

УДК 597.553.2.575.17

ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS* ИЗ ОЗЕРА НАЧИКИНСКОЕ (КАМЧАТКА) И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ *S. ALPINUS*–*S. MALMA*

© 2015 г. А. Л. Сенчукова*, **, С. Д. Павлов*, Е. В. Есин***, Г. Н. Маркевич*, Н. С. Мюге****, *****

*Московский государственный университет

**Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва

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

****Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва

E-mail: asenchukova@gmail.com

Поступила в редакцию 03.12.2013 г.;
после доработки – 05.06.2014 г.

Впервые определены нуклеотидные последовательности двух участков митохондриального генома (участка *D-loop* и гена *Cyt b*) у симпатрично обитающих гольцов рода *Salvelinus* из оз. Начикинское (Камчатка) и проведено сравнение с последовательностями митохондриальной ДНК, имеющимися в GenBank. Уровень различий по двум участкам митохондриальной ДНК у совместно обитающих мальмы и озёрного гольца оказался достаточно высоким (15–20 мутаций). Полученные результаты подтверждают существование в оз. Начикинское двух симпатрических форм гольца, принадлежащих к двум генетическим группам, – арктического гольца *S. alpinus* complex и мальмы *S. malma* complex.

Ключевые слова: гольцы *Salvelinus alpinus* complex, *S. malma* complex, митохондриальная ДНК, генетическое разнообразие, оз. Начикинское.

DOI: 10.7868/S0042875215010208

Гольцы рода *Salvelinus* из оз. Начикинское (юго-восточная Камчатка) вызывают несомненный научный интерес, поскольку совместное обитание в этом водоёме двух чётко различающихся морфологически форм ещё раз подтверждает возможность устойчивого существования близкородственных гольцов в условиях симпатрии.

Впервые озёрный голец из оз. Начикинское был описан и отнесён к высокополиморфному виду *Salvelinus alpinus* Савваитовой (1976). Было показано высокое сходство озёрных гольцов из озёр Начикинское и Дальнее по меристическим признакам, окраске, характеру питания, заражённости цестодой *Diphyllbothrium* sp., возрастному составу и темпу роста, особенностям размножения. После сравнения озёрного гольца и озёрно-речной формы мальмы *Salvelinus malma* из оз. Начикинского по размерам, темпам роста, питанию, размножению, морфологическим особенностям, окраске и кариотипу был сделан вывод о репродуктивной изоляции и сильной дивергенции между ними (Савваитова, Васильев, 1976; Савваитова, 1989). По данным рестриктоного анализа трёх участков митохондриальной ДНК (мтДНК) –

ND1/ND2, *ND5/ND6*, *Cyt b/D-loop* (Олейник, Скурихина, 2007; Олейник, 2013), в оз. Начикинское обитают два вида гольцов – *S. malma* и *Salvelinus* sp. (озёрный голец), последний филогенетически близок к гольцу Таранца *S. taranetzi* и гольцу Крогиус *S. krogiusae*.

Для подтверждения этих данных и более точного филогенетического анализа мы впервые определили нуклеотидные последовательности двух участков митохондриального генома (участка *D-loop* и гена *Cyt b*) у симпатрично обитающих начикинских гольцов и провели сравнение с последовательностями мтДНК, имеющимися в GenBank. Для сравнения с другими популяциями гольцов Камчатки также определены нуклеотидные последовательности мтДНК у ранее не исследованных выборок гольцов из оз. Копылье (центральная Камчатка) и из ручья Нижнекошелевский (южная Камчатка).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В исследование включены четыре выборки гольцов (по 12 экз. каждая), собранные в 2012 г. в

озёрах Начикинское, Копылье и в ручье Нижнекошелевский (бассейн р. Речка 3-я). Две выборки из оз. Начикинское представлены озёрной жилой формой (в нашем исследовании рассматривается как *S. alpinus* ssp., далее – озёрный голец из оз. Начикинское, озёрный начикинский голец) и озёрно-ручьевого мальмой (аналог озёрно-речной формы *S. malma* (по: Савваитова, 1989), далее – мальма из оз. Начикинское). Гольцы из ручья Нижнекошелевский представлены жилой карликовой формой мальмы *S. malma*. По наблюдениям Есина и Маркевича (неопубл. данные), голец из оз. Копылье имеет морфотип, отличный от типичной озёрно-речной формы мальмы и более близкий к морфотипу многотычинковых форм озёрных гольцов из северного Охотоморья (Уегинские и Элекчанские озёра), поэтому до проведения более подробных генетических исследований именуем его *Salvelinus* sp. От всех 48 экз. гольцов была выделена геномная ДНК стандартным солевым методом (Aljanabi, Martinez, 1997).

