

“Диалектическое” видообразование: от кумжи (*Salmo trutta* L.) к атлантическому лососю (*S. salar* L.)

А.А. Махров

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119991, e-mail: makhrov12@mail.ru

“Dialectical” speciation: from brown trout (*Salmo trutta* L.) to Atlantic salmon (*S. salar* L.)

A.A. Makhrov

Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow 119991 Russia, e-mail: makhrov12@mail.ru

В работе высказано предположение, что процесс видообразования атлантического лосося проходил в три этапа. Сначала в пределах предкового вида — кумжи сформировалась дискретная адаптивная норма — ДАН, экологически и морфологически сходная с атлантическим лососем. Затем в одной из популяций произошла ее “фиксация” в результате перестройки генома. И, наконец, в результате взаимодействия вновь возникшей и предковой форм сформировался hiatus морфологических признаков. Такой способ видообразования сочетает черты традиционных моделей “постепенного” и “скачкообразного” видообразования.

В настоящее время существуют две основные точки зрения на процесс видообразования. Для большинства экологов и морфологов образование нового вида — постепенный (градуалистический) процесс, идущий много поколений. Открытие крупных перестроек генома, которые не могли осуществляться постепенно (например, полиплоидии), привело к возникновению концепции скачкообразного (сальтационного) видообразования (обзор: Алтухов, 2003). В настоящее время признана реальность обоих типов видообразования: “... в природе сосуществуют и градуализм и пунктуализм, и постепенное и внезапное видообразование” (обзор: Воронцов, 1999: 579).

В то же время, для сторонников скачкообразного видообразования остается проблемой возникновение целого комплекса физиологических и поведенческих признаков, обеспечивающих адаптацию вида к среде обитания, “вписанность” в определенную нишу (обзор: Колчинский, 2002). В рамках градуалистической модели не удастся решить проблему дискретности вида — неясно, чем вызвано образование четкого различия — hiatus между молодым видом и его предком (Северцов, 1988). Вот почему синтез этих концепций представляется действительно актуальным.

Элементы обеих моделей использованы в работах Б.М. Медникова. По его мнению, комплекс адаптивных признаков будущего вида формируется еще в пределах предкового вида, как одна из дискретных адаптивных норм — ДАН (Медников, 1987). В ходе видообразования идут совместно два процесса: выщепление ДАН и перегруппировка повторяющихся последовательностей ДНК в геноме (Медников, 1988). Перестройка генома обеспечивает репродуктивную изоляцию вновь возникшего вида (Медников и др., 1995).

К сожалению, пионерские работы Б.М. Медникова не были завершены. Остается неясным, каким образом вновь возникающему виду передается только одна ДАН, какие механизмы не дают возникнуть у него другим ДАНам, свойственным предковому виду (что сделало бы эти виды морфологически неотличимыми). В настоящей работе сделана попытка показать, что перестройка генома может обеспечить не только репродуктивную изоляцию вновь возникшего и предкового видов, но и “фиксацию” признаков одной из ДАН предка у вновь возникшего вида.

Как пример использованы литературные и собственные данные по двум близким видам лососевых рыб (семейство Salmonidae): кумже (*Salmo trutta* L.) и атлантическому лососю, или семге (*S. salar* L.). Атлантический лосось распространен в реках восточного побережья Северной Америки. В северной Европе встречаются оба вида. Кумжа встречается также в бассейнах Средиземного, Черного, Каспийского и Аральского морей. Ряд фактов свидетельствует, что атлантический лосось — относительно молодой вид, произошедший от кумжеподобного предка (обзор: Дорофеева, 1998).

Процесс формирования атлантического лосося, видимо, включал три этапа.

Этап 1. Формирование ДАН в пределах предкового вида — кумжи

Взаимоотношения атлантического лосося и кумжи первым начал рассматривать “в эволюционном аспекте”, видимо, С.С. Зарнецкий (Zarnecki, 1960). В то время как популяции атлантического лосося, представлены, как правило, мигрирующей на нагул в море (проходной) формой, у кумжи этот автор выделяет девять экологических форм. Они могут принадлежать к разным популяциям или сосуществовать в пределах одной популяции. Отмечены морфологические различия между экологическими формами (Кузищин, 1997).

