



УДК 597 (282.256.341)
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.3>

Исследования арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в Забайкалье: итоги 25-летних работ. Сообщение 1. Распространение, симпатрические формы, морфология, генетика

С. С. Алексеев^{1,2}, Р. С. Андреев³, А. И. Вокин³, Н. В. Гордеева⁴
Н. Б. Коростелев², А. Н. Матвеев³, М. Ю. Пичугин⁵, В. П. Самусенок³
И. В. Самусенок³, В. С. Хлыстов³, А. Л. Юрьев³

¹Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, г. Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

³Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Россия

⁴Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия

⁵Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия
E-mail: alekseyev@mail.ru

Аннотация. В первом сообщении обзора, посвящённого результатам 25-летних исследований арктического гольца в Забайкалье, представлены подробные сведения о современном распространении известных изолированных популяций, реконструирована плейстоценовая история расселения вида в забайкальскую часть ареала и внутри неё. На основании морфологических и молекулярно-генетических данных описаны внутри- и межпопуляционная изменчивость гольцов, разнообразие и взаимоотношения симпатрических форм в разных озёрах.

Ключевые слова: Забайкалье, арктический голец, горные озёра, плейстоценовые оледенения, морфология, симпатрическое формообразование.

Для цитирования: Исследования арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в Забайкалье: итоги 25-летних работ. Сообщение 1. Распространение, симпатрические формы, морфология, генетика / С. С. Алексеев, Р. С. Андреев, А. И. Вокин, Н. В. Гордеева, Н. Б. Коростелев, А. Н. Матвеев, М. Ю. Пичугин, В. П. Самусенок, И. В. Самусенок, В. С. Хлыстов, А. Л. Юрьев // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2021. Т. 38. С. 3–56. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.3>

Введение

Среди представителей рода *Salvelinus*, широко известного как один из самых полиморфных таксонов рыб Голарктики [Holarctic phylogeography of ... , 2001], арктический голец *S. alpinus* (L.) имеет самую сложную внутривидовую структуру и признаётся одним из наиболее изменчивых и полиморфных позвоночных животных [Atlantic salmon ... , 2003; Klemetsen, 2013]. Во многих озёрах он образует разнообразные «пучки» симпатрических форм, имеющих разную степень фенотипических и генетических различий [Johnson, 1980; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Population genetic structure ... , 2004; Маркевич, Есин, 2018].

Широкий циркумполярный ареал вида охватывает северные побережья Европы, Азии и Северной Америки и прилежащие к ним острова, а также отдельные горные районы внутри материка. Такие районы известны как важнейшие центры видообразования, биоразнообразия и эндемизма [Topography-driven isolation ... , 2016]. Самая южная часть ареала арктического гольца изолирована в горах Забайкалья на северном плече Байкальской рифтовой зоны.

Несмотря на довольно давнюю известность нескольких забайкальских местообитаний арктического гольца, посвящённые ему исследования долгое время оставались исключительно эпизодическими. Наибольший вклад в них внёс коллектив кафедры ихтиологии МГУ под руководством К. А. Савваитовой, изучавший во второй половине 1970-х гг. гольцов из оз. Фролиха и озёр Куандо-Чарской группы [Савваитова, Максимов, Медведева, 1977; Савваитова, Максимов, Кобылянский, 1981; Савваитова, Максимов, Мережин, 1981; Павлов, Пичугин, Савваитова, 1990, 1993].

В 1995 г. стартовали работы нового этапа, нацеленные на углублённое изучение забайкальского гольца с применением разносторонних методов. Уже результаты первых экспедиций подтвердили высокую степень изменчивости гольцов внутри каждой из обследованных популяций. Возникла необходимость проверки собранных опросных сведений о существовании популяций вида в ряде других озёр региона. Стало также очевидным, что для выяснения причин и движущих сил диверсификации в популяциях гольца важно проводить исследования прочих компонентов сообществ озёр, а также их абиотических характеристик, в связи с чем комплексный подход стал важной особенностью нового этапа изучения работ. В настоящем обзоре обобщены основные результаты работы многочисленного коллектива исследователей, достигнутые за четвертьвековой период изучения арктического гольца в Забайкалье. Его первая часть посвящена вопросам распространения, морфологической и генетической изменчивости гольцов, при этом особое внимание уделено симпатрическим формам.

Распространение, история расселения

Забайкалье – самая южная, изолированная часть ареала арктического гольца, здесь он населяет горные олиготрофные озёра, связанные с притоками Байкала и Лены [Карасев, 1987]. Несмотря на то что арктический гольец, первоначально описанный как *Salmo erythrinus*, был обнаружен в находящемся вблизи Байкала оз. Фролиха почти два с половиной века назад [Georgi, 1775], сведения о его распространении на территории Байкальской горной страны долгое время оставались крайне скудными ввиду мозаичности этой части ареала и труднодоступности населяемых им озёр. Лишь в 1932 г. этот вид был обнаружен рыбохозяйственной экспедицией Сибирского отделения ВНИОРХа (Красноярск) под руководством Г. П. Петрова в озёрах Большое и Малое Леприндо, Леприндокан и Даватчан на водоразделе рек Куанда и Чара, однако эти данные не были опубликованы. Позже он был отмечен в этих озёрах, а также в оз. Орон экспеди-

цией Биолого-географического НИИ при ИГУ под руководством А. А. Томилова [1954], а затем экспедицией МГУ под руководством К. А. Савvaitовой и В. А. Максимова [Савvaitова, Максимов, Кобылянский, 1981]; в последней работе также сообщалось о наличии гольца в небольшом озере с местным названием Гольцовое, расположенном недалеко от озёр Леприндо. Ю. Е. Калашников [1978] привёл данные анализа арктического гольца из озёр Намаракит (Большой Намаракит), Орон и безымянного озера в верховье р. Даватчанды, притока р. Талая (Таллаи), а также опросные сведения о том, что он населяет многие озёра бассейна Витима в пределах Байкальского горного пояса. Г. Л. Карасёв [1987] в сводке по рыбам Забайкалья включил в забайкальский ареал арктического гольца ряд озёр бассейнов Байкала, Витима и Олёкмы, но в части из них, в том числе в озёрах, приводившихся ранее Е. С. Соллертинским [1936], его обитание в дальнейшем не подтвердилось [Распространение арктического гольца ... , 1999]. Оказались излишне оптимистичными и основанные на опросных данных ожидания встретить его во многих горных озёрах Забайкалья. Достоверно к началу 1990-х гг. наличие арктического гольца было известно в девяти озёрах региона (Фролиха, Орон, озеро в верховьях р. Даватчанды, Леприндокан, Бол. Намаракит, Бол. и Мал. Леприндо, Даватчан (бассейн Угаргассы – Лурбуна – Чары), Гольцовое), в которых проводились его морфоэкологические и паразитологические исследования [Кожов, 1942, 1950; Мухомедияров, 1942; Томилов, 1954; Пронин, 1966, 1967, 1977; Редкозубов, Мовчан, 1974; Савvaitова, Максимов, Медведева, 1977; Савvaitова, Максимов, Мережин, 1981; Калашников, 1978; Карасев, 1987, Павлов, Пичугин, Савvaitова, 1990, 1993].

В середине 1990-х гг. совместными экспедициями Института биологии развития РАН, кафедры зоологии позвоночных и экологии ИГУ и кафедры ихтиологии МГУ были начаты целенаправленные работы по изучению распространения арктического гольца на территории Забайкалья. Их первые итоги были приведены в работах С. С. Алексеева с соавторами [Распространение арктического гольца ... , 1999] и А. Н. Матвеева с соавторами [Матвеев, Самусенок, Юрьев, 2004]. В настоящее время в результате обследования более 120 горных озёр на территории Иркутской области, Забайкальского края, республик Бурятия и Саха (Якутия) известны 34 озера, в которых встречается или ещё недавно встречался этот вид (табл.), их географическое положение показано на рис. 1.

Все популяции, за исключением популяции из оз. Светлинское, были обнаружены в озёрах, относительно которых уже имелись опросные данные о наличии гольца, хотя в ряде случаев такая информация не получила подтверждения. В частности, не подтвердились приведённые С. С. Алексеевым с соавторами [Распространение арктического гольца ... , 1999] опросные данные о популяциях гольца в озёрах Круглое, Амалык-1–5, Аглан, Южноницатское-1, -2, Кирялта-1, -2. Голец не был обнаружен в озёрах Мал. Намаракит, Орон, Ничатка. Есть предположение, что в оз. Орон самовоспроизводящейся популяции гольца не было и ранее, а

пойманные Ю. Е. Калашниковым [1978] экземпляры проникали в него по р. Култушной из оз. Крестаки [Биота Витимского заповедника ... , 2006]. Отсутствие гольца в озёрах Амут, Малан-Зурхен, Балан-Тамур и Доронг подтверждается сообщениями Н. М. Пронина, В. А. Буюнтуева и нашими данными. Помимо озёр, приведённых в таблице, по достоверной информации арктический голец встречался в нижнем из озёр в верховьях р. Огиендо (Огиендо-4, бассейн Чаи), где был уничтожен в 1960–70-х гг. Также имеются пока не проверенные опросные данные о наличии его популяций ещё в нескольких озёрах Забайкалья.

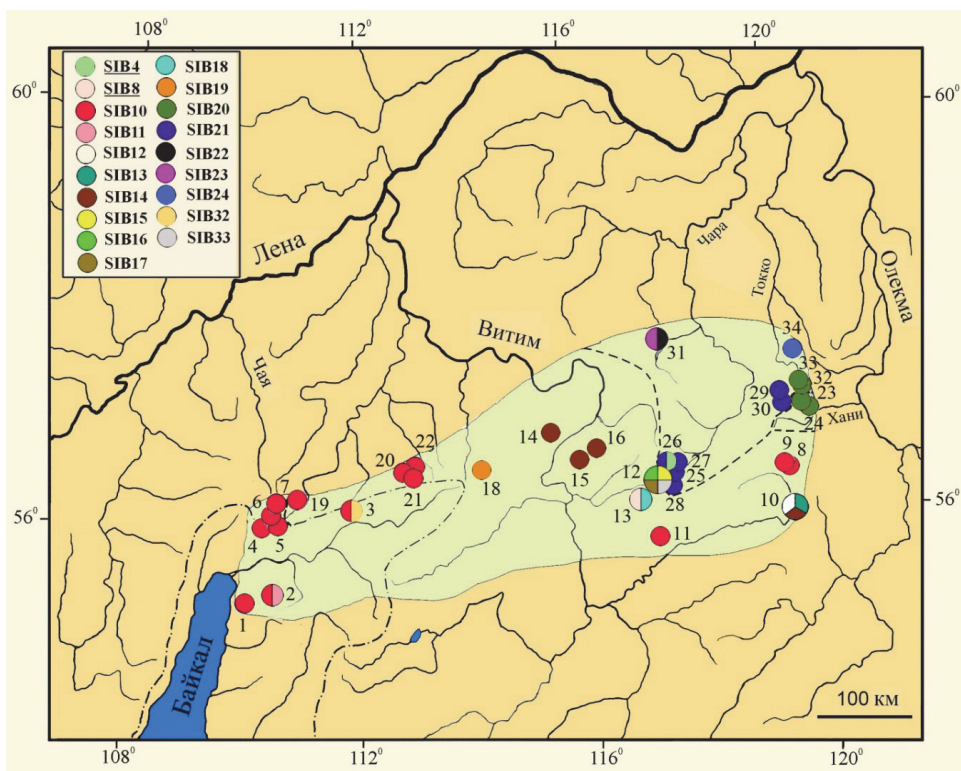


Рис. 1. Распространение арктического гольца в забайкальской части ареала (показана бледно-зелёной заливкой). Штрихпунктирная линия – граница между бассейнами Байкала и Лены, пунктирная – между бассейнами Витима и Олёкмы. Номера популяций см. в табл. Показаны гаплотипы контрольной области мтДНК. Неразделённые кружки, кружки с двумя, тремя и четырьмя секторами соответствуют популяциям, в которых найдены один, два, три и четыре гаплотипа (см. раздел «Генетическая дифференциация») (по данным из: [Phylogeography and sympatric ... , 2009; Распространение, состав и ... , 2018; Репродуктивные стратегии ... , 2019])

Все забайкальские озёра, в которых обнаружен арктический голец, являются горными холодноводными олиготрофными водоёмами, современный облик которых сформирован ледником. Они расположены на высоте от 529 (Фролиха) до 1766 (Светлинское) м над уровнем моря, как правило, выше 900 м, имеют длину от 0,25 (Леша) до 11,5 (Бол. Леприндо) (обычно не более 5) км и глубину от 10 (Чепа-2) до 80 (Фролиха) (обычно 20–50) м. Часть из них – водораздельные озёра, расположенные в сквозных долинах-трогах (Бол. и Мал. Леприндо, Леприндокан, Даватчан, Ирбо и др.), другая часть находится в карах (Кудушкит, Токко, Огиендо-1 и др.).