Реакцию амплификации проводили в объёме 15 мкл: 1.5 мкл 10× ПЦР-буфер (Sileks, Россия), 2.5 mM MgCl₂, 0.6 mM dNTP, 2 пМ каждого праймера, 100 нг ДНК и 1 единица HotTaq Buffer (Sileks, Москва) ДНК-полимеразы (Sileks). Для амплификации участка *D-loop* мтДНК использовали праймеры HN20 GTGTTATGCTTTAGTTAAGC и Trp2 ACCCTTAACTCCCAAGC (Brunner et al., 2001), для амплификации гена *Cyt b* – праймеры L14795 TAATGGCCAACCTCCGAAAA и H15844 AGCTACTAGGGCAGGCTCATТ (Радченко, 2003). Секвенирование проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3100 с использованием набора для секвенирования BigDye v.1.1. Для секвенирования участка *D-loop* использовали праймер Trp2, секвенирование гена *Cyt b* проводили с обоих концов (праймеры L14795 и H15844).

Обработку продуктов секвенирования и множественное выравнивание осуществляли в пакете программы DNASTar (Lasergene Inc.). Для представления филогенетических отношений между гаплотипами использовали метод максимальной экономии (Templeton et al., 1992), реализованный в программе TCS (Clement et al., 2000). Статистический и филогенетический анализы проводили в программах Mega 5.05 (Tamura et al., 2011) и Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

Для сравнительного анализа использовали данные из GenBank по гену *Cyt b* и участку *D-loop* (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Последовательности контрольного региона (*D-loop*) мтДНК длиной 558 п.н. и гена *Cyt b* длиной 1015 п.н. определили в образцах всех 48 экз. гольцов. На участке *D-loop* мтДНК выявлены

12 переменных сайтов (2.15% всех сайтов) и 5 разных гаплотипов, на участке гена *Cyt b* – 15 переменных сайтов (1.48%) и 10 разных гаплотипов. По объединённой последовательности длиной 1573 п.н. (1–558 п.н. *D-loop* и 559–1573 п.н. *Cyt b*) выявлены 27 переменных сайтов и 11 разных гаплотипов (табл. 2, 3).

Сеть гаплотипов объединённых участков *D-loop* и гена *Cyt b* мтДНК исследуемых гольцов рода *Salvelinus* представлена на рис. 1. Видно, что исследуемые гольцы имеют две сильно отличающиеся (на 15 мутаций) группы гаплотипов. К первой группе (Н1–Н9) относятся: мальма из оз. Начикинское и ручья Нижнекошелевский, а также гольцы из оз. Копылье. Все они принадлежат к филогенетической группе северной мальмы. Ко второй группе (Н10–Н11) относится озёрный голец из оз. Начикинское. В первую группу также входит один озёрный начикинский голец (Н5), что, возможно, является результатом митохондриальной интрогрессии и говорит о неполной генетической изоляции, а также появлении гибридов между озёрным гольцом и мальмой в оз. Начикинское.

Гольцы из оз. Копылье оказались генетически однородны по участку *D-loop* и гену *Cyt b*, все исследованные 12 экз. имеют один гаплотип – Н1 (широко представленный в линии северной мальмы). Таким образом, гольцы из оз. Копылье, внешне имеющие морфотип арктического гольца, по результатам секвенирования двух участков митохондриального генома принадлежат к филогенетической линии северной мальмы. Для определения статуса этой популяции требуется более полное исследование, включающее анализ ядерного генома. Граница распространения мальмы северной и южной линий точно не определена, однако выборка жилых гольцов из ручья Нижнекошелевский, обитающих на южной оконечности Камчатки, могла бы содержать элементы генома южной мальмы или даже относиться к южной филогенетической линии. Тем не менее, выявленные четыре гаплотипа у всех 12 исследованных экземпляров относят мальму из руч. Нижнекошелевский к северной линии.

Для выяснения отношений гольцов из оз. Начикинское с другими представителями рода *Salvelinus* мы сравнили полученные нуклеотидные последовательности гена *Cyt b* и участка *D-loop* с данными по гольцам, имеющимися в GenBank (Радченко, 2004; Радченко и др., 2006; Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2006; Осинов, Мюге, 2008). Поскольку отсутствуют работы, в которых филогенетический анализ мтДНК гольцов проводился бы по обоим исследованным нами последовательностям, сравнение осуществлялось отдельно для каждого изученного участка мтДНК.