Формы кумжи различаются по местам нагула (открытое море, эстуарий, озеро, река) и, соответственно, достигают разных размеров. Проходная форма представлена в основном крупными особями, они обычно нерестятся в больших реках (в зоне симпатрического обитания эта форма практически исчезает, ее нишу занимает атлантический лосось). Более мелкие особи эстуарной и озерно-речной форм предпочитают заходить на нерест в небольшие реки и ручьи.

Кумжа, как и другие лососевые рыбы, как правило, возвращается на нерест в ту же реку, где родилась (так называемый “хоминг”). Поэтому в каждой нерестовой реке формируется особая популяция (или субпопуляция) кумжи (Махров и др., 1999, и ссылки в этой работе). Хоминг обеспечивает достаточно высокую степень препопуляционной репродуктивной изоляции и открывает путь к формированию генетических различий между популяциями.

Популяции, представленные “крупной” формой кумжи, по целому ряду морфологических признаков отличаются от популяций “мелкой” и проявляют сходство с атлантическим лососем. Популяции озер Пяозеро и Топозеро в бассейне Белого моря одно время считали даже продуктом гибридизации кумжи с атлантическим лососем (Новиков, 1948; Мельянцева, 1951), а некоторые популяции бассейнов Черного моря (Берг, 1908) и Каспия (Берг, 1948) относили к виду *S. salar*. Эти предположения, однако, не подтвердились в ходе генетических исследований (Дорофеева, 1965; Осин, 1984; Зелинский, 1990; Махров, 1995).

В литературе есть данные по сравнительному анализу некоторых признаков у искусственно выращенных потомков особей, которые принадлежали к популяциям, представленными разными экологическими формами. В том числе анализировали

потомков “лососеподобной” кумжи бассейна озера Пяозеро (Pakkasmaa, Piironen, 2001). Оказалось, что морфологические особенности разных форм частично наследуются, хотя надо отметить, что среди анализируемых морфологических признаков было только несколько диагностических для кумжи и атлантического лосося.

Тем не менее, эти эксперименты дают возможность считать “лососеподобные” популяции кумжи экотипами — группировками, генетически адаптированными к определенным условиям обитания. Логично предположить, что экотип кумжи, адаптированный к нересту в крупных реках, послужил отправной точкой при видообразовании атлантического лосося.

Этап 2. “Фиксация фенотипа” в ходе видообразования: роль перестройки генома

Атлантический лосось отличается от кумжи более узким спектром экологических адаптаций и, соответственно, меньшим морфологическим разнообразием. Абсолютное большинство популяций этого вида представлено проходной формой. В некоторых водных системах известна озерно-речная форма (обзор: Зелинский, 1985). Но если в той же водной системе нерестится проходная форма, две формы используют разные нерестилища и тем самым поддерживают репродуктивную изоляцию (обзор: Казаков, 1992). Очень редки популяции атлантического лосося, представленные речной формой (Berg, 1953; Gibson et al., 1996). Пресноводные (жилые) формы, как правило, значительно мельче проходных.

Иногда удается искусственно выращивать производителей атлантического лосося, в том числе и самок, в пресной воде. Но для этих рыб характерна мелкая икра и значительная гибель потомства на ранних стадиях развития, особенно при первом нересте (Day, 1885; Jarrams, 1979; Крамаренко и др., 2002; Петренко, 2002; А.В. Дихнич, личн. сообщ.). Особо интересен один из экспериментов (Jarrams, 1979), когда в сходных условиях выращивали производителей кумжи. При этом выживаемость потомства кумжи была более высокой, чем атлантического лосося. Таким образом, смертность потомства жилых особей атлантического лосося повышена — именно это может затруднить для него формирование пресноводных популяций.

Аналогичные результаты получены и при изучении потомства жилых рыб из природных популяций. Выживаемость потомков проходных производителей до перехода на активное питание была 90 %, потомков жилых производителей — 60 %, а их гибридов — 48 % (Sutterlin et al., 1987). Гибриды отличались также высоким уровнем одной из морфологических аномалий — укорочением жаберной крышки. С помощью термошока получено триплоидное потомство всех трех форм. Оказалось, что выживаемость триплоидных гибридов была значительно выше, чем триплоидных потомков проходной и жилой форм.