Относительно путей проникновения арктического гольца в верховья бассейна Лены в Забайкалье можно высказать следующую гипотезу. Арктический голец – преимущественно озёрный вид, речные популяции редки и на территории Восточной Сибири не отмечены. Забайкальская часть ареала отделена от основной северной области распространения вида огромным расстоянием. Несмотря на наличие на северных побережьях проходной формы, она не совершает вверх по рекам длинных миграций, сопоставимых по протяжённости с расстоянием до верховий Ленского бассейна. Поэтому трудно предположить, что даже в условиях холодного плейстоценового климата голец мог распространиться так далеко вглубь континента по речным магистралям.

Согласно палеогеографическим данным, в плейстоцене на территории Забайкалья были четыре оледенения убывающей мощности: самаровское (МИС-8) ((290±60–260±54)–(230±54–200±38) тыс. л. н.), тазовское (МИС-6) (180±40–130±24 тыс. л. н.), муруктинское (МИС-4) ((90–100)–(50–55) тыс. л. н.) и сартанское (МИС-2) (25–10 тыс. л. н.) [Еникеев, 2009, 2011]. Во время этих оледенений сток Лены в Северный Ледовитый океан блокировался сползавшим с Верхоянского хребта ледником, в результате на территории Восточной Сибири возникало гигантское ледниково-подпрудное Лено-Вилуйское палеозеро (оз. Лена, Якутское «море»). Оно имело сток в бассейн Енисея через Виллой – Нижнюю Тунгуску, в самаровское и тазовское оледенения достигало границ Байкало-Станового нагорья [Еникеев, 2009, 2011], а также близко подходило к другим континентальным участкам современного распространения арктического гольца в горных областях бассейнов среднего и верхнего течения Яны и Индигирки. Можно полагать, что в условиях холодного климата ледниковых эпох Лено-Вилуйское озеро и водоёмы его бассейна были широко заселены арктическим гольцом и явились центром возникновения сибирской филогенетической подгруппы вида (см. ниже). Распространившись по нему, её представители смогли попасть в удалённые от моря внутренние области Восточной Сибири, включая Забайкалье, которых из-за ограниченной дальности речных миграций не смогли бы достичь, распространяясь с северных побережий по рекам. Более того, скатываясь вниз по Нижней Тунгуске, голец мог попасть в ещё один участок современного ареала – на плато Путорана (рис. 2). В межледниковья озеро исчезало, но гольцы могли переживать потепления в горных районах, как переживают в них современное.

Таблица

Характеристика горных озёр Северного Забайкалья, в которых встречается арктический голец

№	Название озера	Координаты		Макс. длина, км	Макс. ширина, км	Макс. глубина, м	Площадь поверхности, км ²	Высота над у. м., м	Формы гольца			Прочие виды рыб	№ источника*
		с. ш.	в. д.						карликовая	мелкая	крупная		
Бассейн Байкала													
1	Фролиха	55°26'	110°02'	7,8	1,5	80	14, 15	528,6	–	–	+ ¹⁾	ло, щ, п, г, сщ, н, о, ш	1–5; 9; 10; 13; 24; 27; 34
2	Светлинское*	55°38'	110°31'	1,7	0,6	35	0,64	1766	+	+	+ ²⁾	г, сг	26, 27
3	Амут (Верхнеангарский)	56°31,5'	112°00'	4,1	0,7	29	3,21	936	–	–	+ ¹⁾	г, го, сг, по	31, 35
Бассейн Чай – Лены													
4	Номама	56°16'	110°16,5'	5	0,6	35	2,02	1302		+	+ ²⁾	ло, х, г, н, по	19, 21, 22, 24, 28
5	Огиендо-1*	56°18'	110°31,5'	0,9	0,5	17	0,35	1580±20	–	+	+ ²⁾	г, по	23, 24, 28
6	Огиендо-3*	56°18'	110°27,5'	0,7	0,3	14	0,14	1410	–	–	†	х, г, сг	19, 21, 24, 28
7	Кудушкит*	56°33'	110°37'	1	0,3	17	0,27	1573	+	–	+	не отмечены	19, 21, 22, 24, 28
Бассейн Витима – Лены													
8	Чепа-2*	56°59'	119°69,5'	0,39	0,38	10,2	0,073	1493	–	–	+	го, по	37
9	Чепа-4*	57°00'	119°66,5'	0,43	0,30	12,2	0,062	1481	–	–	+	го, по	37
10	Даватчан (Каларский)	56°16,5'	119°39'	3	2	46	4,88	1250	+	+	+	х, г, сг, по	13, 24, 28, 37
11	Джелло	56°01,5'	117°11,5'	1,4	0,3	25	0,13	1284	+	+ ²⁾	–	х, сг	24, 28, 37
12	Леприндокан	56°33'	117°29'	6,6	2,5	25,5	11,64	1056	–	+	+	ло, лт, х, г, гл, сг, н, по	5, 6, 8, 12, 14, 20, 24
13	Бол. Намаракит	56°14,5'	116°57,5'	7	4	43	11,80	987	+	+	†?	х, гл, сг, о	11, 13, 16, 19, 24
14	Падоринское	57°08'	115°36'	1,1	0,3	14	0,28	1300±20	–	+	+	х	17, 19, 21, 22, 24
15	Даватчанда*	56°48'	116°10,5'	0,8	0,3	23	0,16	1174	–	+	+ ²⁾	х, н, по	11, 21, 22, 24
16	Крестаки-1*	56°50,5'	116°23'	2	0,3	21	0,61	1400	+	+	+	не отмечены	19, 21, 22, 24, 25

Окончание табл.

№	Название озера	Координаты		Макс. длина, км	Макс. ширина, км	Макс. глубина, м	Площадь поверхности, км ²	Высота над у. м., м	Формы гольца			Прочие виды рыб	№ источника*
		с. ш.	в. д.						карликовая	мелкая	крупная		
17	Орон	57°06'	116°31'	18	6,4	184	51,3	353	–	–	†	со, л, т, с, ту, в, х, щ, п, е, г, к, сг, н, о, ер, по	5, 6, 11, 13, 25
18	Ирбо	56°42'	114°21'	2,8	0,8	60	2,00	1181	–	+	†?)	х, г, н, по	17, 19, 21, 22, 24
19	Соли	56°31'	110°56,5'	4,6	1,2	48	3,49	929	–	+	+ ²⁾	лт, г, о	23, 24
20	Амудиса	57°01,5'	112°40'	2,0	0,9	35	1,34	1088	–	+	+ ²⁾	г, сг, н, по	28
21	Озерное-1*	56°57,5'	112°45'	1,0	0,7	–	0,42	1252	–	–	+	г	28
22	Озерное-4*	56°58,5'	112°48,5'	0,9	0,6	22	0,32	1090	–	–	+	г	28
Бассейн Олёкмы – Лены													
23	Леша*	57°09'	119°38'	0,25	0,15	11	0,04	1300±20	–	†	† ²⁾	х	19, 21, 22, 24
24	Камканда	57°05,5'	119°48,5'	3,8	0,7	32	1,39	1119	+	+ ³⁾	+	(лт), х, г, сг	23, 24, 28, 30
25	Гольцовое*	56°36,5'	117°25'	0,8	0,6	25	0,15	1100±20	+	†	+ ²⁾	не отмечены	12, 19, 20, 21, 24
26	Мал. Леприндо	56°36,5'	117°22'	7	1,5	63,3	6,5	978	+	– ⁴⁾	+	ло, с, х, г, гл, сщ, сг, н, по	5, 6, 7, 8, 12, 13, 19, 20, 24, 29, 32
27	Бол. Леприндо	56°37'	117°31'	11,5	2,8	67,1	17,20	975	+	– ⁴⁾	+	ло, т, с, х, щ, п, г, гл, к, сщ, сг, н, о, по	5, 6, 7, 8, 12, 13, 19, 20, 24, 29, 32
28	Даватчан	56°27'	117°33'	4,4	1,4	(46)	4,75	1101	+	+	+	х, г, гл, н, по	6, 12, 15, 18–21, 24
29	Кирылта-3	57°08,5'	119°27'	2	0,25	25	0,42	1360	–	+ ³⁾	+	г, по	23, 24, 33
30	Кирылта-4	57°06,5'	119°28'	3,6	0,6	34	1,05	1317	–	+ ³⁾	+	х, г, по	19, 21, 24, 33
31	Североничатское*	57°48,5'	117°38,5'	0,7	0,6	25	0,44	686	+	–	+	го, сщ, сг	24, 28, 37
32	Токко	57°11'	119°41'	1,8	0,4	40,5	0,63	1360	+	+	†	г	19, 21, 22, 24, 28, 36
33	Вова*	57°12'	119°43'	0,4	0,15	17	0,07	1240	–	–	+	го, сг, по	31, 37
34	Усу	57°35'	119°50'	3,4	1,3	20	2,96	1023	–	+	–	х, г, сг, н	28, 37

Примечание: «←» – форма отсутствует, + – присутствует, † – исчезла. ¹⁾ – мономорфная популяция арктических гольцов, промежуточных между карликовой и мелкой формами (Фролиха) или имеющих широкие пределы варьирования размеров зрелых особей в диапазоне мелкой и крупной форм (Амут), отнесение к крупной форме условно; ²⁾ – отмечены единичные экземпляры, обособленность формы неясна; ³⁾ – промежуточна по размеру между карликовой и мелкой формами, отнесение к мелкой условно; ⁴⁾ – единично встречаются экземпляры в размерном диапазоне мелкой формы, являющиеся карликовыми гольцами с ускорением роста в позднем онтогенезе.

Астериском отмечены местные и присвоенные нами названия озёр. Под одним названием с номерами приведены близкорасположенные озёра в верховьях одной реки, нумерация от верхнего к нижнему. Обозначения других видов рыб: со – сибирский осетр *Acipenser baeri* Brandt; ло – ленок острорылый *Brachymystax lenok* (Pallas); лт – ленок тупорылый *B. tumensis* Mori; т – таймень *Hucho taimen* (Pallas); с – сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin); ту – тугун *C. tugun* (Pallas); в – валец *Prosopium cylindraceum* (Pallas); ч б х – чёрный байкальский хариус *Thymallus baicalensis* Dyb.; х – байкало-ленский хариус *Thymallus baikalolenensis* Matveyev, Samusenok, Pronin & Telpukhovskiy, щ – обыкновенная щука *Esox lucius* L., п – плотва *Rutilus rutilus* (L.), е – сибирский елец *Leuciscus leuciscus baikalensis* (Dybowski); я – язь *Leuciscus idus* (L.); г – обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* (L.); гл – голяк Лаговского *Ph. lagowskii* Dybowski; го – озерный голяк *Rhynchocypris percunurus* (Pallas); к – серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch); сщ – сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca* Nichols; сг – сибирский голец *Barbatula toni* (Dybowski); н – налим *Lota lota* L.; о – речной окунь *Perca fluviatilis* L.; ер – ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.); по – пестроногий подкаменщик *Cottus cf. poecilopus* Heckel; ш – каменная широколобка *Paracottus knerii* (Dybowski).

*Обозначения источников: 1 – [Georgi, 1775]; 2 – [Соллертинский, 1936]; 3 – [Мухомедияров, 1942]; 4 – [Кожов, 1942]; 5 – [Кожов, 1950]; 6 – [Томилов, 1954]; 7 – [Пронин, 1967]; 8 – [Пронин, 1977]; 9 – [Редкозубов, Мовчан, 1974]; 10 – [Савваитова, Максимов, Медведева, 1977]; 11 – [Калашников, 1978]; 12 – [Савваитова, Максимов, Кобылянский, 1981]; 13 – [Карасев, 1987]; 14 – [Павлов, Пичугин, Савваитова, 1990]; 15 – [Павлов, Пичугин, Савваитова, 1993]; 16 – [Алексеев, Пичугин, Крысанов, 1997]; 17 – [Алексеев, Пичугин, 1997]; 18 – [Алексеев, Пичугин, 1998]; 19 – [Распространение арктического гольца ... , 1999]; 20 – [Биология гольцов ... , 2000]; 21 – [Алексеев, Пичугин, Самусенок], 2000; 22 – [Алексеев, 2001]; 23 – [Diversification, sympatric speciation ... , 2002]; 24 – [Матвеев, Самусенок, Юрьев, 2004]; 25 – [Биота Витимского заповедника ... , 2006]; 26 – [Вторая в бассейне Байкала ... , 2006]; 27 – [Рыбы озера Байкал ... , 2007]; 28 – [Phylogeography and sympatric differentiation ... , 2009]; 29 – [Extant and extinct forms ... , 2013]; 30 – [Три симпатрические формы ... , 2014]; 31 – [Распространение, состав и ... , 2018]; 32 – [Репродуктивные стратегии ... , 2019]; 33 – [Reproductive strategies of ... , 2019]; 34 – [Биология рыб ... , 2020]; 35 – [Обнаружение арктического гольца ... , 2021]; 36 – [Морфологическая и экологическая ... , 2021]; 37 – наши данные.