Таблица 1. Данные из GenBank, использованные в работе

Вид/форма (номер/гаплотип)	№ GenBank	Локальность	Источник информации
<i>Ген Cyt b</i>			
<i>Salvelinus malma</i> (103chu)	DQ298796	р. Гетлянген, Чукотка	Радченко и др., 2006
<i>S. malma</i> (110chu)	DQ298799	Там же	Тот же
<i>S. malma</i> (216chu)	DQ298800	р. Марич, Чукотка	»
<i>S. malma</i> (630och)	DQ298795	р. Армань, северное Охотоморье	»
<i>S. sp.</i> (279och)*	AY286029	Элекчанские озёра, Охотоморье	Радченко, 2004
<i>S. sp.</i> (729och)*	AY286034	оз. Хадды, Охотоморье	Тот же
<i>S. neiva</i> (465)	AY286033	оз. Уегинское, Охотоморье	»
<i>S. taranetzi</i> (195)	AY286027	р. Утаатап, Чукотка	»
<i>S. taranetzi</i> (197)	AY286028	Там же	»
<i>S. dryagini</i> (593)	AY286025	оз. Лама, Таймыр	»
Pucheglazka (588)**	AY286023	Там же	»
<i>S. boganidae</i> (592)	AY286024	»	»
Davatchan (736)**	AY286026	оз. Фролиха, Забайкалье	»
<i>S. alpinus</i> (586)	AY286021	оз. Канес Ладу, Финляндия	»
<i>S. alpinus</i> (583)	AY286022	Там же	»
<i>S. taranetzi</i> (66)	AY286035	озеро в бассейне р. Выквынайваам, Чукотка	»
<i>S. boganidae</i> (737)	AY286037	оз. Эльгыгытгын, Чукотка	»
<i>S. boganidae</i> (738)	AY286038	Там же	»
<i>S. elgyticus</i> (734)	AY286036	»	»
<i>S. elgyticus</i> (775)	AY286039	»	»
<i>S. sp.</i> (602)**	AY286040	оз. Макси, бассейн р. Колыма	»
<i>S. sp.</i> (603)**	AY286041	Там же	»
<i>S. sp.</i> (604)**	AY286042	»	»
<i>S. sp.</i> (650)**	AY286043	оз. Джульетта, басс р. Колыма	»
<i>S. sp.</i> (660)**	AY286044	Там же	»
<i>Участок D-loop</i>			
<i>S. boganidae</i> (ARC1)	AF298027	оз. Эльгыгытгын, Чукотка	Brunner et al., 2001
<i>S. elgyticus</i> (ARC2)	AF298028	Там же	Тот же
<i>S. a. taranetzi</i> (ARC3)	AF298029	р. Сеутакан, Чукотка	»
<i>S. a. erythrinus</i> (ARC4)	AF298030	оз. Свэн, о-в Кинг-Вильям, Канада	»
<i>S. a. erythrinus</i> (ARC4)	AF298030	оз. Амитук, о-в Корнуоллис, Канада	»
<i>S. a. erythrinus</i> (ARC5)	AF298031	оз. Горизон, Аляска	»
<i>S. a. erythrinus</i> (ARC6)	AF298032	оз. Холл, п-ов Мелвилл, Канада	»
<i>S. a. erythrinus</i> (ARC9)	AF298035	Авамуктулик, п-ов Мелвилл, Канада	»
<i>S. a. erythrinus</i> (ARC9)	AF298035	Иглулик, о-в Иглулик, Канада	»
<i>S. a. alpinus</i> (ARC15)	AF298041	река рядом с фьордом Изортог, Гренландия	»
<i>S. malma</i> (ARC17)	AF298043	оз. Галбрейт, Аляска	»
<i>S. alpinus</i> (ATL13)	AF298003	оз. Канес Ладу, Финляндия	»
Pucheglazka (SIB7)**	AF298015	оз. Лама, Таймыр	»
Davatchan (SIB8)**	AF298016	оз. Фролиха, Забайкалье	»
<i>S. dryagini</i> (SIB9)	AF298017	оз. Лама, Таймыр	»
<i>S. malma</i> (BER3)	AF298020	р. Сеутакан, Чукотка	»
<i>S. a. oquassa</i> (ACD1)	AF298045	Лак Санс Бае, Квебек, США	»
<i>S. malma</i> (SM1)	AB206973	о-в Хоккайдо, Япония	Yamamoto et al., 2006
»	»	о-в Сахалин	Осинов, Мюге, 2008

Примечание: *, ** названия даны по цитируемому источнику; согласно проведённому анализу мтДНК относятся к: * *S. malma* complex, ** *S. alpinus* complex.

