вида. Наш анализ мтДНК не выявил у белого гольца каких-либо уникальных гаплотипов. Инвариантные внутри *S. albus*, они были идентичны частому гаплотипу северной мальмы (Salmenkova et al., 2000). Не выявлено различий в митохондриальных геномах в популяциях этих симпатрично обитающих гольцов в р. Камчатка, хотя в этом случае анализ проведен с использованием значительно большего числа рестриктаз (Олейник, Полякова, 1994).

Интерпретируя эти данные, своевременно обратиться к эволюционным воззрениям Э. Майра. Описанная в отношении трех вышеупомянутых пар гольцов ситуация, при которой морфологическая дифференциация не сопровождается репродуктивной изоляцией, свидетельствует, по его мнению, о незавершенности видообразования и решение вопроса в таком случае «обычно сводится к малоудовлетворительному компромиссу» (Майр, 1968, с. 35).

Завершая изложение результатов генетико-биохимического исследования гольцов, уместно вспомнить об одном немаловажном обстоятельстве, имеющем непосредственное отношение к оценке масштаба генетических различий на основе изозимов. Значения (размах) генетических дистанций между исследованными популяциями гольцов внутри вида (0,004–0,018), между подвидами /формами (0,040–0,075) и между видами (0,135–0,167) не перекрываются (Salmenkova et al., 2000).

В последней сводке по ихтиофауне Северо-Востока России гольцы – белый, Таранца и чукотский признаны близкими, но самостоятельными видами (Черешнев и др., 2002).

Оставляя без комментария степень морфологических различий между ними, обратимся к результатам кариологического анализа вышеперечисленных форм гольцов, для которых определенный нами подвидовой статус вошел в конфликт с существующими на этот счет представлениями традиционной систематики.

Известно, что кариотип не является универсальным видовым признаком, но не редко отражает видовую индивидуальность. Имеющиеся в отношении упомянутых гольцов данные свидетельствуют о чрезвычайном сходстве их кариотипов. Так, практически идентичными оказались кариотипы гольцов Таранца и чукотского, что в свое время породило представление об их принадлежности к одному виду *S. taranetzi* (Frolov, Frolova,

1998; Фролов, Фролова, 2001). Единственное различие между кариотипами в этом случае – отсутствие изменчивости числа хромосом у чукотского гольца (Фролов, 2000). Это, по мнению авторов, «свойственно рано дивергировавшим видам гольцов» (Черешнев и др., 2002, с. 349). Мы не вправе игнорировать мнение авторов, однако должны заметить, что с не меньшим основанием этот феномен можно связать с эффектом основателя при формировании популяции чукотского гольца. Тем более что это единственная популяция, изолированная совсем недавно. Время ее изоляции в бессточном, лагунного типа оз. Эстихед сопоставимо со временем образования самого озера, всего несколько тысяч лет (Черешнев, 1996).

Последние кариологические исследования симпатрично обитающих в бассейне Камчатки северной мальмы и белого гольца показали стабильный кариотип у мальмы –  $2N=78$ ,  $NF=98$  и полиморфный у белого гольца –  $2N=76-79$ ,  $NF=98$ . Сходный кариотип ( $2N=78-80$ ,  $NF=98$ ) описан ранее у белого гольца Кроноцкого озера (Викторовский, 1975 б). Наиболее частый кариотип  $2N=78$  камчатского белого гольца при рутинном окрашивании хромосом оказался идентичен кариотипу мальмы. Оба они имели одинаковые наборы хромосом, в том числе маркерных. Различия касались лишь числа и локализации ядрышкообразующих районов хромосом (ЯОР) (Фролов, 2001). За исключением мальмы Кроноцкого озера (Камчатка), имеющей кариотип  $2N=76-78$  и  $NF=96$  (Викторовский 1975 а, 1978), фактически такой же масштаб различий оказался характерным для популяций северной мальмы Камчатки, Чукотки и северного Охотоморья – одинаковые по числам хромосом и хромосомных плеч популяции различались по числу и хромосомной локализации ЯОР (Черешнев и др., 2002). Это обстоятельство – соизмеримость меж- и внутривидовой (межпопуляционной) изменчивости кариотипа делает маловероятным вывод о репродуктивной изоляции и самостоятельном видовом статусе этих гольцов. Однако весьма вероятно, что в данном случае изменчивость по ЯОР является свидетельством межпопуляционных различий мальмы. Такое предположение не кажется абсурдным, если учесть, что у лососевых рыб ЯОР могут выступать в роли популяционных маркеров (Фролов, 2000). В то же время нельзя не отметить оригинальное мнение, согласно которому разная активность ЯОР в кариотипах может быть связана с разным эволюционным возрастом форм (Фролов и др., 2000).