Последний факт дает основание считать, что ограничение спектра экологической изменчивости атлантического лосося вызвано генетическими факторами. Вероятно, оно связано с крупной перестройкой генома, имевшей место при видообразовании атлантического лосося. Эта перестройка выявляется на хромосомном (Зелинский, 1985; Зелинский, Махров, 2001) и молекулярном (Медников и др., 1999) уровнях.

Перестройка генома привела к значительному различию в числе хромосом двух видов: $2n=76-84$ у кумжи, $2n=54-60$ у атлантического лосося (обзор: Зелинский, Махров, 2001). Значительные кариотипические различия обеспечивают посткопуляционную репродуктивную изоляцию видов, и виды могут сосуществовать, пока прекопуляционные изолирующие механизмы еще не развиты (Васильев, 1979).

Этап 3. “Смещение признаков” у кумжи и формирование хиатуса морфологических признаков между видами

На последнем этапе видообразования происходит расселение вновь возникшего вида, атлантического лосося. В районах расселения этого вида происходит существенное изменение экологии и морфологии кумжи. Практически исчезает крупная, “лососеподобная” форма. Ниже мы постараемся подробнее описать этот процесс на примере популяций из бассейна Северного Ледовитого океана.

Изучение генетического разнообразия популяций показывает, что оба вида практически одновременно заселяли этот регион после отступления ледника и использовали сходные пути расселения (Махров и др., 2001; Makhrov et al., 2002). Атлантический лосось (семга) нерестится в основном в крупных реках региона, кумжа — в мелких. Семга обычно нагуливается в Атлантическом океане, кумжа — в пресноводных водоемах и эстуариях. Только в очень крупных озерах сосуществуют популяции обоих видов. В озерах средней величины нагуливаются особи только одного из видов (обзор: Махров, 1999).

Создается впечатление, что вид, первым достигший той или иной водной системы, быстро размножается там. После этого единичные мигранты другого вида уже не могут закрепиться здесь — скорее всего, в крупной водной системе им не удастся найти партнера своего вида и избежать гибридизации. Определенную роль в экологическом расхождении видов может играть конкуренция. Известно, что падение численности атлантического лосося может сопровождаться ростом численности кумжи (Hesthagen, 1986). Так или иначе, в зоне симпатрического обитания кумжа и атлантический лосось занимают разные экологические ниши.

Поскольку, как говорилось выше, разные экологические формы имеют разную морфологию, экологическое расхождение атлантического лосося и кумжи в зоне перекрывания ареалов вызвало и морфологическую дивергенцию этих видов. В этих регионах морфологическое разнообразие кумжи уменьшается — почти исчезает крупная форма, сходная с атлантическим лососем. За счет этого “смещения признаков” в зоне перекрывания ареалов оба вида хорошо отличаются по морфологическим признакам — возникает хиатус (Махров, 1998).

Если при сравнении атлантического лосося и кумжи учитывать популяции “лососеподобной” кумжи, не удастся выявить морфологических признаков, диагностических для этих видов. Известный шведский ихтиолог, Ф.А. Смитт, после изучения особей из “промежуточных” популяций объединил атлантического лосося и кумжу в один вид (Smitt, 1886). Таким образом, с точки зрения морфолога, видообразование атлантического лосося еще не до конца завершилось.

Обсуждение. Постепенное и скачкообразное превращение дискретной адаптивной нормы в вид

Разобранная модель видообразования не противоречит имеющимся в литературе данным. Представление о формировании комплекса признаков нового вида в пределах вида-предка довольно хорошо разработано, хотя механизм видообразования в этом случае не был до конца понятен.

Более века назад появилось представление об эволюции путем сегрегации, то есть обособления группировок сходных особей (Gulick, 1888). В.И. Талиев (1915: 259) рассматривал процесс видообразования “как результат расщепления более сложных морфофизиологических комбинаций на более простые”. Работы С.С. Шварца

(1980) подтвердили, что морфофизиологическая изменчивость специализированных видов значительно ниже, чем внутривидовых форм.

Разные авторы использовали разные термины для обозначения “морфофизиологических комбинаций”, дающих начало новым видам. Это “alternative adaptations” — “альтернативные адаптации” (West-Eberland, 1986), “дискретные адаптивные нормы” (Медников, 1987, 1988), “alternative adaptive phenotypes” — “альтернативные адаптивные фенотипы” (Smith, Skulason, 1996).