Таблица 2. Варибельные сайты в объединённой последовательности (1–558 п.н. *D-loop*, 559–1573 п.н. *Cyt b*) у голецов рода *Salvelinus*

Гап-лотип	Номер позиции в объединённом выравнивании участка <i>D-loop</i> и гена <i>Cyt b</i>																															
	5	6	2	3	5	5	8	2	2	2	3	3	4	5	6	6	7	8	8	8	9	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
H1	—	C	G	T	T	C	A	G	G	C	G	T	C	A	A	C	A	A	A	A	A	A	T	G	G	G	A	G	A	G		
H2	—	A
H3	—	.	.	C	G	
H4	—	.	.	C	.	.	G	G	
H5	A	.	.	C	G	.	.	.	G	
H6	—	.	.	C	G	G	.	.	.	A	
H7	—	.	.	C	G	.	T	G	G	
H8	—	.	.	C	.	.	G	G	.	T	G	G	
H9	—	.	.	C	.	.	G	G	G	T	G	G	
H10	—	A	A	C	C	T	.	A	A	G	A	C	A	.	.	T	.	.	G	G	.	G	C	.	.	.	T	.	.	.		
H11	—	A	A	C	C	T	.	A	A	G	A	C	A	.	.	T	.	.	G	G	.	G	C	A	.	.	T	.	.	.		

Таблица 3. Встречаемость гаплотипов у голецов рода *Salvelinus*

Выборка	Гаплотип										
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	H8	H9	H10	H11
<i>S. alpinus</i> ssp. (оз. Начикинское)					1					7	4
<i>S. malma</i> (оз. Начикинское)	5		2	1			1	3			
<i>Salvelinus</i> sp. (оз. Копылье)	12										
<i>S. malma</i> (руч. Нижнекошелевский)	4	1				5			2		

При исследовании изменчивости гена *Cyt b* выявлены две филогенетические линии голецов комплекса *S. alpinus*–*S. malma* (Радченко, 2004). Первая – колымско-чукотская – состоит из типов мтДНК озёрного гольца Таранца Чукотки, боганидской *S. boganidae* и малоротой *S. elgyticus* палий оз. Эльгыгытгын, озёрных голецов бассейна р. Колымы. Вторая линия разделилась на две группы – охотскую и сибирскую. Охотская группа включает северную мальму, нейву *S. neiva* и озёрных голецов Охотморья; в неё же вошёл проходной голец Таранца, несущий мальмоидный митотип (по: Радченко, 2004), возникший в результате интрогрессии мтДНК от мальмы к гольцу Таранца. Сибирская группа включает гольца Дрягина, глубоководного гольца–“пучеглазку”, боганидскую палию из оз. Лама, даватчана из оз. Фролиха, арктического гольца Финляндии.

Филогенетические отношения по гену *Cyt b* между исследуемыми выборками голецов и гольцами, взятыми из GenBank, представлены на рис. 2.

При сопоставлении наших данных с данными Радченко (2004) видно, что мальма из оз. Начикинское и ручья Нижнекошелевский, а также голец из оз. Копылье относятся к охотской группе. При этом озёрный начикинский голец, имеющий гаплотипы H10 и H11, которые отличаются на одну мутацию, относится к колымско-чукотской линии. Этот голец наиболее близок к озёрным гольцам *S. sp.* из бассейна Колымы (№ 602, 603, 604, 650, 660) и к *S. taranetzi* (66) из оз. р. Выквынайваам (Чукотка). Различия между ними составили две мутации. На три, четыре и четыре, семь мутаций озёрный голец Начикинского озера отличается соответственно от *S. elgyticus* (734, 775) и *S. boganidae* (737, 738) из оз. Эльгыгытгын (Чукотка).

По изменчивости контрольного региона мтДНК выявлены пять филогенетических линий голецов (Brunner et al., 2001): арктическая (ARC), включающая гольца Таранца и эльгыгытгынских голецов; берингийская (BER), представленная северной мальмой; сибирская (SIB), объединяющая популяции Таймыра и Забайкалья; атланти-