Что же касается гольца Таранца, то поскольку популяции *S. alpinus* Северо-Востока России не исследованы, степень его кариологических различий можно выяснить лишь по отношению к арктическим гольцам Северной Европы и Северной Америки. И здесь следует отметить, что различия кариотипов разных форм арктического гольца (исключая эндемичный *Salvelinus alpinus oquassa*) менее выражены, чем у подвидов мальмы, и касаются в основном числа мелких метацентрических хромосом и локализации ЯОР при постоянном числе хромосом и хромосомных плеч. По этим особенностям голец Таранца чрезвычайно сходен с арктическим гольцом Северо-Западных Территорий Канады (см.: Фролов, 2000)

С нашей точки зрения, имеющиеся кариологические данные по числу и морфологии хромосом не выявляют очевидной индивидуальности кариотипов гольцов Таранца и чукотского по отношению друг другу и к арктическому гольцу и белого гольца по отношению к северной мальме.

#### **Генетическая дивергенция южной азиатской мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* и ее филогенетические взаимоотношения с северным подвидом *Salvelinus malma malma***

В связи со спецификой поставленных в этом разделе задач – оценкой межпопуляционной гетерогенности и таксономического единства южной мальмы, и отсутствием в литературе сведений по генетическим характеристикам популяций гольцов Курильских островов (в особенности северных и средних), считаем необходимым остановиться на некоторых подробностях проведенных исследований.

Южная азиатская мальма (распространенная к югу от Шантарских островов до зал. Петра Великого, включая Сахалин и Курильские острова, Атлас..., 2002) исследована в шести реках юго-восточного Сахалина и тринадцати реках островов Большой Курильской гряды – Шумшу, Парамушир, Онекотан, Расшуа, Симушир, Уруп, Итуруп, Кунашир (см. рис. 1, таблицу). Представлены популяции всех крупных островов Курильского архипелага. За исключением мальмы Первого безымянного ручья (о-в Сахалин), рек Тюрина и Лесная (о-в Кунашир) и ручья Непрístupный (о-в Расшуа), представленной исключительно жилой формой (водотоки изолированы от моря не проходимыми водопадами), в остальных популяциях наряду с жилой возможна примесь проходной мальмы.

Во всех выборках для всех полиморфных систем наблюдается соответствие фактического соотношения генотипов теоретически ожидаемому при равновесии Харди-Вайнберга, т. е. каждая выборка представляет генетически единую панмиксную популяцию. Существующее мнение о малой информативности (надежности) этого теста нейтрализуется в данном случае значительным числом исследованных выборок и изозимных систем.

Доля полиморфных локусов в популяциях мальмы Курильских островов колеблется от 35 до 85 %; ожидаемая средняя гетерозиготность ( $H_s$ ) по 20 полиморфным локусам, имеющая тенденцию к возрастанию с продвижением на юг, наименьшая на самом северном о-в Шумшу – 0,104 и наибольшая на самом южном о-ве Кунашир – 0,173 (Омельченко и др., 2002).

Межпопуляционная генетическая гетерогенность зафиксирована по 17 из 20 полиморфных локусов. Достоверные различия выявлены между всеми парами популяций. Их оценка с помощью псевдовероятностного теста (Zaykin, Pudovkin, 1993) выявила наибольшую гетерогенность в парах островов Шумшу–Симушир, Шумшу–Итуруп, Симушир–Кунашир. Во всех случаях  $P < 0,001$ . При этом среди исследованных популяций ни по одному из локусов не найдено фиксации альтернативных аллелей. Это означает, что наблюдаемые генетические различия не выходят за пределы внутривидовых и не дают оснований для выделения у исследованной мальмы Курильских островов различающихся таксономических групп.

Величина относительного межпопуляционного (межостровного) генетического разнообразия  $G_{ST}$  (рассчитанная по 20 общим полиморфным локусам), равная 0,188, не намного превосходит величину межпопуляционного (внутриостровного) разнообразия в группе кунаширских популяций – 0,170. Фактически генетическое разнообразие в группе из пяти популяций одного о-ва Кунашира соизмеримо с разнообразием среди всех исследованных на Курильских островах популяций.