Как отмечает Б.М. Медников (1990), адаптивная норма может существовать в виде экотипа — популяции, адаптированной к определенным условиям обитания. Проблеме формирования таких популяций посвящено множество работ. Один из путей формирования прекопуляционной репродуктивной изоляции между формами в пределах вида — ассортативное скрещивание (обзор: Wimberger, 1994).

У лососевых рыб ассортативное скрещивание возникает легко, поскольку различающиеся по экологии формы предпочитают, как правило, разные нерестовые реки — то есть, прекопуляционную репродуктивную изоляцию обеспечивает хоминг (к сожалению, эволюционная роль хоминга практически не освещена в литературе). Крупные и мелкие формы лососевых, нерестящиеся в разных по величине реках, рассматриваются как экотипы, а экотип — как ступень на пути к образованию нового вида (обзор: Иванков, 1997).

Часто комплекс адаптаций к тому или иному фактору среды обеспечивает небольшое число генов (обзор: Ott, Coyne, 1992). Поэтому в популяциях, где проявляется только одна из ДАН (экотипах), возможна “поломка” генетического механизма, обеспечивающего возникновение других ДАНов. Такой процесс, хотя и с использованием других обозначений, описан В.В. Хлебовичем (1981: 98). А.А. Любищев (1982) называл подобные процессы рутинизацией. В настоящей работе использован термин phenotype fixation — “фиксация фенотипа” (West-Eberland, 1986, 1989). А.Г. Креславским (1994) подобные случаи обозначены как “экологическая сегрегация”. Разработана математическая модель видообразования, движимого “разрушительными” мутациями (Kawecki, 1997).

Таким образом, модель видообразования, рассматриваемую в настоящей работе, можно считать частным случаем сегрегационного видообразования. Ее особенность — “фиксация фенотипа” за счет крупной перестройки генома. В литературе удалось обнаружить примеры, во многом аналогичные описанному в настоящей статье. Так, о “фиксации резко выраженных типов” растений в результате геномных перестроек (удвоения числа хромосом) упоминается в книге Е.Н. Синской (1948).

В чукотском озере Эльгыгытгын обитает эндемичная лососевая рыба, *Salvelinus svetovidovi* — паляя Световидова (Черешнев, Скопец, 1990). От близкого рода арктических гольцов (*Salvelinus*) она отличается значительно меньшим числом хромосом (Фролов, 1993). Многие морфологические признаки, характерные для этого эндемика, в той или иной степени свойственны также некоторым формам гольцов озер Забайкалья (Алексеев и др., 1997; Алексеев, 2000). Паляя Световидова, вероятно, возникла аналогично атлантическому лососю — крупная перестройка генома закрепила признаки, появившиеся у одной из форм арктических гольцов.

Механизмом “фиксации фенотипа” могут быть разного рода мутации. Но в случае “точковых” мутаций, ведущих к замене отдельных нуклеотидов, возможны возвратные мутации, ведущие к восстановлению потерянных некогда ДАНов (Медников, 1987). А в случае крупных геномных перестроек, захватывающих значительные участки хромосом, потеря альтернативных ДАНов становится необратимой.

Крупная перестройка генома обеспечивает также посткопуляционную репродуктивную изоляцию вновь возникшего и предкового вида (Медников и др., 1995). Прекопуляционные механизмы репродуктивной изоляции могут формироваться и между ДАНами одного вида, и поэтому только посткопуляционную изоляцию можно считать видовым признаком (Креславский, 1973). Масштабность перестройки генома делает практически невозможным процесс утраты репродуктивной изоляции, описанный, например, Г.Х. Шапошниковым (1966).

Конечно, перестройки генома не обязательно приводят к фиксации той или иной ДАН. Различия в структуре генома и посткопуляционная репродуктивная изоляция могут возникнуть между морфологически сходными популяциями (виды-двойники). В случае атлантического лосося фиксация ДАН оказалась неполной, и этот вид сохранил, хотя и пониженную, способность к образованию других ДАНов, свойственных предковому виду — кумже.