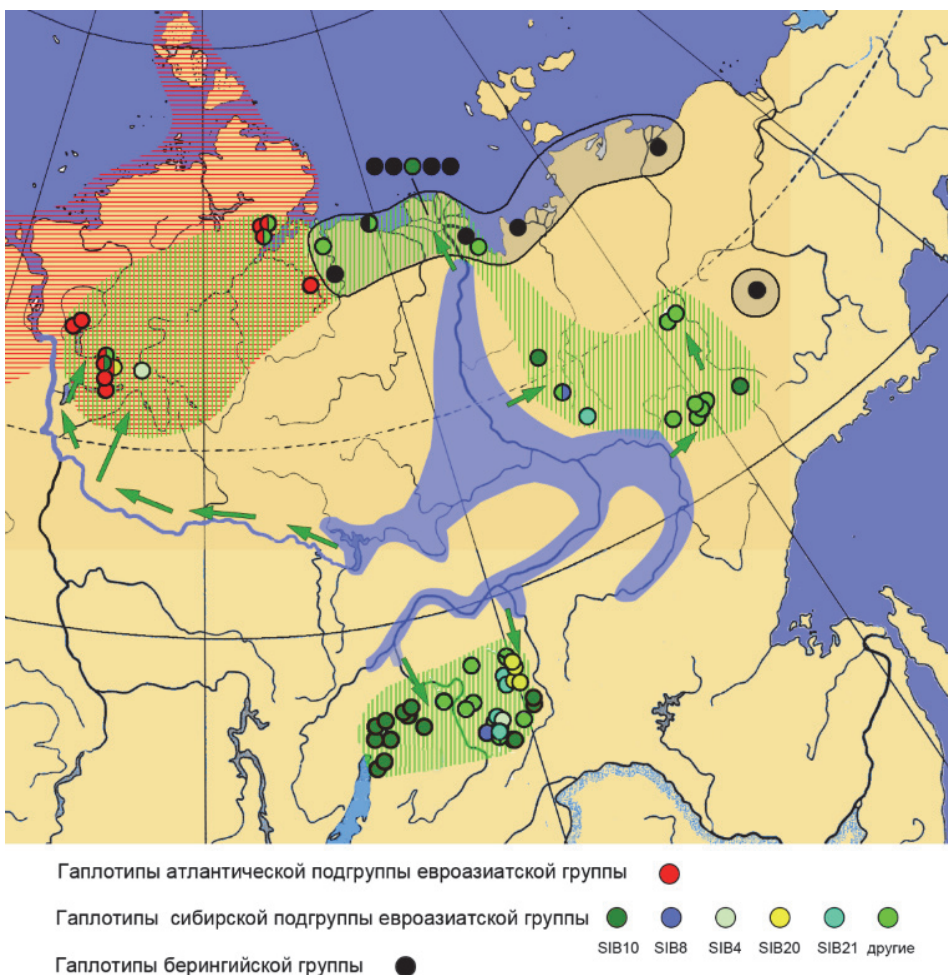


Рис. 2. Примерные очертания Лено-Вилуйского палеозера в конце самаровского оледенения (~ 200 тыс. л. н.) и предположительные пути расселения из него арктических гольцов в Забайкалье и другие участки современного ареала на территории Восточной Сибири (зелёные стрелки). Кружками разных цветов показано распространение современных популяций арктического гольца с гаплотипами контрольной области мтДНК трёх филогенетических линий: берингийской группы (чёрные), атлантической (красные) и сибирской (остальные цвета) подгрупп евроазиатской группы. Разными цветами также обозначены гаплотипы сибирской подгруппы, найденные помимо Забайкалья в других частях её ареала. Общие гаплотипы свидетельствуют об общем происхождении арктических гольцов сибирской подгруппы из разных областей Восточной Сибири и их близких филогенетических связях. Серая заливка, красная и зелёная штриховка – ареалы берингийской, атлантической и сибирской линий (см. раздел «Генетическая дифференциация»). По данным из: [Holarctic phylogeography of ... , 2001; Phylogeography and sympatric differentiation ... , 2009; On the origin ... , 2017; Распространение, состав и ... , 2018; Репродуктивные стратегии ... , 2019]

Во время самаровского оледенения всё северное Забайкалье было покрыто сплошным ледяным щитом [Еникеев, 2009, 2011], во время же трёх следующих оледенений на его территории оставались свободные ото льда водоёмы, пригодные для обитания гольцов, в частности крупные ледниково-подпрудные озёра: Витимское [Krivonogov, Takahara, 2003; Еникеев, 2009; Glacial Lake Vitim ... , 2011, Плейстоценовые ледниково-подпрудные озера ... , 2016, Repeated megafloods from ... , 2018] с площадью поверхности до 23,5 тыс. км² и объёмом до ~3 тыс. км³ [Glacial Lake Vitim ... , 2011], меньшее Чарское [Музис, 1968; Еникеев, 2009, 2018; Glacial geomorphology and ... , 2011], а в тазовское и муруктинское время – также Олёкминское [Еникеев, 2009, 2011]. Соответственно, предки современных забайкальских гольцов могли колонизировать горные верховья бассейна Лены из Лено-Вилуйского озера либо во время таяния самаровских ледников около 200 тыс. л. н., либо на 20–70 тыс. лет позже в тазовское оледенение и с тех пор обитать там постоянно: во времена оледенений – в низкорасположенных долинных озёрах, в межледниковья – в освободившихся ото льда высокогорных. Более поздняя колонизация гольцом гор северного Забайкалья во время муруктинского и сартанского оледенений маловероятна в связи с удалённостью от них южных границ Лено-Вилуйского озера в эти эпохи.

Площадь территории, на которой обитают забайкальские популяции гольца, равна примерно 75 тыс. км². Большая часть её относится к бассейнам притоков Лены – Чаи, Витима и Олёкмы, где расположено 31 озеро из 34, приведённых в табл. Остальная часть относится к бассейну Байкала, в ней находятся популяция оз. Фролиха и две недавно обнаруженные в бассейне Верхней Ангары – в оз. Светлинском [Вторая в бассейне Байкала ... , 2006] и в оз. Амут (верхнеангарский) [Обнаружение арктического гольца ... , 2021]. Последняя находка имеет важное значение для понимания путей проникновения арктического гольца в бассейн Байкала. По мере накопления данных о заметно более широком, по сравнению с системой Байкала, распространении гольца в верховьях притоков Витима, Олёкмы и Чаи стало очевидным, что его заселение в эту систему происходило из бассейна Лены через водораздел [Рыбы озера Байкал ... , 2007], однако конкретные пути оставались неясными. Озеро Амут расположено на водоразделе с бассейном Правой Мамы (бассейн Витима), от которого отделено пологим участком около километра длиной, изобилующим мелкими ручьями и озерцами (рис. 3). Здесь даже в настоящее время в многоводные годы могут создаваться условия, способствующие миграции рыб из Правой Мамы в озеро; ещё более вероятно, что такие условия возникали в прошлом при заполнении приводораздельных участков тальми ледниковыми водами. Есть все основания полагать, что именно здесь в плейстоцене арктический голец проник в систему Байкала, отсюда распространился по бассейну Верхней Ангары, достиг оз. Светлинского и через Байкал – оз. Фролиха. Этот сценарий подтверждается находкой в оз. Амут ещё одного представителя ленской ихтиофауны – пестроногого подкаменщика *Cottus cf. poecilopus* [Первые находки ... , 2020].

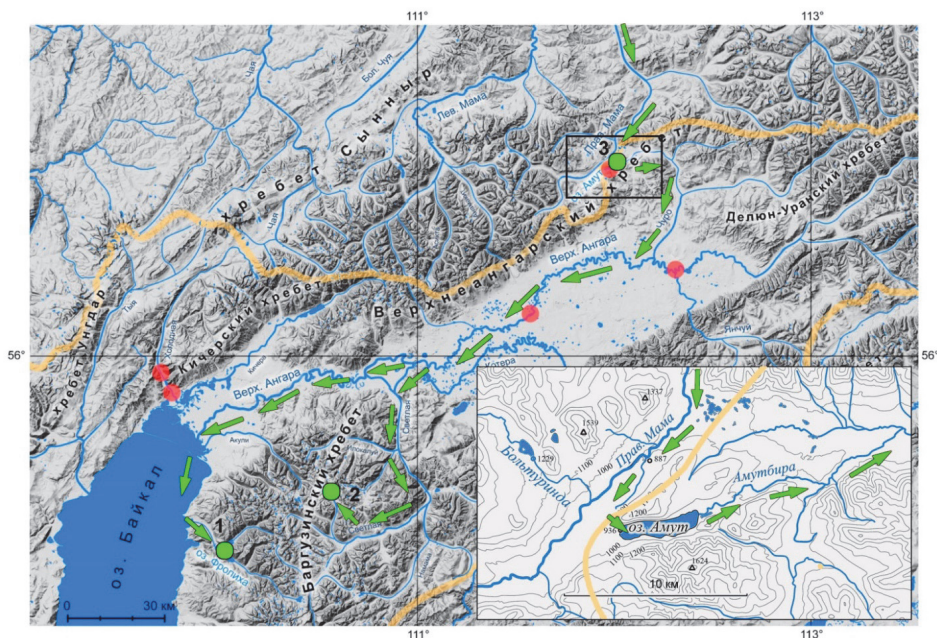


Рис. 3. Карта-схема северной части Байкало-Ленского водораздела. Граница водораздела показана светло-коричневой линией. Зелёные точки – озёра, населённые арктическим гольцом: 1 – Фролиха, 2 – Светлинское, 3 – Амут; красные точки – водоёмы, в которых нами отмечен пестроногий подкаменщик. Зелёными стрелками показан вероятный путь проникновения арктического гольца в бассейн Байкала и его распространения по нему

Симпатрические формы

Характерная особенность *S. alpinus* – существование во многих озёрах двух–трёх, как исключение четырёх и даже шести симпатрических форм, различающихся по темпу роста, продолжительности жизни, питанию, предпочитаемым биотопам, местам и срокам нереста, окраске, морфологии и др. [Johnson, 1980; Савваитова, 1989; Johnsson, Johnsson, 2001; Atlantic salmon ... , 2003]. Происхождение и взаимоотношения таких форм составляют суть так называемой гольцовой проблемы [Nordeng, 1983]. Симпатрические формы арктического гольца являются модельными объектами экологических и эволюционных исследований, в частности – изучения механизмов симпатрического и аллопатрического формообразования. Несмотря на многолетнюю историю этих исследований, в последние десятилетия их интенсивность неуклонно возрастает; в разных частях ареала углублённо изучаются уже известные и описываются новые «пучки» симпатрических форм арктического гольца [Intraspecific diversity in ... , 2012; Resource polymorphism and ... , 2013; Morphological divergence ... , 2015; Morphological, ecological and ... , 2016; Allometric trajectories of ... , 2017; Ecological opportunity shapes ... , 2019; Parallel evolution of ... , 2016, Introduction of *Mysis relicta* ... , 2019; Contrasting patterns in ... , 2019; Parallelism in eco-morphology ... , 2020; And if you gaze ... , 2020; Morphological and ecological ... , 2021].

Симпатрические формы обычно классифицируются либо по размеру взрослых особей (карликовые, мелкие, крупные; две последние формы иногда именуется нормальными), либо по пищевой специализации (планктофаги, бентофаги, хищники), либо по биотопическим предпочтениям (литоральные, пелагические, профундальные). Для гольцов Забайкалья нами принята классификация форм по размеру [Савваитова, Максимов, Мережин, 1981] как наиболее универсальному и очевидному показателю. К карликовой форме мы относим гольцов с модальной длиной (по Смитту, FL) зрелых особей менее 20 см, к мелкой – от 20 до 33–35 см (в разных популяциях верхняя граница немного различается), к крупной – более 33–35 см [Алексеев, Пичугин, Самусенок, 2000]. На практике из-за малочисленности гольцов крупной формы в ряде озёр и широкого диапазона варьирования её размеров к ней относятся все особи, превышающие максимальную длину половозрелых гольцов мелкой формы в данном озере и находящиеся за пределами верхней границы её ростового канала в распределении возраст – длина. Такая классификация удобна для организации многообразия форм и унификации материала, хотя является искусственной. Одноимённые формы из разных озёр не родственны друг другу, названия отражают лишь их сходство по размеру. Примеры распределений по длине тела арктических гольцов в выборках из озёр с разным числом форм приведены на рис. 4.

Подсчёт числа озёр Забайкалья с симпатрическими формами неоднозначен, поскольку в некоторых озёрах какие-то формы (обычно крупная) почти или полностью уничтожены человеком, в результате чего некоторые полиморфные популяции могли превратиться в мономорфные. С другой стороны, в ряде озёр вместе с относительно многочисленными гольцами мелкой формы встречаются единичные более крупные экземпляры (см. табл.) и сложно определить, являются ли они остатками ранее более многочисленной крупной формы, как в оз. Даватчан, где ещё 40 лет назад эта форма была обычна, или отдельными быстрорастущими особями мелкой формы, как в оз. Светлинском, не испытывавшем антропогенного воздействия. Без таких популяций число забайкальских озёр, в которых обитают или недавно достоверно обитали симпатрические формы, составляет 16 (по восемь с двумя и с тремя формами), а вместе с ними – 23 из 34. В смешанных выборках разных форм идентификация гольцов проводится на основе соотношения возраст – длина и данных о состоянии гонад (зрелые – незрелые) (рис. 5). При этом обычно удаётся идентифицировать взрослых рыб, но возникают проблемы с разделением молодежи младших возрастных групп, в которых она ещё перекрывается по длине тела. В ряде озёр, однако, симпатрические формы имеют значительные морфологические различия, которые позволяют уверенно идентифицировать всех или почти всех рыб (рис. 6). Примеры симпатрических форм из озёр Забайкалья приведены на рис. 7–12.