Кластерный анализ межпопуляционных генетических дистанций (Nei, 1972) и анализ методом многомерного шкалирования не выявляет какой-либо связи между генетическим сходством и географическим положением популяций. Отсутствие такой связи, как и соизмеримость уровня генетической дифференциации между островами и внутри одного острова (Кунашир), указывает на крайне ограниченный межпопуляционный обмен. Действительно, хотя во многих популяциях наличие проходной мальмы, осуществляющей такой обмен, не исключается, возможности ее межпопуляционных миграций ограничены жестким хомингом половозрелой части популяции (Черешнев и др., 2002). Следовательно, генетическая структура многих из этих популяций формируется в основном под воздействием дрейфа генов.

Вследствие вулканических и тектонических процессов на островах популяции мальмы, очевидно, подвергались неоднократным сокращениям численности, т. е. эффектам «горлышка бутылки», а в ряде случаев – и эффектам основателя. Все эти факторы обеспечили генетическую гетерогенность среди популяций мальмы на Курильских островах.

В целом популяции Курильских островов отличаются генетически от популяций южного Сахалина, что хорошо демонстрирует дендрограмма (рис. 2), где сахалинские популяции образуют отдельный от курильских популяций кластер. Попадание в саха-

линский кластер изолированной популяции с о-ва Расшуа, скорее всего, обусловлено ее случайной конвергенцией с сахалинской группой по частотам аллелей некоторых локусов.

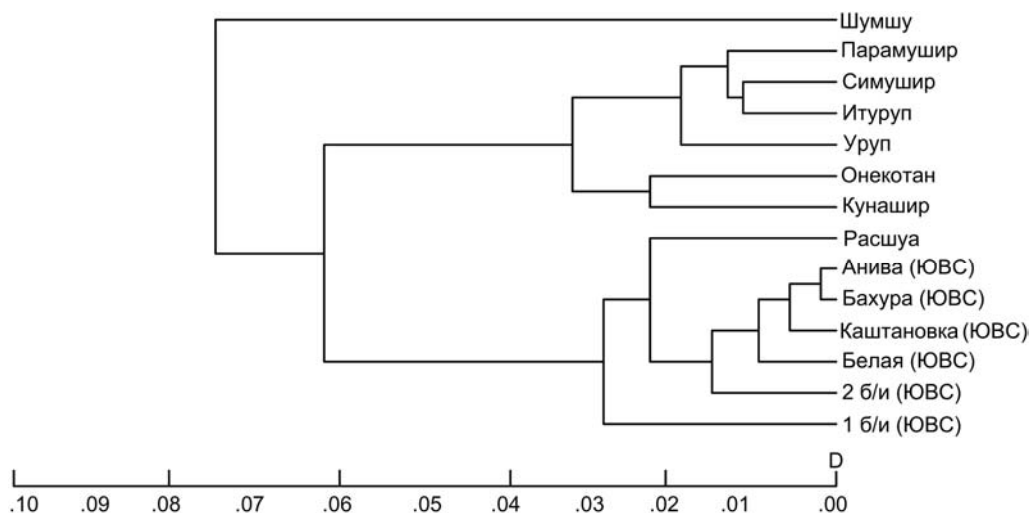


Рис. 2. Дендрограмма генетического сходства популяций мальмы *Salvelinus malma* юго-восточного Сахалина и Курильских островов на основе расстояний (D) М. Неи (Nei, 1972). 1 б/и и 2 б/и – Первый и Второй безымянные ручьи. ЮВС – юго-восточный Сахалин. Названия курильских популяций (рек) см. в таблице. Для популяций островов Итуруп и Кунашир использованы усредненные по популяциям значения частот аллелей

Выборка мальмы из протоки оз. Большое на о-ве Шумшу максимально отличается от сахалинских и остальных курильских популяций; ее различие связано с высокими частотами общего аллеля \*100 в изолюках *GPI-B1,2\** и с самой высокой среди всех выборок частотой «медленного» аллеля *sSOD-2\*80* (Омельченко и др., 2002). Отличия выборки с о-ва Шумшу от остальных курильских выборок высоко достоверны по этим локусам.

Есть обоснованное мнение о том, что северная граница распространения южной мальмы проходит между северными курильскими островами и Камчаткой (Гриценко и др., 1998). Резонно предполагать, что на самом северном из островов Шумшу наряду с южной может встречаться и северная мальма. Действительно, на о-ве Шумшу наблюдаются сдвиги аллельных частот по изолюкам *GPI-B1,2\** и *sSOD-2\** в направлении величин, характерных для популяций северной, в частности камчатской мальмы. Популяции северной мальмы практически мономорфны по *GPI-B1,2\*100* аллелю и отличаются высокими частотами *sSOD-2\*80* аллеля (Омельченко и др., 1998 б; Осинев, Павлов, 1998; наши неопубликованные данные).