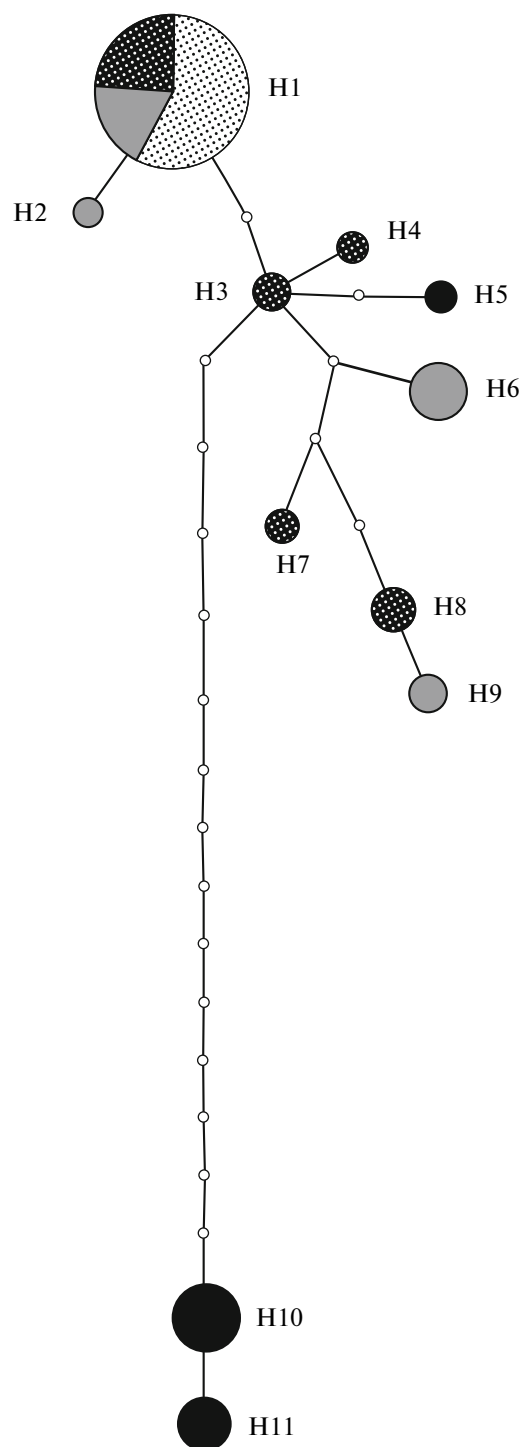


Рис. 1. Сеть гаплотипов объединённых участков *D-loop* и гена *Cyt b* мтДНК гольцов рода *Salvelinus*, построенная методом максимальной парсимонии (программа TCS). Размер кружков и секторов пропорционален частоте встречаемости гаплотипов; гаплотипы H1–H11 см. в табл. 1, 2. Выборки: (●) – *S. alpinus* ssp. (оз. Начикинское), (⊙) – *S. malma* (оз. Начикинское), (⊗) – *Salvelinus* sp. (оз. Копылье), (○) – *S. malma* (ручей Нижнекошелевский).

ческая (ATL), в которую входят гольцы Европы; акадийская (ACD), включающая популяции южного Квебека и Новой Англии. Филогенетические отношения исследованных нами гольцов по контрольному региону (*D-loop*) и гольцов, относящихся к данным генетическим линиям (взяты из GenBank), представлены на рис. 3. Мальма из оз. Начикинское, ручья Нижнекошелевский и голец из оз. Копылье относятся к берингийской линии. Наличие гаплотипов северной мальмы в выборке из ручья Нижнекошелевский указывает на возможную ограниченность зоны контакта северной и южной линий только северокурильским о-вом Шумшу (Омельченко, 2005) и отсутствие южной мальмы на Камчатском п-ове. Озёрный голец из оз. Начикинское относится к арктической линии и имеет один гаплотип (H10, H11). Он оказался наиболее близок к *S. a. erythrinus* (оз. Свэн, о-в Кинг-Вильям и оз. Амитук, о-в Корнуоллис, Канада) (ARC4) и *S. malma* (оз. Галбрейт, Аляска) (ARC17), отличается от них на одну мутацию. На две мутации озёрный начикинский голец отличается от ARC5 (*S. a. erythrinus*, оз. Горизон, Аляска), ARC6 (*S. a. erythrinus*, оз. Холл, п-ов Мелвилл, Канада), ARC9 (*S. a. erythrinus*, Авамуктулик, п-ов Мелвилл и Иглулик, о-в Иглулик, Канада), ARC15 (*S. a. alpinus*, фьорд Изортог, Гренландия). На три мутации гаплотип озёрного гольца из оз. Начикинское отличается от *S. elgyticus* (ARC2) и *S. boganidae* (ARC1), симпатрически обитающих в оз. Эльгыгытгын (Чукотка).

Также для сравнительного анализа по участку *D-loop* мтДНК был взят гаплотип южной формы мальмы (SM1), выявленный в популяциях с о-вов Хоккайдо (Япония) (Yamamoto et al., 2006) и Сахалин (Осинов, Мюге, 2008). На полученной филогенетической сети (рис. 3) гаплотип SM1 настолько сильно отличается от гаплотипов северной мальмы (BER), что не связан с ними (13 нуклеотидных замен). Следует учитывать, что для сравнения был взят только один гаплотип южной филогенетической линии. Возможно, при большем числе образцов отличия между северной и южной мальмой будут менее выражены, однако они вряд ли изменят филогенетический рисунок в целом. Так, при исследовании мтДНК от 23 экз. южной мальмы было выявлено семь гаплотипов, отличающихся от группы гаплотипов северной линии на 10–12 нуклеотидных замен (Осинов, Мюге, 2008).