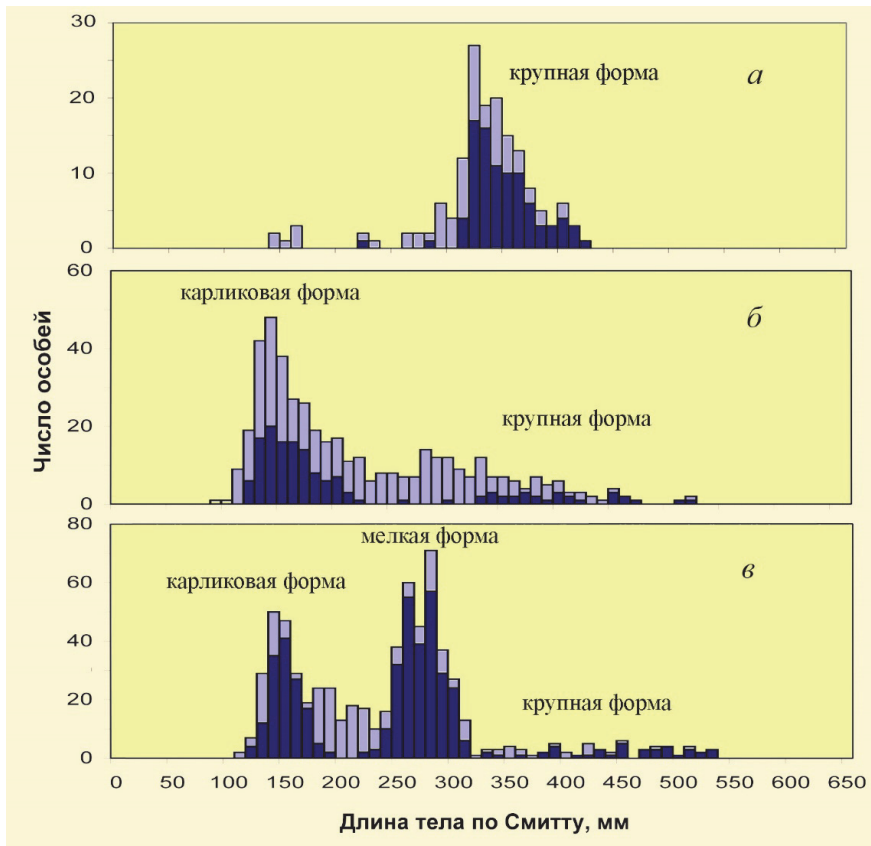


Рис. 4. Примеры распределения по длине тела арктических гольцов в выборках из озёр с разным числом форм: *а* – озеро с одной формой (Фролиха); *б* – озеро с двумя формами (Кудушкит); *в* – озеро с тремя формами (Даватчан). Голубая заливка – незрелые и пропускающие нерест особи, синяя – зрелые

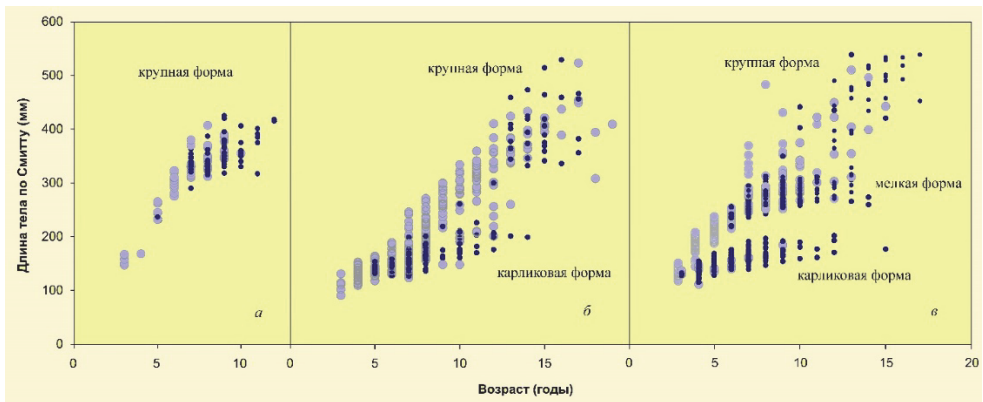


Рис. 5. Соотношение возраст – длина у арктических гольцов в выборках из озёр с одной (*а*, оз. Фролиха), двумя (*б*, оз. Кудушкит) и тремя (*в*, оз. Даватчан) формами. Голубые кружки – незрелые и пропускающие нерест особи, синие – зрелые

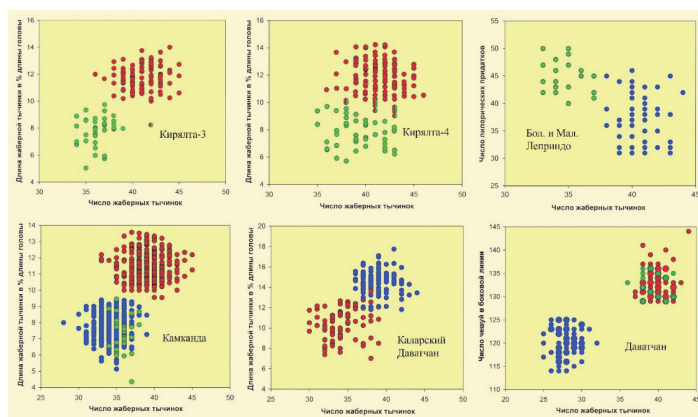


Рис. 6. Разделение симпатрических форм арктического гольца из озёр Сибири по диагностическим морфологическим признакам. Синие точки – карликовая форма, красные – мелкая, синие – крупная, двуцветные – промежуточные особи

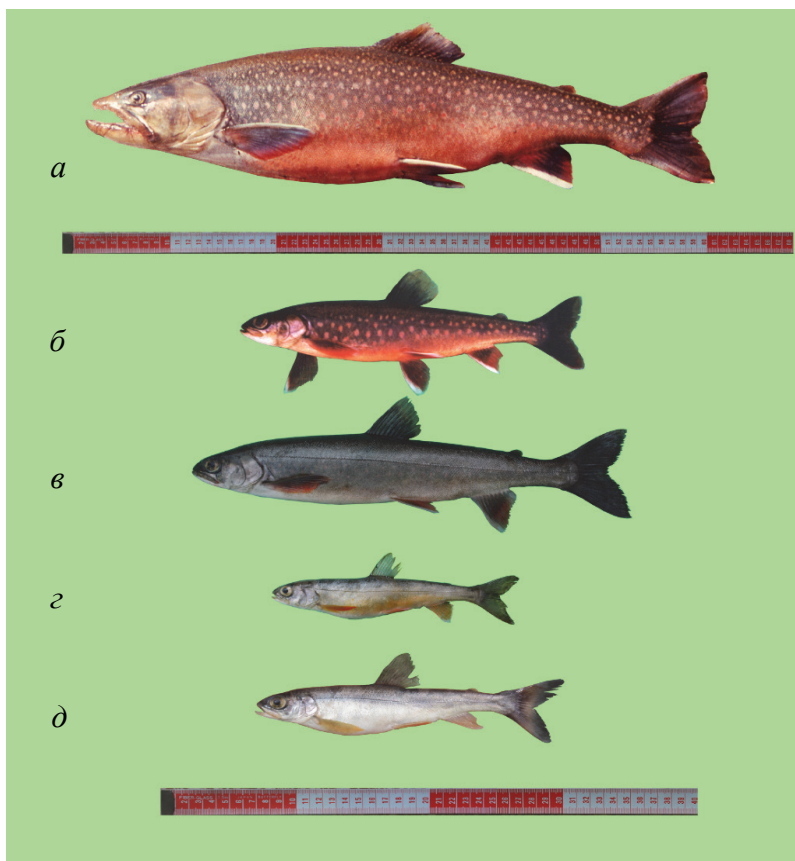


Рис. 7. Арктические гольцы из системы озёр Леприндо: *а* – исчезнувшая крупная форма (Мал. Леприндо, текущий самец в брачном наряде); *б*, *в* – «мелкая» форма – трансформированные карликовые гольцы (*б* – Бол. Леприндо, текущий самец в брачном наряде, *в* – Мал. Леприндо, зрелая самка); *г*, *д* – карликовая форма, зрелые самцы (*г* – Бол. Леприндо, *д* – Мал. Леприндо). По: [Extant and extinct ... , 2013], с изменениями



Рис. 8. Арктические гольцы из оз. Токко: *а* – крупная; *б* – мелкая; *в* – карликовая форма. Масштаб 10 см. По: [Morphological and ecological ... , 2021]



Рис. 9. Арктические гольцы из оз. Кирялта-3, крупная и мелкая формы

Дифференциация по морфологии

Меристические признаки. Меристические признаки значительно варьируют у арктических гольцов на ареале и широко использовались для описания структуры и решения спорных вопросов систематики комплекса *S. alpinus* [McPhail, 1961; Behnke, 1972, 1980, 1984, 1989; Савваитова, Волобуев, 1978; Савваитова, 1989]. Наиболее важными для этих целей считаются число жаберных тычинок, пилорических придатков и, в меньшей степени, позвонков. При этом использование меристических признаков для определения родственных отношений разных группировок гольцов ограничено, поскольку они могут параллельно приобретать сходные состояния в разных популяциях при действии сходных векторов отбора.

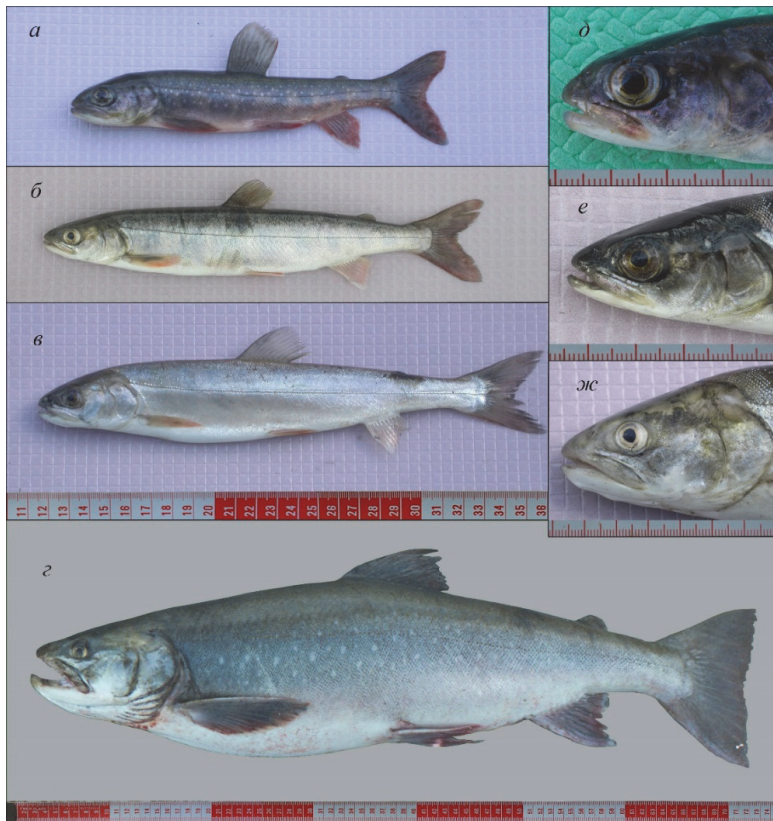


Рис. 10. Арктические голецы из оз. Камканда: а – карликовая форма; б – мелкая; в – крупная (молодь); г – крупная (взрослый экземпляр); д – голова карликовой, е – мелкой, ж – крупной формы



Рис. 11. Арктические голецы из оз. Амудиса, крупная и мелкая формы

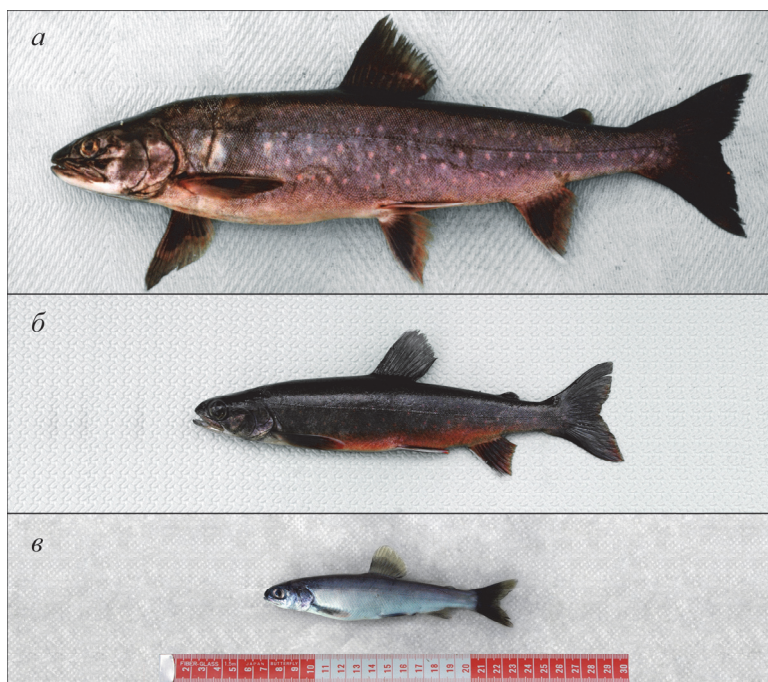


Рис. 12. Арктические гольцы из оз. Даватчан: а – крупная; б – мелкая; в – карликовая форма

Число жаберных тычинок – признак, по которому наблюдается наибольшее разнообразие арктических гольцов в Забайкалье. Здесь обнаружены необычайно высокая межпопуляционная изменчивость по этому признаку и не отмечавшееся в других частях ареала полное доминирование популяций многотычинковых гольцов [Алексеев, Пичугин, Самусенок, 2000]. В 57 выборках из 31 озера (каждая выборка соответствует одной форме из одного озера) число тычинок варьирует от 25 до 46, а средние значения от 28,0 до 41,3 (соответственно, у карликовых гольцов из оз. Даватчан и мелких из оз. Кирылта-4). Последние имеют самое большое число жаберных тычинок среди представителей рода *Salvelinus*, за исключением *S. svetovidovi* и *S. elgyticus*. У подавляющего большинства форм среднее число тычинок больше 30; в половине озёр (17) оно хотя бы у одной из форм больше 35 и в трети озёр (10) хотя бы у одной из форм больше 38. У гольцов из ряда аллопатрических популяций пределы варьирования числа тычинок не перекрываются (в 15 выборках число тычинок ≥ 35 и в $15 \leq 34$) или перекрываются лишь на 1–2 тычинки. Симпатрические формы различаются по этому признаку без перекрывания в озёрах Даватчан и Бол. Леприндо, с перекрыванием на одну тычинку в оз. Мал. Леприндо; большие различия по нему отмечены между формами в озёрах Каларский Даватчан, Камканда, Кирылта-3, -4 (рис. 13). Внутриозёрная дивергенция гольцов Забайкалья по числу жаберных тычинок – результат трофической специализации; наибольших значений оно достигает у специализированных форм-планктофагов.