Тот факт, что генетические отличия выборки с о-ва Шумшу, сближающие ее с северной формой, наблюдаются одновременно по двум «диагностическим» локусам, говорит о неслучайности таких сдвигов, т. е. о присутствии здесь генов северной формы. Одновременное наличие в этой выборке характерных для южной мальмы аллелей *GPI-B1,2\*70* и \*35 позволяет считать, что здесь мы наблюдаем смесь южной и северной форм. Возможность их смешения подтверждается и обнаружением в той же протоке на о-ве Шумшу проходной мальмы, идентифицированной по характерным диагностическим признакам (число позвонков, число чешуй в боковой линии и пилорических придатков) как северная форма этого вида (Шедько, 2002).

Не исключено, что в этом районе происходит гибридизация между двумя формами, так как дефицита гетерозигот по полиморфным локусам, возникающего в силу эффекта Валунда в механической смеси двух генетически различающихся групп, не наблюдается. Поскольку надежность такого вывода прямо связана с объемом исследованного материала, то это предположение полезно проверить на большей выборке.

Граница между северной и южной формами оказывается не столь дискретна, как это считают О.Ф. Гриценко с соавторами (1998), по представлению которых мальма всех Курильских островов относится к южному подвиду, но и не размыта. По-видимому, южная оконечность Камчатки и северные Курилы являются сравнительно неширокой зоной замещения одной формы другой.

Ранее отмечалось, что уровень генетической изменчивости у южной мальмы существенно выше по сравнению с северной. Ее популяции имеют более высокие значения средней гетерозиготности ( $H_S$ ) и межпопуляционной гетерогенности ( $G_{ST}$ ) (Осинов, Павлов, 1998; Salmenkova et al., 2000; Осинов, 2002). С одной стороны, такое различие может объясняться более разнообразными и более благоприятными условиями обитания южной мальмы по сравнению с северной, которая характеризуется периодическими сокращениями численности популяций (прохождением через «горлышко бутылки») из-за суровых условий зимовки. По крайней мере, это допускается для мальмы рек Северной Аляски и Канады (Everett et al., 1997). С другой стороны, в основе значительных различий в уровне генетической изменчивости двух подвидов мальмы лежат исторические причины, связанные с ледниковым периодом. По мнению А.Я. Таранца (1936) и О.Ф. Гриценко (1975), южный подвид мальмы сформировался в один из межледниковых периодов и длительное время, достаточное для образования существенных различий, в том числе кариологических, находился в изоляции от северного подвида на территориях, не подвергавшихся оледенению (Гриценко и др., 1998). Северный подвид, напротив, испытал существенные сокращения численности под воздействием оледенений, покрывавших значительные территории его ареала. Сохранялся он, по-видимому, в немногих рефугиумах, откуда впоследствии расселялся в освобождавшиеся от ледника районы. При этом расселение шло весьма высокими темпами, о чем свидетельствуют нынешний ареал и большая численность северной мальмы. В то же время расселение из ограниченного числа рефугиумов естественным образом обусловило низкую генетическую изменчивость ее дочерних популяций в Азии и Северной Америке (Everett et al., 1997; Salmenkova et al., 2000; Осинов, 2001, 2002).

Как бы там ни было и сколь бы сильно ни влияли различные факторы на генотипический состав популяций, ни проведенный изозимный анализ, ни предпринятый ранее анализ гемоглобинов (Омельченко, 1975), являющихся (как указано выше) у лососевых видоспецифичным признаком, не показал видового уровня дифференциации между северной и южной мальмой.

Совсем недавно этот вывод получил свое подтверждение при анализе кариологических признаков гольцов Камчатки и Курильского архипелага – признаков, традиционно используемых в ихтиологии при изучении процессов морфогенеза, дивергенции форм и уточнения их таксономического статуса (Савваитова и др., 2004).

В этой связи интересно отметить, что граница распространения на север азиатской южной мальмы, приходящаяся на самые северные Курильские острова, практически совпадает с границей последнего четвертичного оледенения, следы которого найдены на Парамушире, но отсутствуют южнее (Корсунская, 1958).