Но в идеальном случае в результате перестройки генома в популяции, представленной одной из ДАН, одновременно могут возникнуть два важнейших признака вида: морфоэкологическая обособленность и посткопуляционная репродуктивная изоляция. Благодаря этому комплекс генетических адаптаций, составляющих ДАН, стабилизируется, и новый вид может вытеснять в конкурентной борьбе аналогичную ДАН предкового вида — у нее этот комплекс менее “уравновешен” из-за влияния других комплексов. В результате конкуренции вновь возникшего и предкового видов формируется hiatus морфологических признаков.

Такой hiatus — необходимый признак таксономических видов (Мина, 1986). Следует отметить, что симпатрическое обитание далеко не во всех случаях ведет к образованию hiatusа. В монографии М.В. Миной на примере ленков, также относящихся к семейству лососевых, показано, как встречное расселение привело к изменению морфологии обоих взаимодействующих форм. В нашем случае клины морфологической изменчивости не сформировались, видимо, из-за “фиксированности” экологических и морфологических признаков атлантического лосося. Усиление дивергенции в результате “фиксации фенотипа” у одной из форм отмечено ранее (West-Eberland, 1989; Kawecki, Abrams, 1999). Это явление получило название “canalized character displacement” — “канализированное смещение признаков” (Phennig, Murphy, 2002).

Заключение

В рассматриваемом примере процесс видообразования включает несколько этапов. Сначала в пределах предкового вида формируется ДАН. Затем происходит ее фиксация в результате перестройки генома. И, наконец, в результате взаимодействия вновь возникшей и предковой форм возникает hiatus морфологических признаков. Таким образом, “накопление” характерных для атлантического лосося экологических и морфологических признаков в популяциях кумжи завершилось скачкообразным закреплением их как видовых — “количественные” изменения перешли в “качественные”, в соответствии с законом диалектики. Такое способ видообразования может быть назван “диалектическим”.

Большое значение для постановки вопросов, рассматриваемых в настоящей статье, имели беседы с Ю.П. Алтуховым, В.С. Артамоновой, Е.А. Дорофеевой, Ю.П. Зелинским, А.Г. Креславским, К.В. Кузициным, Б.М. Медниковым, М.В. Миной, А.С. Северцовым, В.С. Фридманом. А.Г. Креславский, К.В. Кузицин, R.L. Gibson, T.J. Kawecki и P.H. Wimberger любезно предоставили мне копии своих работ. Финан-

совую поддержку оказывали Фонд содействия отечественной науке, РФФИ (грант № 02-04-49224), Программа поддержки ведущих научных школ (НШ — 1698.2003.4), программы “Научные основы сохранения биоразнообразия России” (Госконтракт № 103), “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами” (Госконтракт № 112), “Происхождение и эволюция биосферы” и “Динамика генофондов растений, животных и человека”.