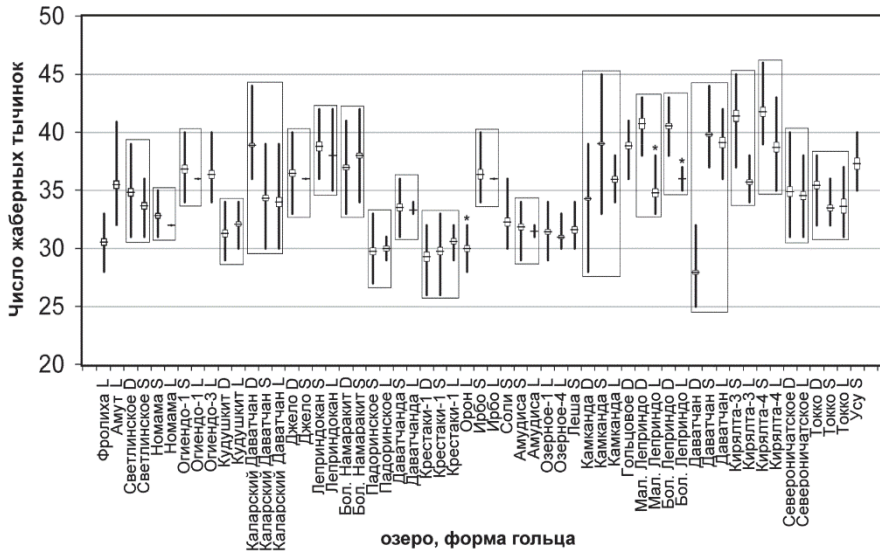


Рис. 13. Число жаберных тычинок у арктических гольцов из горных озёр Забайкалья. Вертикальная линия – пределы варьирования, горизонтальная – среднее, прямоугольник – удвоенная ошибка среднего. D – карликовая, S – мелкая, L – крупная форма. Симпатрические формы выделены рамками. Данные по исчезнувшим крупным гольцам из озёр Орон, Мал. и Бол. Леприндо (помечены астериском) заимствованы из работ Н. М. Пронина [1967], Ю. Е. Калашникова [1978] и К. А. Савvaitовой с соавторами [Савvaitова, Максимов, Мережин, 1981]

Большое число жаберных тычинок никогда не отмечалось в популяциях проходных арктических гольцов, от которых происходили жилые формы, и может рассматриваться у последних как производный признак. Оно также не встречается у недавно произошедших от проходной формы жилых гольцов из северных водоёмов, даже если эти гольцы питаются планктоном. Так, в разных популяциях гольцов северной Европы среднее число жаберных тычинок не превышает 30 и обычно лежит в пределах 22–27 тычинок. Очевидно, существенное увеличение числа жаберных тычинок в эволюции гольцов происходит в результате относительно длительного отбора при изоляции в глубоководных богатых планктоном озёрах. Большое число тычинок у гольцов из горных озёр Забайкалья, видимо, связано с происхождением их от многотычинковых озёрных предков. Такие предковые формы могли эволюционировать в крупных приледниковых палеоозёрах в ледниковые эпохи; дальнейшее увеличение числа тычинок происходило в современных озёрах у форм, продолжавших специализацию к планктофагии. Многотычинковые формы неоднократно возникали в разных частях ареала арктического гольца в континентальных горных районах Восточной Сибири, а также в разных локальностях внутри этих регионов. В частности, независимое происхождение гольцов со средним числом тычинок больше 38 в разных озёрах бассейнов Витима и Олёкмы подтверждается молекулярно-генетическими данными [Phylogeography and sympatric ... ,

2009; Parallel evolutionary divergence ... , 2015]. Многотычинковость – характерная черта популяционной группировки арктических гольцов Забайкалья, отличающая их от гольцов из северных популяций и свидетельствующая об их большем возрасте.

Число пилорических придатков у гольцов Забайкалья варьирует примерно в тех же пределах, что у большинства гольцов из других частей ареала – от 27 до 73 придатков, средние значения – от 35 до 57. Интересно, что в популяциях других горных районов Сибири нами пока отмечены относительно малые значения этого признака: 27–48, средние 32–41. Гольцы Забайкалья с наибольшим числом придатков, нижний предел варьирования признака у которых равен 43–47 (гольцы из озёр Бол. Намаракит (мелкие), Каларский Даватчан (мелкие), Камканда (мелкие), Джело, Крестаки-1), отличаются без перекрывания или с незначительным перекрыванием от гольцов с наименьшим их числом, имеющих максимум 42–47 придатков (гольцы карликовой формы из озёр Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо, Светлинское, Кудушкит, Токко, мелкой формы из озёр Кирылта-3, Соли, Ирбо, крупной формы из озёр Озерное-1, -4), а также от изученных нами гольцов из других районов Сибири. Значительные различия по числу придатков между симпатрическими формами наблюдаются в озёрах Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо, Кирылта-3, Каларский Даватчан, Камканда.

Число позвонков и число чешуй в боковой линии – также важные для изучения диверсификации гольцов Забайкалья признаки. В этом южном районе в соответствии с правилом Джордана доминируют мало- и среднепозвонковые гольцы с числом позвонков от 60 до 67 и с модальным их числом 64, 65 и 66; популяции с модальным числом позвонков 67 и 68, отмеченные в некоторых северных областях, отсутствуют. Наименьшее число позвонков (60–64(62,4)) обнаружено у карликовых гольцов из оз. Даватчан, они отличаются от симпатричных мелких гольцов в среднем на три позвонка и перекрываются с ними лишь на один позвонок. В других озёрах столь большие различия между симпатрическими формами не отмечены. Различия средних между формами (крупные – карлики, крупные – мелкие) в озёрах Каларский Даватчан, Бол. Намаракит, Камканда, Мал. и Бол. Леприндо, Кирылта-3, Кирылта-4 составляют 0,8–1,5 позвонка, в других симпатрических парах не превышают 0,4 позвонка.

Число чешуй варьирует от 114 до 146, а средние значения от 120 до 134. Карликовые гольцы из оз. Даватчан имеют наименьшее число чешуй и отличаются по нему без перекрывания не только от симпатрических форм, но также почти от половины аллопатрических. Следующие по величине различия между симпатрическими формами отмечены в озёрах Мал. и Бол. Леприндо и Каларский Даватчан. Среди аллопатрических форм наиболее крупночешуйные (карлики из озёр Каларский Даватчан, Токко, Североничатское, мелкие из озёр Усу, Даватчанда, крупные из оз. Огиендо-3) и наиболее мелкочешуйные (крупные и/или мелкие из озёр Крестаки, Номама, Даватчан, Леприндокан, Фролиха, крупные из озёр Кирылта-3, -4, Кудушкит) также различаются без перекрывания или с небольшим перекрыванием.

Число жаберных лучей и ветвистых лучей в плавниках изменяется не столь сильно, но и по этим признакам наблюдается значительная неоднородность арктических гольцов Забайкалья. Различия выявляются как между аллопатрическими популяциями, так и между симпатрическими формами. В частности, число ветвистых лучей в грудном плавнике значительно различается в оз. Каларский Даватчан у карликовых гольцов, с одной стороны, (обычно 11–12, как исключение 13) и мелких и крупных – с другой (обычно 13, редко 12 или 14). Можно также отметить различия по числу жаберных лучей между формами в озёрах Мал. Леприндо, Каларский Даватчан, Кирылта-3, Камканда (карликовые – мелкие), Крестаки-1 (карликовые – мелкие, карликовые – крупные); по числу лучей в анальном плавнике в оз. Даватчан (карликовые – мелкие), в грудном и брюшном – в оз. Кудушкит.

В дендрограмме различий арктических гольцов Забайкалья по совокупности 10 меристических признаков (рис. 14) прослеживается тенденция к объединению друг с другом симпатрических пар форм из озёр с невысокой степенью их дифференциации, что можно рассматривать как один из доводов в пользу их происхождения в результате симпатрического формообразования, однако наиболее глубоко дивергировавшие по меристическим признакам симпатрические формы (из озёр Даватчан, Леприндо, Каларский Даватчан, Токко, Камканда, Кирылта-3, -4, Кудушкит) оказываются в разных кластерах. Кластеризация на более высоких уровнях различия мало информативна, в ней не прослеживается географических или иных закономерностей, поскольку из-за обилия параллелизмов сходство выборов гольца не отражает их родства. Среди всех изученных гольцов Забайкалья наиболее уклоняющейся формой оказываются карликовые гольцы из оз. Даватчан.

Степень различия между разными симпатрическими парами значительно варьирует. Наибольшие средние значения коэффициента различия Майра $CD (> 0,40)$ и наименьшие – показателя сходства Животовского $g_{zh} (< 0,85)$ отмечены между формами из озёр Даватчан (карликовые – мелкие, карликовые – крупные), Мал. и Бол. Леприндо (карликовые – крупные), Каларский Даватчан (карликовые – мелкие + крупные), Кирылта-3 (мелкие – крупные), Камканда (карликовые – мелкие, мелкие – крупные). Во всех этих парах, кроме последней, значение CD хотя бы по одному признаку превышает 1,28. Наименьшие различия ($CD < 0,25$, $r_{zh} > 0,90$) имеют мелкие и крупные гольцы из озёр Крестаки-1, Даватчан, Токко, Падоринское, карликовые и крупные из оз. Североничатского, карликовые и мелкие из озёр Светлинское и Бол. Намаракит.

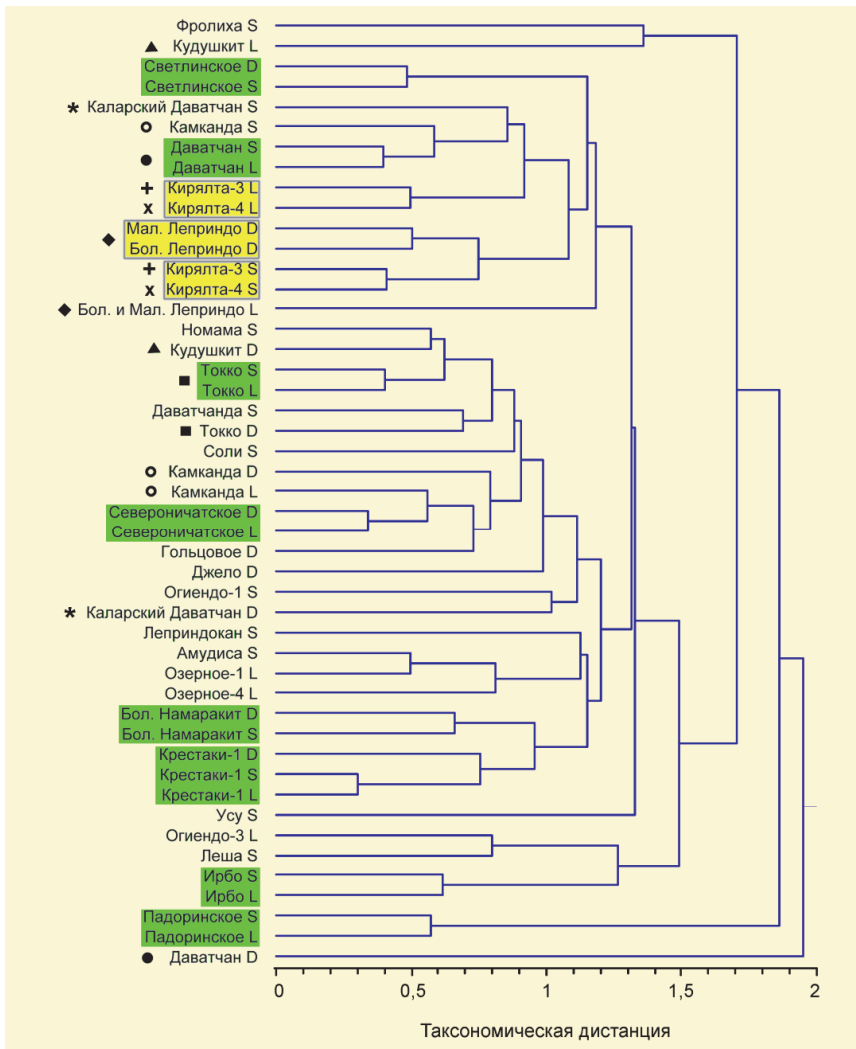


Рис. 14. Дендрограмма различий между выборками карликовой (D), мелкой (S) и крупной (L) форм арктического гольца из озёр Забайкалья по 10 счётным признакам, построенная методом UPGMA. Образующие сестринские группы симпатрические формы выделены зелёным, не образующие помечены значками. Жёлтым выделены кластеризующиеся вместе парапатрические формы