Представление о более древнем филогенетическом возрасте южной мальмы относительно северной, полученное на основе аллозимных данных (Осинов, 2001), подкрепляется и анализом филогении (генеалогии) гаплотипов мтДНК этих подвидов (Олейник и др., 2002).

Время дивергенции северной и южной мальмы, рассчитанное нами на основе генетических дистанций ( $D$ ) (Nei, 1987) по аллозимным данным (Salmenkova et al., 2000), для конкретных популяций около 300–400 тыс. лет. Аналогичные оценки следуют и из усредненных по нескольким популяциям значениям  $D$ , приводимым А.Г. Осиновым (2001). Этот временной интервал перекрывает, по крайней мере, два последних плейстоценовых оледенения. Оценка времени дивергенции форм на основе нуклеотидных замен во много быстрее эволюционирующей мтДНК дает величину, значительно большую –

1 млн лет (Олейник и др., 2001). Такая разница обусловлена выбором разных калибровочных значений шкалы генетических дистанций (см.: Грант, 1991).

За время самостоятельной эволюции накопились различия, позволяющие идентифицировать формы мальмы по морфологическим, аллозимным, молекулярно-генетическим и кариологическим признакам.

В отношении последних существенно важно то, что межпопуляционные региональные различия в пределах форм значительно ниже, чем различия между формами (Черненко, Викторовский, 1971; Викторовский, 1975 а; Ueda, Ojima, 1983; Cavender, 1984; Cavender, Kimura, 1989; Фролов и др., 1997; Phillips et al., 1999). Хиатус по диплоидному числу хромосом ( $2N=76-79$ , чаще 78, у северной и  $2N=82-86$ , чаще 82, у южной) делает весьма обоснованным вывод о видовом уровне кариологических различий у этих форм мальмы (Фролов и др., 1997).

В последнее время ведутся весьма интенсивные исследования митохондриального генома в различных популяциях северной и южной мальмы. Они свидетельствуют о высокой, соизмеримой с межвидовой, степени дифференциации этих форм в Азии (Ginatulina et al., 2000; Олейник и др., 2001, 2002, 2003). А большинство данных межвидовых сравнений свидетельствуют о видовой специфике гаплотипов мтДНК. Однако автоматическое применение этого критерия в качестве видового осложняется. Известны случаи, когда такой вывод напрашивается для разных популяций несомненных видов. В частности, наблюдается полное отсутствие общих гаплотипов мтДНК в популяциях южной мальмы ручья Анива (юго-восточный Сахалин) и р. Лесная (о-в Кунашир) (Олейник и др., 2001). Аналогичная ситуация описана у северо-американской горбуши (Churikov et al., 2001). Вероятнее всего, это связано со случайной фиксацией гаплотипов мтДНК в популяциях в результате прохождения ими «горлышка бутылки» или это результат эффекта основателя. Не следует также забывать об элементе случайности, обусловленном малым числом исследованных особей.

Более состоятельными в плане систематики и филогении представляются результаты генеалогического анализа мтДНК, показавшие значительные (уровня межвидовых) различия в числе нуклеотидных замен между формами мальмы и, стало быть, их давнюю дивергенцию. Наблюдаемые при этом общие для них гаплотипы либо предковые (т. е. естественным образом принадлежащие нынешним популяциям), либо полученные в результате интрогрессивной гибридизации подвидов в прошлом (Олейник и др., 2002, 2003; Радченко, 2002). Правда, пытаясь применить эти различия для видовой диагностики, мы сталкиваемся с проблемой использования меры в качестве критерия. При установлении некоего определенного порога межвидовых различий трудно избежать субъективизма. Но представляется вполне логичным использовать в этих целях величины, сориентированные на средние значения нуклеотидных различий между «хорошими» видами в данной, конкретной группе близкородственных видов. Выполнение этого условия продиктовано разной степенью генетической дивергенции в разных группах животных (Воронцов, 1999).

Возвращаясь к результатам анализа курило-сахалинских популяций мальмы, следует сказать, что характер межпопуляционного аллозимного полиморфизма не дает оснований для выделения в исследованном районе иного самостоятельного вида, кроме *Salvelinus malma*, представленного здесь южной формой с примесью северной формы на самом северном о-ве Шумшу. Нет оснований и для выделения в ранг самостоятельного вида речной (жилой) мальмы *S. malma krascheninnikovi morpha curilus* (Pallas) (см., например, Глубоковский, 1995), известной из рек Курильских островов (Берг, 1948). Ни в одном случае мы не наблюдали «генетического хиатуса» популяций – фиксации альтернативных аллелей – минимально необходимого условия для пересмотра их таксономического статуса.