Появление у проходной формы гольца Таранца (66) (рис. 2) мтДНК (по гену *Cyt b*) северной мальмы (Радченко, 2004) и наличие у мальмы с Аляски (ARC17) (рис. 3) гаплотипа арктической линии (по участку *D-loop*) (Brunner et al., 2001) может объясняться встречной интрогрессией мтДНК в зонах симпатричного обитания представителей разных линий. Подобную ситуацию мы, скорее всего, наблюдаем и в оз. Начикинское – наличие гап-

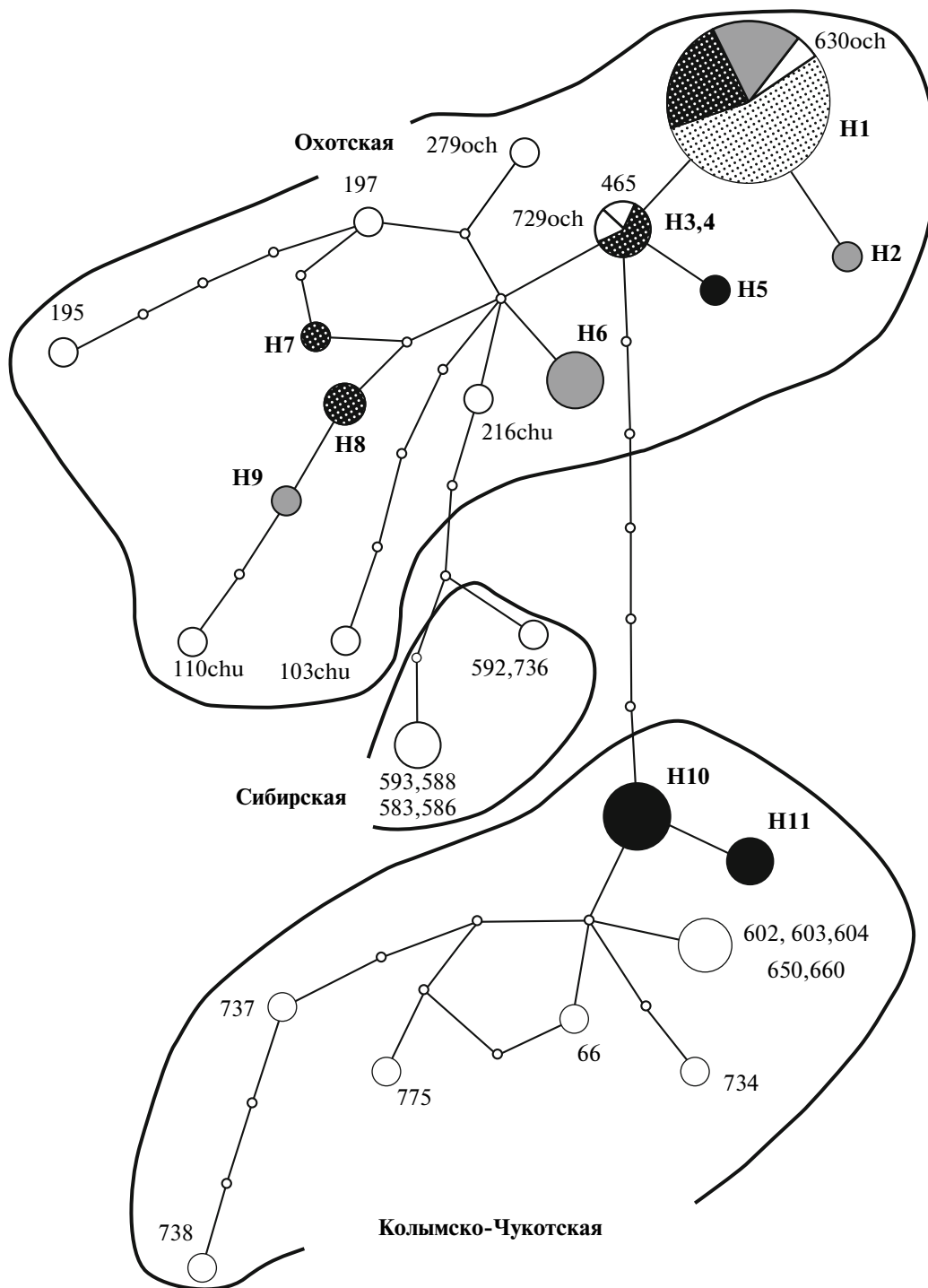


Рис. 2. Сеть гаплотипов гена *Cyt b* гольцов рода *Salvelinus*, построенная с помощью программы TCS. Номера образцов (по: Радченко, 2004; Радченко и др. 2006): 103chu, 110chu, 216chu, 630och, 279och, 729och, 465, 195, 197, 593, 588, 592, 736, 586, 583, 66, 737, 738, 734, 775, 602, 603, 604, 650, 660; ост. обозначения см. на рис. 1.

лотипа северной мальмы (Н5) у 1 экз. озёрного начикинского гольца (*S. alpinus* ssp.).

Таким образом, впервые показанное Савваитовой (1976) и подтверждённое рестриктным анализом мтДНК (Олейник, Скурихина, 2007; Олей-

ник, 2013) существование в Начикинском озере двух симпатрично обитающих видов гольцов — *S. malma* и *S. alpinus* ssp. — подтверждено и нашим исследованием, включившим секвенирование участков митохондриального генома (*D-loop* и ген *Cyt b*). Уровень различий по двум участкам