Вариабельность степени различий симпатрических форм между озёрами иллюстрируют результаты анализа их меристических признаков методом главных компонент (ГК) (рис. 15). В одних озёрах скаттеры симпатрических форм в пространстве первых двух ГК полностью перекрываются (Североничатское, Светлинское, Падоринское, Кирялта-4), т. е. различия по меристическим признакам между формами практически отсутствуют, в других одна форма в той или иной степени отличается от другой (Бол. Намаракит, Кудушкит) или от двух других (Токко, Крестаки-1), но их

скаттеры перекрываются, в третьих перекрывание невелико (Кирылта-3 – между двумя формами, Камканда – между двумя из трёх, Бол. и Мал. Леприндо – между одной и двумя другими); наконец, в оз. Даватчан имеется большой хиатус между карликовой формой, с одной стороны, и крупной и мелкой – с другой. Таким образом, в разных озёрах наблюдаются разные уровни различий симпатрических форм по счётным признакам – от полной идентичности до полной обособленности, этот ряд может соответствовать разным стадиям их внутриозёрной дивергенции в ходе эволюции.

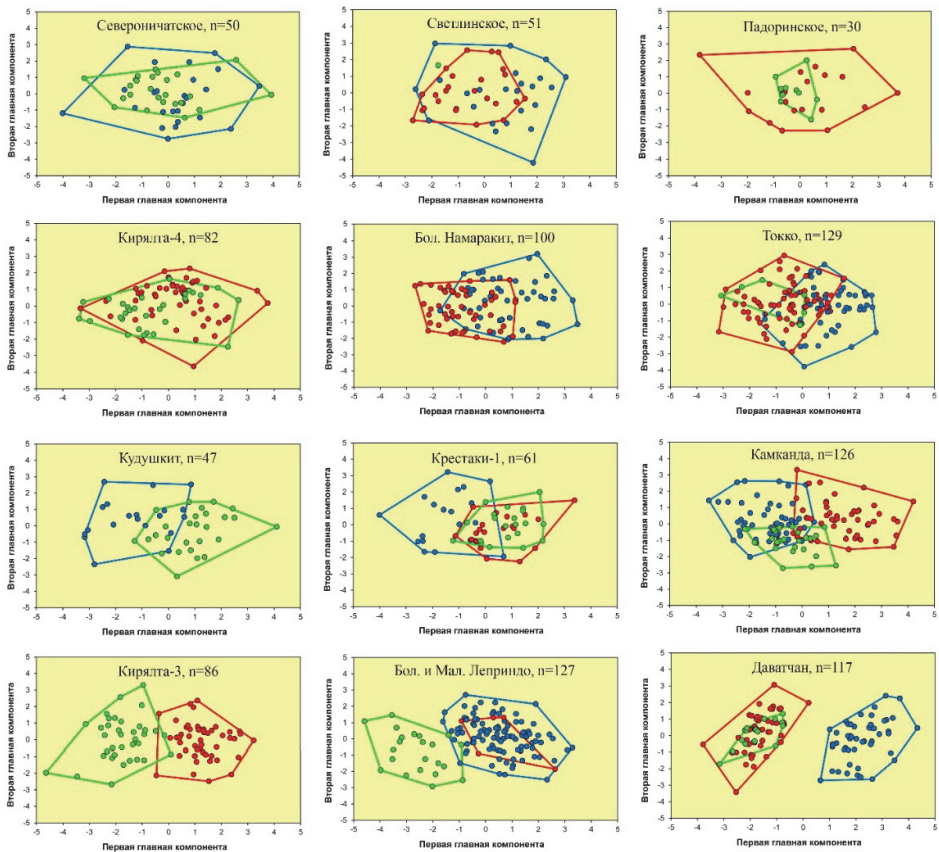


Рис. 15. Распределение симпатрических форм арктического гольца из 12 озёр Забайкалья в пространстве первых двух главных компонент (10 меристических признаков). Синие точки – карликовая форма, красные – мелкая (в озёрах Леприндо – гольцы карликовой формы, достигшие размера мелких в результате ускорения роста в позднем онтогенезе), зелёные – крупная, двуцветные – промежуточные особи. Озёра расположены в порядке возрастания обособленности симпатрических форм сверху вниз

Пластические признаки. Длина жаберных тычинок – крайне важный для анализа диверсификации арктических гольцов [Романов, 1983; Partington, Mills, 1988; Diversification, sympatric speciation ... , 2002], хотя и редко используемый признак. В исследованиях гольцов Забайкалья она

наряду с числом тычинок является основной характеристикой их морфологического разнообразия. Относительная длина тычинок – диагностический признак, используя который совместно с их числом удаётся с высокой точностью идентифицировать разные формы гольцов в озёрах Кирылта-3, -4, Каларский Даватчан, Камканда (см. рис. 6).

У гольцов, как и у ряда других рыб, жаберные тычинки растут неравномерно по отношению к росту тела [Martin, Sandercock, 1967; Diversification, sympatric speciation ... , 2002]. В начале жизни они, быстро удлиняясь, приобретают дефинитивную форму, затем, начиная с длины тела 8–10 см, растут практически изометрично с телом (с головой, жаберными дугами), а после достижения рыбой длины, лежащей в разных популяциях и у разных форм в интервале 20–30 см, замедляются или (у самых крупных рыб) даже останавливаются в росте. Максимальная их длина обычно не превышает 5–7 мм, но достигается она в разных популяциях и у разных форм при разной длине тела – от 20–30 до 40–60 см. Для сравнительной числовой оценки длины тычинок удобно использовать индекс длины наибольшей тычинки в % длины головы (l_{sb}). При этом в связи с усилением эффекта аллометрического роста тычинок с ростом рыбы для получения сравнимых оценок следует использовать гольцов сходных, желательнее небольших размеров (карликовую форму и молодь мелкой или крупной форм длиной от 10 до 20–25 см). Средний индекс длины тычинок в изученных выборках коррелирован со средним их числом ($r = 0,66$, $p < 0,001$), поскольку увеличение как их числа, так и их длины позволяет удерживать более мелкие пищевые частицы и поддерживается отбором при эволюции в сторону планктофагии.

Выделяются группировки длиннотычиновых ($l_{sb} > 10,5\%$) и короткотычиновых ($l_{sb} < 10,5\%$) гольцов. В первую попадают преимущественно многотычиновые (среднее число тычинок 36–41) планктофаги (карликовые гольцы из озёр Каларский Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо, Джело, мелкие из озёр Даватчан, Кирылта-3, -4, Камканда, Бол. Намаракит, Усу, Ирбо), во вторую – большинство остальных исследованных гольцов Забайкалья, преимущественно хищники, бентофаги и полифаги со средним числом тычинок 28–37. Отмечены случаи несоответствия числа и длины тычинок в отдельных выборках (у мало-, но длиннотычиновых гольцов из оз. Соли, у много-, но короткотычиновых карликовых и мелких гольцов из оз. Светлинского, карликовых из озёр Бол. Намаракит и Гольцовое), видимо, отражающие неполную согласованность изменений этих двух признаков на промежуточных этапах морфологической специализации планктофагов. Симпатрические формы гольцов, имеющие низкую степень дивергенции по меристическим признакам (в озёрах Падоринское, Крестаки-1, Кудушкит, Бол. Намаракит), мало дивергируют и по длине тычинок, а имеющие высокую (в озёрах Каларский Даватчан, Камканда, Кирылта-3, -4, Даватчан) – значительно по ней различаются. В первом случае рост тычинок симпатрических форм укладывается в один канал, а во втором – в разные (см. рис. 16).

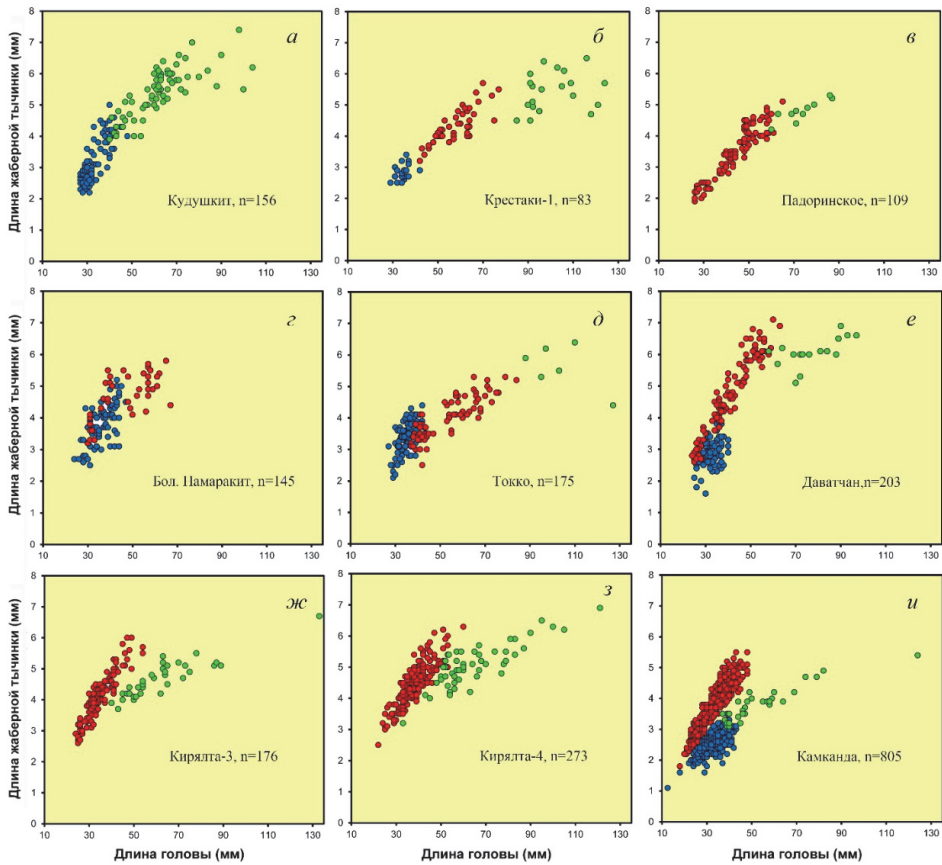


Рис. 16. Изменения длины наибольшей жаберной тычинки с длиной головы у арктических гольцов из некоторых озёр Забайкалья. Синие точки – карликовая форма, красные – мелкая, зелёные – крупная. а–г – рост тычинок у симпатрических форм укладывается в один канал, д–и – в разные

Пропорции тела у гольцов значительно меняются в течение жизни в связи с аллометрическим ростом разных его частей, зависят от темпа роста рыбы, её возраста, пола и степени зрелости. В онтогенезе уменьшается относительный размер глаза, увеличивается ширина лба, удлиняются рыло, челюсти (верхняя в процессе роста может достигать вертикали заднего края глаза и заходить за неё), уменьшается относительная длина головы и изменяется её форма (из закруглённой она становится более конической), удлиняются хвостовой стебель, плавники. У быстрорастущих гольцов, как это характерно и для других рыб [Лягина, 1984], маленькая голова и длинный хвостовой стебель (при ускоренном росте рыбы задняя часть тела растёт быстрее передней), у тугорослых наоборот. Неполовозрелые самцы и самки близки по пропорциям тела; в связи с созреванием у самцов удлиняются рыло (особенно у крупных гольцов, за счёт этого вторично увеличивается относительная длина головы), челюсти, плавники; эти изменения прогрессируют с возрастом. Пропорции головы, тела и плавников разли-

чаются также у гольцов-планктофагов и бентофагов. Изменения пропорций у гольцов, принадлежащих к разным группировкам и формам, могут происходить с разной скоростью и завершаться на разных этапах онтогенеза, т. е. могут иметь место гетерохронии.