В отличие от данных биохимической генетики, которые не входят в противоречие с представлениями систематиков о мальме как о едином виде, данные молекулярной генетики и кариологии в вопрос о пересмотре таксономического статуса северной и южной

форм мальмы. Основой тому служат стабильные различия форм по кариотипу и значительные различия их митохондриальных геномов.

Работа профинансирована Программой поддержки ведущих научных школ (НШ-1698.2003.4), программами фундаментальных исследований Президиума РАН («Научные основы сохранения биоразнообразия России») и ОБН РАН («Генетические основы управления биологическими ресурсами»).

### Литература

- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. Пром-сть, 1974. 245 с.
- Алтухов Ю.П. Популяционный и типологический аспекты проблемы вида и видообразования // Совр. проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 5–16.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.
- Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.
- Викторовский Р.М. Хромосомные наборы кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и мальмы (*S. malma*) (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. 1975а. Т. 54, вып. 5. С. 787–789.
- Викторовский Р.М. Хромосомные наборы эндемичных гольцов Кроноцкого озера // Цитология. 1975б. Т. 17, № 4. С. 464–466.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 106 с.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999. 640 с.
- Глубоковский М.К. *Salvelinus albus* sp.n. из бассейна реки Камчатки // Биология моря. 1977. № 4. С. 49–56.
- Глубоковский М.К., Черешнев И.А., Черненко Е.В., Викторовский Р.М. Распространение гольцов (*Salvelinus*, Salmoniformes) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 86–98.
- Глубоковский М.К., Черешнев И.А. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. 1. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиол. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 771–786.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Грант У.С. Генетическая дивергенция между атлантическими и тихоокеанскими видами рыб // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством / ред. Ю.П. Алтухова. М.: Агропромиздат, 1991. С. 269–291.
- Гриценко О.Ф. Систематика и происхождение сахалинских гольцов рода *Salvelinus* // Тр. ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1975. Вып. 106. С. 141–160.
- Гриценко О.Ф., Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В. О таксономическом положении гольцов рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 2. С. 189–198.
- Ефремов В.В. Электрофоретическая изменчивость гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна реки Камчатка // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 94–102.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.
- Картавец Ю.Ф., Глубоковский М.К., Черешнев И.А. Генетическая дифференциация и изменчивость двух симпатричных видов гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) Чукотки // Генетика. 1983. Т. 19, № 4. С. 584–593.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Корсунская Г.В. Курильская островная дуга. М.: Изд-во геогр. лит., 1958. 224 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Мак-Дональд Д.Х., Коэн Р.К., Балакирев Е.С. и др. Видовая принадлежность «съедобной мидии», обитающей в приазиатской части Тихого океана // Биология моря. 1990. № 1. С. 13–22.
- Олейник А.А., Полякова Н.Е. Генетическая дифференциация и филогения лососевых рыб сем. Salmonidae // Генетика. 1992. Т. 28, № 9. С. 141–149.