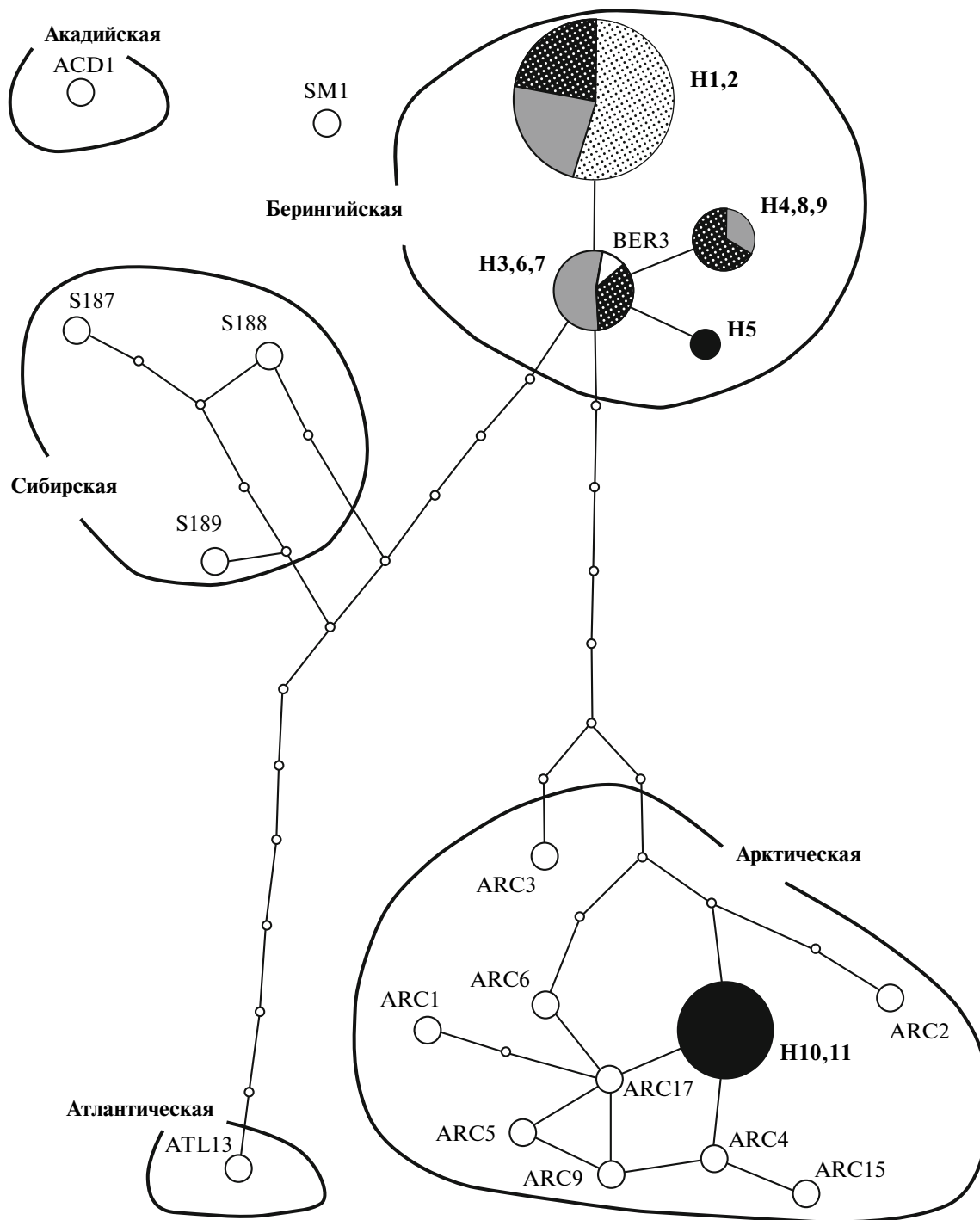


Рис. 3. Сеть гаплотипов участка *D-loop* гольцов рода *Salvelinus*, построенная с помощью программы TCS. Гаплотипы (по: Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2006; Осинев, Мюге, 2008): ARC1 – ARC6, ARC9, ARC15, ARC17, ATL13, SIB7 – SIB9, BER3, ACD1, SM1; ост. обозначения см. на рис. 1.

мтДНК у совместно обитающих мальмы и озёрного гольца оказался достаточно высоким (15–20 мутаций). Сравнение полученных последовательностей мтДНК с данными, имеющимися в GenBank, показало, что по гену *Cyt b* длиной 1015 п.н. озёрный начикий гольц филогене-

тически близок к озёрным гольцам *S. sp.* из бассейна р. Колыма и к *S. taranetzi* из озера в бассейне р. Выквынайваам (Чукотка), относящихся к колымско-чукотской линии (Радченко, 2004). По участку *D-loop* мтДНК длиной 558 п.н. озёрный начикий гольц наиболее близок к *S. a. eryth-*

rinus оз. Свэн, о-ва Кинг-Вильям и оз. Амитук, о-ва Корнуоллис (Канада) (ARC4; рис. 3) и к гаплотипу ARC17 (оз. Галбрейт, Аляска; рис. 3), что позволяет отнести его к арктической линии по классификации Бруннера с соавторами (Brunner et al., 2001). Полученные результаты коррелируют со сравнением по данным Радченко (2004) и подтверждают существование в оз. Начикинское двух симпатрических форм гольца, принадлежащих к двум хорошо выраженным генетическим группам, — арктического гольца *S. alpinus* complex и мальмы *S. malma* complex.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны сотрудникам Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника за организацию и помощь в сборе материала; М.К. Глубоковскому (ВНИРО) — за организацию и поддержку лабораторных работ; Д.А. Зелениной, А.А. Волкову, А.Е. Барминцевой, М.Е. Толочковой (ВНИРО) — за помощь в молекулярно-генетических исследованиях.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты №11-04-02056-а, 14-04-01437-а, 13-04-10186-к, 13-04-10152-к), РГНФ №14-06-00726, грантом “Ведущие научные школы” (НШ-719.2012.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Олейник А.Г. 2013. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и филогеографические аспекты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 47 с.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А. 2007. Генетическая дивергенция симпатричных гольцов рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) // Генетика. Т. 43. № 8. С. 1097–1106.