С учётом разных размеров гольцов и аллометрического роста частей их тела для сравнения симпатрических форм был проведён анализ абсолютных значений 27 промеров тела методом главных компонент (ГК). Получены «онтогенетические каналы» [Mina, Mironovsky, Dgebuadze, 1996] особей в пространстве морфометрических признаков (рис. 17). При этом первая ГК в основном отражает изменения общего размера, а вторая – формы тела [Tissot, 1988; James, McCulloch, 1990]. В озёрах Крестаки-1, Падоринское, Кирылта-4 симпатрические формы укладываются в один онтогенетический канал, лишь отдельные самцы крупной формы уклоняются за счёт возрастных и брачных изменений пропорций. В озёрах Камканда, Токко и Бол. Намаракит формы имеют разные, но частично перекрывающиеся (по крайней мере, в области малых размеров) каналы. Наконец, в озере Кирылта-3 каналы мелкой и крупной форм, а в оз. Даватчан – карликовой, с одной стороны, и лежащих в одном канале мелкой и крупной – с другой не перекрываются на всём интервале длин, начиная с самых мелких особей в выборках. Судя по имеющимся данным, такое же разделение каналов имело место в озёрах Бол. и Мал. Леприндо между карликовой и крупной формами, хотя данные по молоди последней отсутствуют.

Таким образом, в разных озёрах выявляется разная степень дивергенции симпатрических форм по пластическим признакам – от различий, являющихся лишь следствием разного размера рыб и непропорционального роста разных частей их тела, до различий, не сводимых к аллометрическим эффектам и, вероятно, имеющих генетическую природу. В основном, но не полностью степень различия симпатрических форм по пропорциям тела соответствует степени их различий по меристическим признакам и длине жаберных тычинок. В озёрах Камканда, Кирылта-3, Даватчан, Леприндо, входящих в число водоёмов с самой высокой степенью дивергенции форм по этим признакам, обнаружены наибольшие различия и по пропорциям тела. В то же время в пятом из таких озёр – Каларском Даватчане – дивергенция форм по пропорциям тела, не связанная с аллометрическими эффектами, выражена слабо.

Генетическая дифференциация

Кариотипы. Цитогенетический анализ был проведён у гольцов из оз. Бол. Намаракит [Алексеев, Пичугин, Крысанов, 1997]. Между карликовой и мелкой формами обнаружены различия в две хромосомы и четыре хромосомных плеча – соответственно, $2n = 80$ (18 M, 2 CM, 60 A), NF = 100 и $2n = 78$ (16 M, 2 CM, 60 A), NF = 96). Отмечены отдельные экземпляры с $2n = 79$. Это первый случай кариотипических различий между симпатрическими формами *S. alpinus*. Полученные данные свидетельствуют о значительной, хотя, видимо, неполной репродуктивной изоляции форм в этом озере.

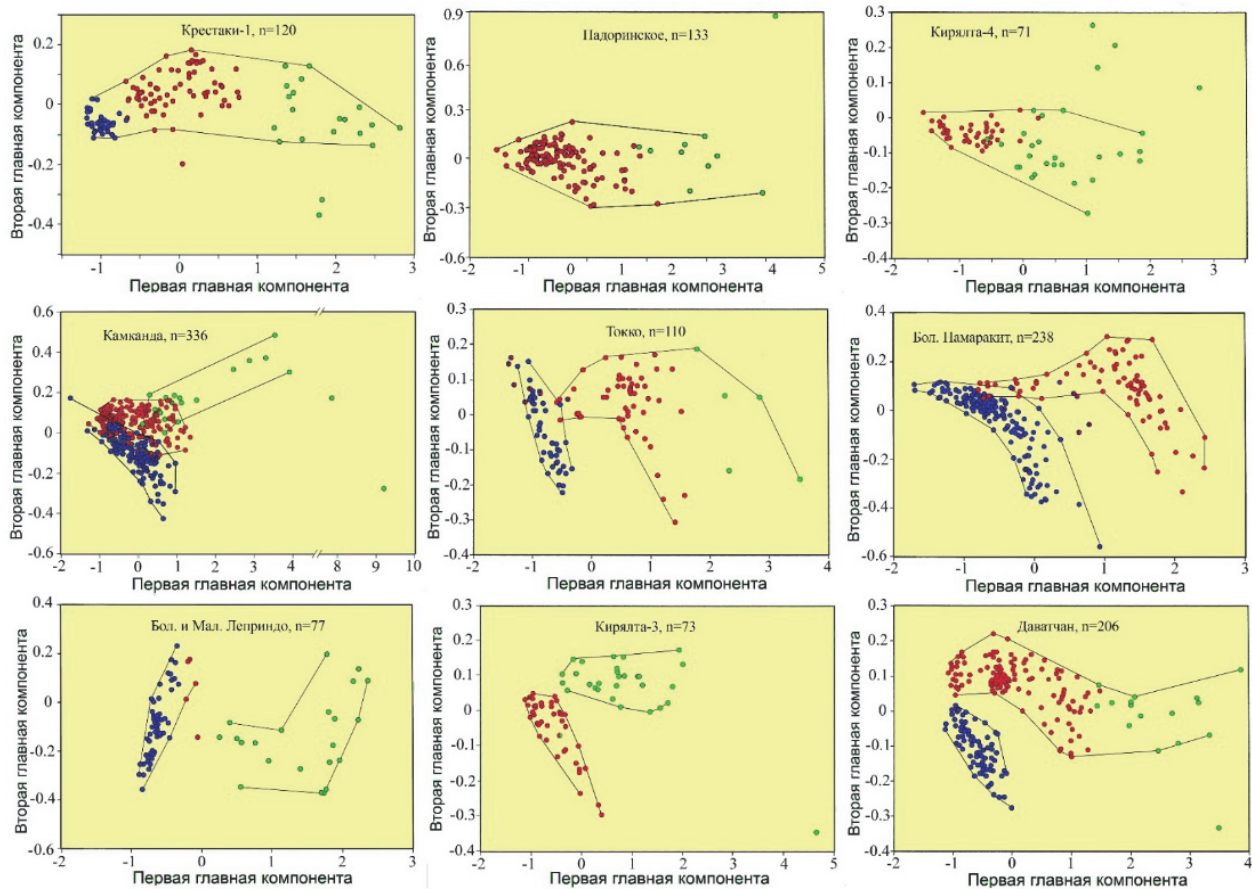


Рис. 17. Онтогенетические каналы арктических гольцов из некоторых озёр Забайкалья в пространстве первых двух главных компонент (27 промеров тела). Синие точки – карликовая форма, красные – мелкая, зелёные – крупная, двуцветные – промежуточные особи, линии – границы каналов. Озёра расположены в порядке возрастания обособленности каналов симпатрических форм сверху вниз: верхний ряд – разные формы попадают в один канал; средний – каналы двух форм частично перекрываются и расходятся по мере роста; нижний – каналы форм не перекрываются (в оз. Даватчан не перекрываются канал карликовой формы и общий канал мелкой и крупной). За пределами каналов находятся отдельные взрослые самцы крупной формы с возрастными и брачными изменениями морфологии

Изоферменты. Данные по изменчивости изоферментов у арктических гольцов Забайкалья были получены на основании анализа 35 аллозимных локусов в популяциях из озёр Фролиха, Бол. Намаракит, Леприндокан, Бол. Леприндо, Гольцовое и Даватчан [Осинов, 2002]. Как и в других частях ареала [Ferguson, 1981; Hindar, Ryman, Ståhl, 1986; Осинов, Павлов, Максимов, 1996], по этим маркерам были выявлены весьма ограниченная изменчивость и низкий уровень генетической дифференциации между популяциями. Генетические различия между симпатрическими карликовыми и нормальными (мелкими) формами в озёрах Бол. Намаракит и Даватчан не были обнаружены. В первом формы не различались по частотам аллелей трёх полиморфных локусов и был сделан вывод о наличии между ними генного потока в настоящее время или в недалёком прошлом. Во втором все 35 изученных локусов у двух форм были мономорфны, на основании чего было сделано предположение об их недавнем происхождении от общего предка. При этом в популяциях карликовых гольцов из оз. Бол. Леприндо и небольшого соединённого с ним ручьём оз. Гольцового в одном из локусов были обнаружены близкие к фиксации альтернативные аллели (в последнем это был уникальный аллель, нигде ранее не отмечавшийся), что предполагало полную репродуктивную изоляцию двух популяций.

Гены главного комплекса гистосовместимости класса II. Результаты изучения генов главного комплекса гистосовместимости класса II продемонстрировали различия в аллельном полиморфизме между мелкой и крупной формами арктического гольца из озёр Кирылта-3 и Кирылта-4. Отмечена более низкая генетическая изменчивость у мелкой формы, предположительно связанная с утратой части аллельного разнообразия в процессе адаптации [МН class IIa ... , 2008, Global major histocompatibility ... , 2012, Differentiation of sympatric ... , 2014].

Митохондриальная ДНК. В отличие от аллозимов, изучение нуклеотидных последовательностей контрольной области мтДНК у арктического гольца и близких к нему видов/форм из разных частей ареала, включая три забайкальские популяции [Holarctic phylogeography of ... , 2001], обнаружило их высокую изменчивость. Было выделено пять основных филогенетических групп гаплотипов: сибирская, атлантическая, акадийская, арктическая, берингийская. Как показало это и дальнейшие [Phylogeography and sympatric ... , 2009; Распространение, состав и ... , 2018] исследования, во всех популяциях Забайкалья распространены только гаплотипы первой, которую мы в силу генетической близости к атлантической рассматриваем вместе с последней в ранге подгрупп единой Евразийской группы [Распространение, состав и ... , 2018] (рис. 18).

Первые данные о гаплотипах контрольной области мтДНК шести экз. гольцов из озёр Фролиха, Гольцовое и Бол. Леприндо [Holarctic phylogeography of ... , 2001] содержали неточности и были скорректированы и дополнены более подробными данными по популяциям 33 озёр Забайкалья, а также ряда других озёр Сибири [Phylogeography and sympatric ... , 2009; Распространение, состав и ... , 2018, Репродуктивные стратегии ... , 2019] (см. рис. 1). В Забайкалье отмечены наибольшее среди

всех изученных районов Сибири число гаплотипов (19) и максимальное значение гаплотипического разнообразия h (0,848); внутри него наибольшее разнообразие обнаружено в бассейне Витима. Для сравнения: в европейских Альпах – аналогичном континентальном горном участке ареала, сходном с Забайкальем по размерам, – у гольцов найдено только три гаплотипа, значение гаплотипического разнообразия ниже втрое (0,283), а нуклеотидного – более чем в 10 раз (0,0005 против 0,0066) [Holarctic phylogeography of ... , 2001].

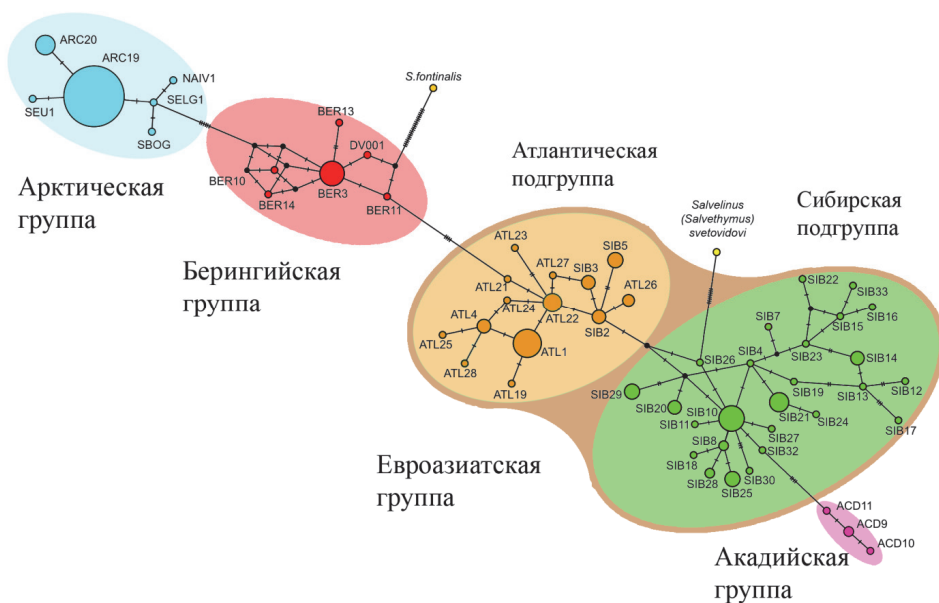


Рис. 18. Медианная сеть гаплотипов контрольной области мтДНК арктического гольца *Salvelinus alpinus* и близких к нему видов/форм. Заливкой обозначены границы филогенетических групп и подгрупп. По: [Распространение, состав и ... , 2018]

Четыре из 19 отмеченных в Забайкалье гаплотипов имеют в нём широкое распространение. Наиболее широко распространён гаплотип SIB10 (в бассейнах Байкала, Чаи, нижнего и верхнего Витима), он также обнаружен во всех остальных основных районах распространения сибирской подгруппы: в бассейнах верхнего – среднего течения Яны и Индигирки, в дельте Лены и на Таймыре (Путорана). По-видимому, этот гаплотип сибирской подгруппы является для неё предковым [Распространение, состав и ... , 2018]. Его распространение охватывает большую часть забайкальского ареала и, видимо, маркирует основной путь её колонизации предками современных гольцов. Гаплотип SIB14 встречается в бассейне верхнего – среднего Витима, SIB21 – в озёрах верхней Чары (крупный приток нижней Олёкмы), SIB20 – в бассейне р. Хани (приток верхней Олекмы) и приводораздельной части бассейна р. Токко (приток Чары, гольцы попали в него из бассейна Хани в результате перехвата верховий).