Литература

- Алексеев С.С. 2000. О редукции скелетных элементов у гольцов *Salvelinus alpinus* Забайкалья и путях формирования морфологических особенностей длинноперой палии Световидова *Salvelinus svetovidovi* // Вопр. ихтиологии. Т.40. № 4. С.446–456.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную Книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиологии. Т.37. № 5. С.588–602.
- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ “Академкнига”. 431 с.
- Берг Л.С. 1908. О черноморском лососе // Ежег. Зоол. музея АН. Т.13. С.255–266.
- Берг Л.С. 1948. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти академика Сергея Алексеевича Зернова. М.-Л.: изд-во АН СССР. С.159–172.
- Васильев В.П. 1979. Кариотипические различия и изолирующие механизмы в эволюции рыб // Журн. общ. биол. Т.40. № 4. С.623–628.
- Воронцов Н.Н. 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АФБ. 640 с.
- Дорофеева Е.А. 1965. Кариологическое обоснование систематического положения каспийского и черноморского лососей, *Salmo trutta caspius* Kessler, *Salmo trutta labrax* Pallas // Вопросы ихтиологии. Т.5. Вып.1. С.38–45.
- Дорофеева Е.А. 1998. Систематика и история расселения европейских лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. Т.38. № 4. С.437–447.
- Зелинский Ю.П. 1985. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука. 128 с.
- Зелинский Ю.П. 1990. О некоторых особенностях дифференции по межвидовым и популяционным признакам у пресноводных форм атлантического лосося и кумжи // Фенетика природных популяций: Мат-лы 4-го Всес. совещ. (Борок, ноябрь 1990 г.). М. С.87–88.
- Зелинский Ю.П., Махров А.А. 2001. Хромосомная изменчивость, реорганизации генома в филогенезе и систематические отношения благородных лососей *Salmo* и *Parasalmo* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. Т.41. № 2. С.184–191.
- Иванков В.Н. 1997. Изменчивость и микроэволюция рыб. Владивосток: изд-во Дальневост. ун-та. 124 с.
- Казаков Р.В. 1992. Атлантический лосось *Salmo salar* L. в пресноводных водоемах Европы: терминология и таксономический статус // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып.304. С.125–145.
- Колчинский Э.И. 2002. Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). СПб.: Наука. 554 с.
- Крамаренко И.Я., Лапочкина Н.И., Артамонова В.С., Махров А.А. 2002. Опыт создания пресноводного маточного стада семги (*Salmo salar* L.) // Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусствен. условиях. Мат-лы науч. конф. 14–18 октября 2002 г. Петрозаводск. С.68–72.
- Креславский А.Г. 1973. Репродуктивная изоляция как критерий вида // Журн. общ. биол. Т. 34. № 4. С.617–619.
- Креславский А.Г. 1994. Симпатрическое видообразование у животных: дизруптивный отбор или экологическая сегрегация? // Журн. общ. биол. Т.55. № 4–5. С.404–419.
- Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 17 с.
- Любичев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 278 с.
- Махров А.А. 1995. Структурно-популяционные, морфологические и генетические особенности кумжи бассейна реки Оланга // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск. С.122–126.
- Махров А.А. 1998. Смещение признаков у кумжи (*Salmo trutta* L.) и семги (*S. salar* L.) // Современ-

- ные проблемы систематики рыб. Всеросс. конф., посвящ. 95-летию со дня рождения чл.-корр. АН СССР, проф. А.Н. Световидова и 90-летию со дня рождения проф. Д.Н. Талиева. Санкт-Петербург, 17–19 ноября 1998 г., тез. докл. СПб. С.37–38.
- Махров А.А. 1999. Кумжа *Salmo trutta* L. бассейнов Белого и Баренцева морей // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С.110–120.
- Махров А.А., Верспур Э., Артамонова В.С., О’Салливан М. 2001. Поток генов из североамериканских в североευропейские популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Биоразнообразие Европейского Севера. Тез. докл. межд. конф., 3–7 сентября 2001 г. Петрозаводск. С.109.
- Махров А.А., Кузичин К.В., Новиков Г.Г. 1999. Генетическая дифференциация кумжи (*Salmo trutta* L.) побережья пролива Великая Салма (Белое море) // Генетика. Т.35. № 7. С.969–975.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биол. Т.48. № 1. С.15–26.
- Медников Б.М. 1988. Молекулярные механизмы видообразования // Пробл. макроэволюции. М.: Наука. С.44–45.
- Медников Б.М. 1990. Вид как система адаптивных норм // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука. С.94–98.
- Медников Б.М., Банникова А.А., Ломов А.А., Мельникова М.Н., Шубина Е.А. 1995. Рестриктаз-ный анализ повторяющейся ядерной ДНК, критерий вида и механизм видообразования // Молекулярная биология. Т.29. Вып.6. С.1308–1319.
- Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н., Саввантова К.А. 1999. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) // Вопр. ихтиологии. Т.39. № 1. С.14–21.
- Мельянцев В.Г. 1951. Данные к биологии кумжи Пяозера (*Salmo trutta* L. *morpha lacustris*) // Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. Т.3. С.58–68.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 207 с.
- Новиков П.И. 1948. Какая форма лосося обитает в Топозере? // Бюл. рыбного хозяйства Карело-Финской ССР. № 3. С.55–57.
- Осинов А.Г. 1984. К вопросу о происхождении современного ареала кумжи *Salmo trutta* L. (Salmonidae): Данные по биохимическим маркерам генов // Вопр. ихтиологии. Т.24. Вып.1. С.11–24.
- Петренко Л.А. 2002. Разработка технологии выращивания и создание критериев оценки подбора производителей для формирования донорских популяций атлантического лосося в условиях Лужского рыбоводного завода // Обзорная информация. серия: Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. М. Вып.1. С.14–32.
- Северцов А.С. 1988. Современные концепции вида // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.93. Вып.6. С.3–15.
- Синская Е.Н. 1948. Динамика вида. М.-Л.: Сельхозгиз. 526 с.
- Талиев В.И. 1915. Опыт исследования процесса видообразования в живой природе. часть 1-я. Харьков: Типография М. Х. Сергеева. 278 с.
- Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 136 с.
- Фролов С.В. 1993. Чрезвычайно своеобразный кариотип эндемичной гольцовой рыбы *Salvelinus svetovidovi* // Докл. РАН. Т.329. № 3. С.363–364.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1990. *Salvelinus svetovidovi* gen et sp. nova — новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопросы ихтиологии. Т.30. Вып.2. С.201–213.
- Шапошников Г.Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомол. обзор. Т.45. № 1. С.3–35.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Berg M. 1953. A relict salmon, *Salmo salar* L., called “smablank” from the river Namsen, North-Trondelag // Acta Borealia. A. Scientia. No.6. 17 p.
- Day F. 1885. On the breeding of salmon from parents which have never descended to the sea // Trans. Linn. Soc. London. ser.2, zool. Vol.21. No.5. P.447–468.
- Gibson R.J., Williams D.D., McGowan C., Davidson W.S. 1996. The ecology of dwarf fluvial atlantic salmon, *Salmo salar* L., cohabiting with brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in southeastern Newfoundland, Canada // Pol. Arch. Hydrobiol. Vol.43. No.2. P.145–166.
- Gulick J.T. 1888. Divergent evolution through cumulative segregation // J. Linn. Soc. Zool. Vol. 20. No.120. P.189–274.
- Hesthagen T. 1986. Fish kills of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in an acidified river of SW Norway // Water, Air, and Soil Pollution. Vol.30. No.3–4. P. 619–628.