- Олейник А.А., Полякова Н.Е. Рестриктазный анализ митохондриального генома лососевых рыб семейства Salmonidae // Генетика. 1994. Т. 30, № 9. С. 1202–1214.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А., Фролов С.В., Черешнев И.А. Дивергенция митохондриальной ДНК двух подвидов мальмы *Salvelinus malma* Walbaum (Salmonidae, Pisces) // Докл. РАН. 2001. Т. 376, № 6. С. 844–846.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Дивергенция мальмы *Salvelinus malma* в азиатской части Северной Пацифики по данным PCR-RFLP – анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2002. Т. 38, № 10. С. 1393–1401.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Генетическая дифференциация трех симпатричных видов гольцов рода *Salvelinus* по данным PCR-RFLP – анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2003. Т. 39, № 8. С. 1099–1105.
- Омельченко В.Т. Электрофоретическое исследование гемоглобинов рыб Дальнего Востока // Генетика. 1974. Т. 10, № 9. С. 35–43.
- Омельченко В.Т. Применение электрофореграмм белков в систематике видов рода *Salvelinus* // Биология моря. 1975. № 4. С. 76–79.
- Омельченко В.Т., Политов Д.В., Салменкова Е.А., Малинина Т.В., Фролов С.В. Генетическая дифференциация симпатричных гольцов рода *Salvelinus* р. Яма // Генетика. 1996. Т. 32, № 11. С. 1562–1568.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А. Генетические различия гольцов арктической группы (*Salvelinus alpinus* L., *Salvelinus taranetzi* Kaganovsky) и тихоокеанской мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) // Генетика. 1998. Т. 34, № 11. С. 1518–1522.
- Омельченко В.Т., Никифоров С.Н., Малинина Т.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация популяций мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) юго-восточного Сахалина // Генетика. 1998а. Т. 34, № 12. С. 1655–1660.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Малинина Т.В., Фролов С.В. Генетическая дифференциация симпатричных популяций гольцов рода *Salvelinus* озера Аччен (Чукотский полуостров) // Генетика. 1998б. Т. 34, № 3. С. 399–405.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Шедько С.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) Курильских островов // Генетика. 2002. Т. 38, № 9. С. 1259–1269.
- Осинов А.Г., Павлов С.Д. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция популяций арктического гольца и мальмы (*Salvelinus alpinus* – *S. malma* complex) // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 1. С. 47–61.
- Осинов А.Г. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus*–*Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41, № 2. С. 167–183.
- Осинов А.Г. Северная форма мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки: аллозимная изменчивость, генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 5. С. 664–677.
- Политов Д.В., Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Малинина Т.В. Генетическая дифференциация арктических и дальневосточных гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. 1998. Т. 34, № 1. С. 83–92.
- Радченко О.А., Малярчук Б.А. Генетическая дифференциация популяций мальмы и гольца Таранца по данным рестрикционного анализа гена цитохрома b // Генетика. 1999. Т. 35, № 8. С. 1104–1108.
- Радченко О.А. Генетическая дифференциация северной и южной форм мальмы по данным рестрикционного анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2002. Т. 38, № 4. С. 521–528.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 1989.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Кончакова С.А., Груздева М.А. Вариации в строении черепа у гольцов (род *Salvelinus*) Камчатско-Курильской гряды и таксономический статус форм // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, № 3. С. 313–331.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционно-генетическая структура мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) юго-восточного Сахалина и южных Курильских островов // Генетика. 2000. Т. 36, № 8. С. 1100–1110.
- Таранец А.Я. Пресноводные рыбы бассейна северозападной части Японского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 4, вып. 2. С. 483–537.
- Фролов С.В., Фролова В.Н., Молодиченко А.В. Кариотип мальмы *Salvelinus malma* и таксономический статус северной и южной мальмы // Биология моря. 1997. № 5. С. 309–313.



- Фролов С.В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 2000. 229 с.
- Фролов С.В., Миллер И.Н., Фролова В.Н. Кариотип и дивергенция ручьевой мальмы южного Сахалина // Генетика. 2000. Т. 36, № 3. С. 361–366.
- Фролов С.В. Кариологические различия северной мальмы *Salvelinus malma malma* и белого гольца *Salvelinus albus* из бассейна реки Камчатки // Генетика. 2001. Т. 37, № 3. С. 350–357.
- Фролов С.В., Фролова В.Н. Кариотип чукотского гольца из озера Эстихед (восточная Чукотка) // Генетика. 2001. Т. 37, № 2. С. 243–247.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б., Гудков П.К. Новый вид гольца *Salvelinus levanidovi* sp. nov. из бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 5. С. 691–704.
- Черешнев И.А., Гудков П.К., Скопец М.Б. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна Охотского моря. Находка гольца Леванидова *Salvelinus levanidovi* Chereshevnev, Skopetz, Gudkov в реке Пенжина // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 57–69.
- Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 198 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Черненко Е.В., Викторовский Р.М. Хромосомные наборы симы, кунджи и южной Мальмы / Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. 1971. Вып. 2. С. 232–235.
- Шедько С.В. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 118–134.
- Behnke R.J. The application of cytogenetic and biochemical systematics to phylogenetic problem in the family Salmonidae // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. N 1. P. 237–248.
- Behnke R.J. Organizing the diversity of the Arctic charr // Proceeding of the international symposium on Arctic charr / Ed. L. Johanson, B. Burns. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1984. P. 3–21.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A., Wilson C.C., Bernatchez L. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. 2001. V. 53, N 3. P. 573–576.
- Cavender T.M. Cytotaxonomy of North American *Salvelinus* // Biology of the Arctic charr: Proc. Int. Simp. on Arctic charr. Winnipeg, Manitoba, May 1981. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1984. P. 431–445.
- Cavender T.M., Kimura S. Cytotaxonomy and interrelationships of the Pacific basin *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. 1989. Spec. V. 1. P. 49–68.
- Churikov D., Matsuoka M., Luan X., Gray A.K., Brykov V.A., Gharrett A.J. Assessment of concordance among genealogical reconstructions from various mtDNA segments in three species of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 2329–2339.
- Everett R.J., Wilmot R.L., Krueger C.C. Population genetic structure of Dolly Varden from Beaufort sea drainages of northern Alaska and Canada // Amer. Fish. Soc. Symp. 1997. V. 19. P. 240–249.
- Frolov S.V., Frolova V.N. Karyotype of a Chukchi char from lake Estiched (east Chukotka) // Biology and evolution of chars of the Northern Hemisphere: Abstr. ISACF Workshop 2–10 Sept. 1998, Kamchatka, Russia. Vladivostok: Dalnauka, 1998. P. 14.
- Ginatulina L.K., Shedko S.V., Ginatulin A.A., Miroshnichenko I.L. Peculiarities of genetic differentiation of the Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) inhabiting rivers of the Far East // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. IC&G. Novosibirsk, 2000. P. 40–41.
- Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283–292.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 512 p.
- Osinov A.G. The Dolly Varden (*Salvelinus malma*) of Eurasia and the chars of the Kamchatka river basin: data from allzyme analysis // Proceedings of the eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998. ISACF Information Series. 1999. N 7. P. 173–180.
- Phillips R.B., Sajdak S.L., Domanico M.J. Relationships among charrs based on DNA Sequences // Nordic J. Fresh water Res. 1995. V. 71. P. 378–391.
- Phillips R.B., Gudex L.I., Westrich K.M., DeCicco A.L. Combined phylogenetic analysis of ribosomal ITS1 sequences and new chromosome data supports three subgroups of Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1504–1511.
- Polotov D.V., Gordon N.Yu., Makhrov A.A. Genetic identification and taxonomic relationships of six sibirian species of *Coregonus* // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 2002. V. 57. P. 21–34.
- Richardson B.J., Baverstock P.R., Adams M. Allozyme electrophoresis. A handbook for animal systematics and population studies. Acad. Press Australia, 1986. 410 p.

- Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Kolesnikov A.A., Malinina T.V.* Genetic differentiation of charrs in the Russian north and far east // J. Fish Biol. 2000. V. 57, suppl. A. P. 136–157.
- Savvaitova K.A.* Pattern of diversity and processes of speciation of Arctic char// Nordic. J. Fresh water Res. 1995. N 71. P. 81–91.
- Tsuyuki H., Roberts E., Vanstone W.E.* Comparative zone electrophoregrams of muscle myogens and blood hemoglobins of marine freshwater vertebrates and their application to biochemical systematics // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1965 a. V. 22, N 1. P. 203–213.
- Tsuyuki H., Roberts E., Vanstone W.E., Markert J.R.* The species specificity and constancy of muscle myogen and hemoglobin electrophoregrams of *Oncorhynchus* // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1965 b. V. 22, N 1. P. 215–217.
- Tsuyuki H., Uthe J.F., Roberts E., Clarke L.W.* Comparative electrophoregrams of *Coregonus clupeaformis*, *Salvelinus namaycush*, *S. alpinus*, *S. malma* and *S. fontinalis* // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1966. V. 24, N 2. P. 299–304.
- Tsuyuki H., Westrheim S.J.* Analysis of the *Sebastes aleutianus* – *S. melanostomus* complex, and description of the new scorpaenid species *Sebastes caenaematicus*, in the northeast Pacific Ocean // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1970. V. 27, N 12. P. 2233–2254.
- Ueda T., Ojima Y.* Karyotypes with C-banding patterns of two species in the genus *Salvelinus* of the family Salmonidae // Proc. Jap. Acad. 1983. V. B59, N 10. P. 343–346.
- Westrheim S.J., Tsuyuki H.* *Sebastodes reedi*, new scorpaenid fish in Northeast Pacific Ocean // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1967. V. 24, N 9. P. 1945–1954.
- Westrheim S.J., Tsuyuki H.* Taxonomy, distribution, and biology of the northern rockfish, *Sebastes poly-spinis* // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1971. V. 28, N 10. P. 1621–1627.
- Zaslavskaya N.I.* Allozyme comparison of four litorinid species morphologically similar to *Litorina sitkana* // Hydrobiologia. 1995. V. 309. P. 123–128.
- Zaykin D.V., Pudovkin A.I.* Two programs to estimate significance of chi-square values using pseudo-probability tests // J. Heredity. 1993. V. 84. P.152.