- Омельченко В.Т. 2005. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): генетическая дивергенция популяций Северо-Востока и Дальнего Востока России // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 492–509.
- Осинов А.Г., Мюге Н.С. 2008. Изменчивость контрольного района митохондриальной ДНК в популяциях южной формы мальмы (*Salvelinus malma krascheninnikovi*) Сахалина // Генетика. Т. 44. № 12. С. 1668–1676.
- Радченко О.А. 2003. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 24 с.
- Радченко О.А. 2004. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. Т. 40. № 3. С. 322–333.
- Радченко О.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 2006. Анализ изменчивости гена цитохрома *b* у симпатричных гольцов Кроноцкого озера (Камчатская область) // Там же. Т. 42. № 2. С. 233–243.
- Савваитова К.А. 1976. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики // Вопр. ихтиологии. Вып. 2 (97). С. 274–282.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Васильев В.П. 1976. О симпатрических популяциях у гольца рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Начикинского (Камчатка) // Науч. докл. высш. шк. № 2. С. 80–87.
- Aljanabi S.M., Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucl. Acids Res. V. 25 (20). P. 4692–4693.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A.G. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. № 3. P. 573–586.
- Clement M., Posada D., Crandall K.A. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // Mol. Ecol. V. 9. P. 1657–1659.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver. 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. V. 10. P. 564–567.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Mol. Biol. Evol. V. 28. P. 2731–2739.
- Templeton A.R., Crandall K.A., Sing C.F. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation // Genetics. V. 132. P. 619–633.
- Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K. et al. 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) on Hokkaido Island, Japan // J. Fish Biol. V. 68. P. 68–85.