- Jarrams P. 1979. Egg, fry and smolt production from salmon, *Salmo salar* L. and sea trout *Salmo trutta* L. reared entirely in freshwater // J. Fish Biology. Vol.15. No.5. P. 607–611.
- Kawecki T.J. 1997. Sympatric speciation via habitat specialization driven by deleterious mutations // Evolution. Vol.51. No.6. P.1751–1763.
- Kawecki T.J., Abrams P.A. 1999. Character displacement mediated by the accumulation of mutation affecting resource consumption abilities // Evolutionary Ecology Research. Vol.1. P.173–188.
- Makhrov A.A., Skaala O., Altukhov Yu.P. 2002. Alleles of *sAAT-1,2** isoloci in brown trout: potential diagnostic marker for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe // J. Fish Biology. Vol.61. P.842–846.
- Orr H.A., Coyne J.A. 1992. The genetics of adaptation: a reassessment // Amer. Nat. Vol.140. No.5. P.725–742.
- Pakkasmaa S., Piironen J. 2001. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations // Biol. J. Linn. Soc. Vol.72. P.231–239.
- Phennig D.W., Murphy P.J. 2002. How fluctuating competition and phenotypic plasticity mediate species divergence // Evolution. Vol.56. No.6. P.1217–1228.
- Smith T.B., Skulason S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol.27. P.111–133.
- Smitt F.A. 1886. A history of scandinavian fishes. Part 2. Stockholm. 1240 p.
- Sutterlin A.M., Holder J., Benfey T.J. 1987. Early survival rates and subsequent morphological abnormalities in landlocked, anadromous and hybrid (landlocked x anadromous) diploid and triploid Atlantic salmon // Aquaculture. Vol.64. No.2. P.157–164.
- West-Eberland M.J. 1986. Alternative adaptations, speciation and phylogeny (a review) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol.83. P.1388–1392.
- West-Eberland M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol.20. P.249–278.
- Wimberger P.H. 1994. Trophic polymorphisms, plasticity and speciation in vertebrates // D.J. Stouder, K.L. Fresh, R.S. Feller (eds.). Theory and Application of fish feeding ecology. Columbia, S.C.: University of South Carolina Press. P.19–43.
- Zarnecki S.S. 1960. Some evolutionary aspects in salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*S. trutta*). ICES. C.M. No.130. 3 p.