Их распространение, очевидно, связано с плейстоценовыми Витимским, Чарским и Олёкминским палеоозёрами.

Каждый из остальных гаплотипов отмечен только в одном озере Забайкалья. Симпатрические формы во всех озёрах имеют один или два общих гаплотипа, в шести из этих озёр (Светлинское, Каларский Даватчан, Леприндокан, Бол. Намаракит, Ирбо, Североничатское) это уникальные в пределах Забайкалья гаплотипы, свидетельствующие о внутризёрном происхождении форм. Значимая дифференциация симпатрических форм по частотам гаплотипов обнаружена между карликовыми и крупными гольцами в оз. Малое Леприндо [Репродуктивные стратегии ... , 2019], в остальных озёрах не выявлена [Phylogeography and sympatric ... , 2009].

Помимо SIB10, ещё четыре гаплотипа (SIB4, SIB8, SIB20, SIB21) встречены также за его пределами в других частях сибирского ареала [Holarctic phylogeography of ... , 2001; Phylogeography and sympatric ... , 2009; Распространение, состав и ... , 2018, Новые данные о ... , 2021] (см. рис. 2). Это свидетельствует об общем происхождении и близких филогенетических связях арктических гольцов сибирской подгруппы из разных областей Восточной Сибири и подтверждает северное происхождение забайкальских гольцов. Есть все основания полагать, что эти пять гаплотипов появились на этапе формирования сибирской подгруппы в первой половине неоплейстоцена в Лено-Вилуйском палеоозере, откуда попали в разные участки ареала (см. рис. 2).

Результаты изучения изменчивости нуклеотидных последовательностей другого участка мтДНК – гена ND1 у арктических гольцов Забайкалья и Шотландии [Parallelism in eco-morphology and ... , 2020] хорошо совпали с результатами анализа контрольной области. Они также продемонстрировали близость сибирской и атлантической подгрупп и высокое разнообразие гаплотипов в каждой из них. В девяти забайкальских озёрах обнаружены 11 гаплотипов (рис. 19). Из них по два близких уникальных гаплотипа отмечены у гольцов из озёр Кудушкит (басс. Чай), Каларский Даватчан (басс. Витима) и Камканда (басс. Хани – Олёкмы), которые различались и по гаплотипам контрольной области (соответственно, SIB10, SIB12-14 и SIB20). В оз. Токко, перехваченном у бассейна Хани бассейном Токко – Чары, найден один из гаплотипов, обнаруженных в оз. Камканда. В четырёх озёрах бассейна верхней Чары – Олёкмы (Бол. и Мал. Леприндо, Кирялта-3, -4) отмечен один и тот же гаплотип (в оз. Мал Леприндо – также ещё один, близкий к нему). Симпатрические формы в этих озёрах имели общие гаплотипы. Всё это также соответствует результатам анализа контрольной области. Исключением оказались гольцы из оз. Даватчан, где у карликовой и мелкой форм (на рис. 19 *Davatchan benthivorous* и *Davatchan planktivorous* соответственно) были найдены разные и не совпадавшие с гаплотипами гольцов из систем озёр Леприндо и Кирялта гаплотипы гена ND1.

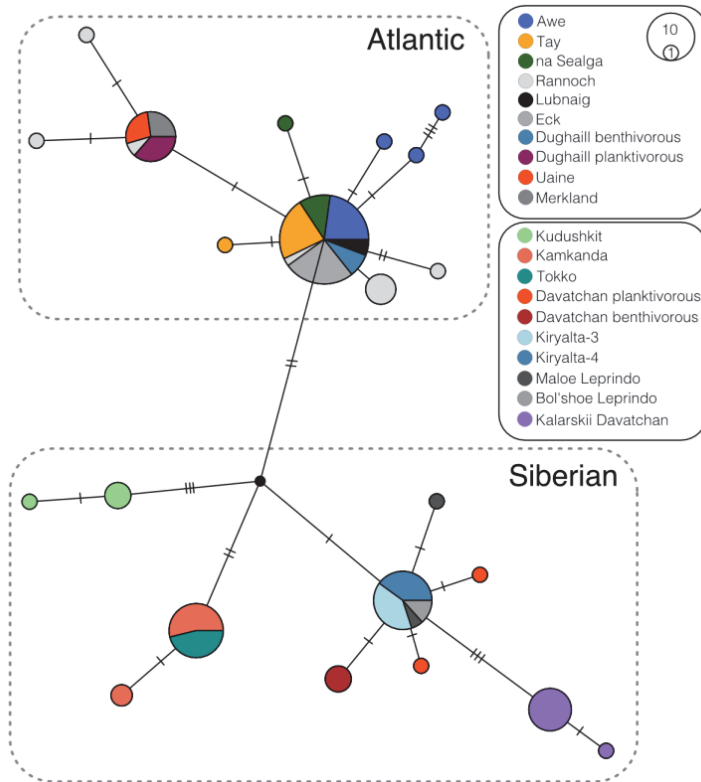


Рис. 19. Сеть гаплотипов гена ND1 арктических гольцов атлантической и сибирской филогенетических подгрупп арктического гольца. По: [Parallelism in ecomorphology ... , 2020]

Микросателлиты. Генетическое разнообразие гольцов Забайкалья, степень генетической дифференциации внутриозёрных форм и механизмы формообразования оценивались также на основании анализа изменчивости микросателлитной ДНК [Вторая в бассейне ... , 2006; Генетическая дифференциация ... , 2010; Extant and extinct ... , 2013; Parallel evolutionary divergence ... , 2015; Репродуктивные стратегии ... , 2019]. Полученные результаты указывают на очень высокую генетическую дифференциацию гольцов в этой части ареала. Оценки межпопуляционной дифференциации аллельных частот F_{ST} и R_{ST} , приходящиеся на различия между бассейнами Байкала, Чаи, Витима и Олёкмы (0,079; 0,277), выше, чем соответствующие оценки различий между гольцами Скандинавии, Исландии и Британских островов (0,022; 0,071), полученные при изучении изменчивости микросателлитов гольцов Северной Европы [Population genetic structure ... , 2004].

Показатели генетической изменчивости (скорректированное среднее число аллелей на локус \hat{A} и генное разнообразие H_S) в выборках гольцов положительно коррелированы с площадью озёр и отрицательно – с их высотой над уровнем моря. Они также отрицательно коррелированы с мо-

дальней длиной гольцов, в результате карликовые гольцы имеют наибольшее, а крупные – наименьшее генетическое разнообразие. Скорее всего, этот эффект объясняется разной скоростью накопления мутаций в микросателлитных локусах, связанной с разной длительностью поколений у трёх форм [Parallel evolutionary divergence ... , 2015].

На филогенетическом дереве, построенном по микросателлитным данным (рис. 20), симпатрические и в случае систем озёр Леприндо и Кирялта парапатрические формы образуют монофилетические кластеры с высокой бутстрэп-поддержкой, что указывает на их независимую параллельную дивергенцию в разных озёрах и озёрных системах преимущественно в результате симпатрического и парапатрического формообразования. Исключение составила крупная форма из оз. Даватчан, объединяющаяся не с карликовой и мелкой формами из этого озера, а с гольцами из озёр Кирялта-3, -4 [Parallel evolutionary divergence ... , 2015]. Это несколько неожиданный результат, учитывая большую морфологическую близость крупных гольцов Даватчана к мелким. Тем не менее по числу жаберных тычинок они довольно близки и к гольцам крупной формы из оз. Кирялта-4, это два самых многотычинковых представителя крупной формы в Забайкалье. Соответственно, не исключена вероятность того, что в данном случае внутри бассейна верхней Чары произошла миграция крупной формы в оз. Даватчан из озёр системы р. Кирялта. Внутри кластера гольцов из соединённых короткой протокой озёр Кирялта-3, -4 наиболее близки парапатричные крупные гольцы из двух озёр. Очевидно, крупная и мелкая формы однократно дивергировали внутри системы озёр Кирялта, после чего распределились по обоим озёрам. Аналогичная ситуация, видимо, имела место в системе озёр Бол. и Мал. Леприндо [Репродуктивные стратегии ... , 2019]: в дендрограмме на рис. 20 сестринскими группами оказываются гольцы карликовой формы из двух озёр и уже на следующем уровне в одну монофилетическую группу с ними объединяются гольцы крупной формы из последнего озера.

Результаты анализа микросателлитных данных, полученных для выборок арктических гольцов из шести озёр бассейна р. Чара (Даватчан, Гольцовое, Кирялта-3, -4, Бол. и Мал. Леприндо) в программе Structure [Репродуктивные стратегии ... , 2019], показали оптимальное число генетических кластеров $K = 6$, которые соответствуют: 1) карликовым гольцам из оз. Даватчан; 2) мелким из оз. Даватчан; 3) карликовым из оз. Гольцового; 4) мелким из озёр Кирялта-3, -4; 5) крупным из озёр Кирялта-3, -4; 6) карликовым и крупным из озёр Бол. и Мал. Леприндо. В оз. Даватчан среди карликовых и мелких гольцов обнаружены особи со смешанной принадлежностью к кластерам этих форм, что может свидетельствовать об их ограниченной гибридизации. В оз. Кирялта-4 выявляется значительная гибридизация между мелкой и крупной формами, особи предположительно гибридного происхождения довольно многочисленны среди мелких и сомнительных гольцов. В оз. Кирялта-3 степень репродуктивной изоляции форм выше, хотя отдельные гибриды отмечены среди мелких гольцов. Крупная форма из оз. Даватчан обнаруживает явную генетическую бли-

зость с гольцами из озёр Кирялта, а также оз. Гольцовое. Небольшая смесь генотипов из аллопатрических популяций наблюдается и у всех других форм из всех озёр. Генотипы гольцов из Бол. и Мал. Леприндо при анализе данных по шести озёрам отнесены к одному кластеру (рис. 21, а). При анализе же выборок только из этих двух озёр $K = 2$. Выявляются явные различия между двумя популяциями карликовой формы, а у гольцов крупной формы наблюдается сильное варьирование индивидуальных оценок коэффициента членства в двух кластерах Q (рис. 21, б).

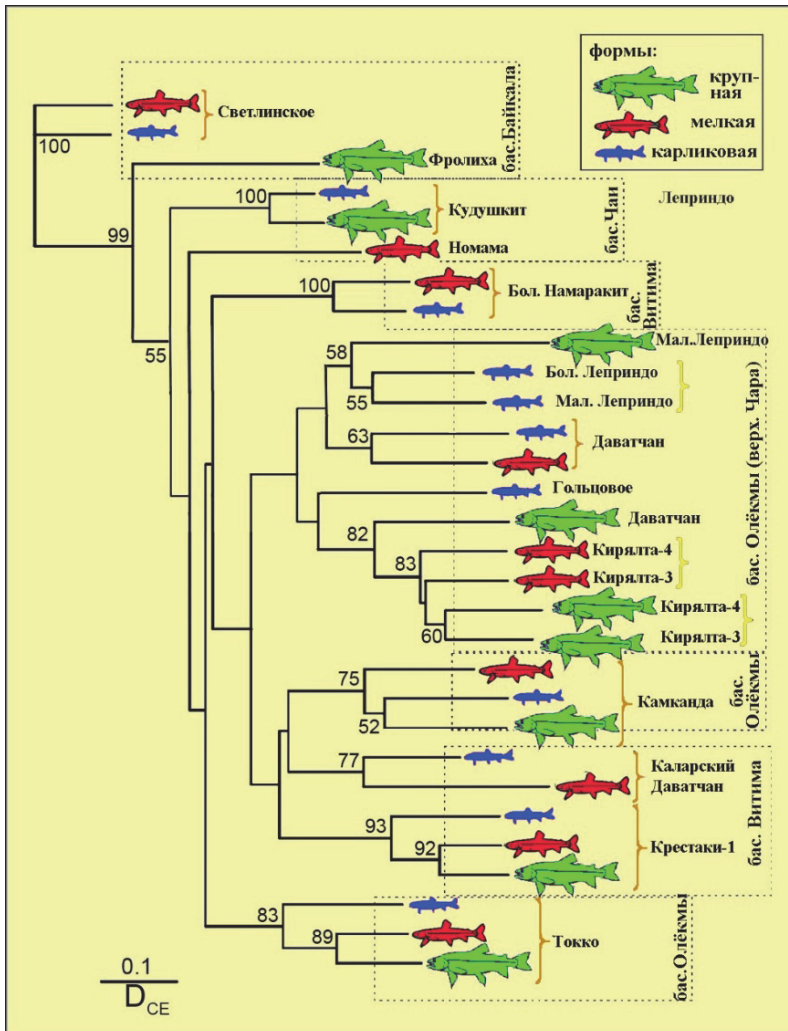


Рис. 20. Бескорневое консенсусное дерево арктических гольцов Забайкалья, построенное методом NJ по величинам хорд-расстояний, рассчитанных на основании данных по 8 микросателлитным локусам. Вдоль ветвей указаны индексы бутстрэпа (>50%). Коричневыми фигурными стрелками показаны симпатрические формы, жёлтыми – парапатрические формы, образующие монофилетические группы. По: [Parallel evolutionary divergence ... , 2015; Репродуктивные стратегии ... , 2019]

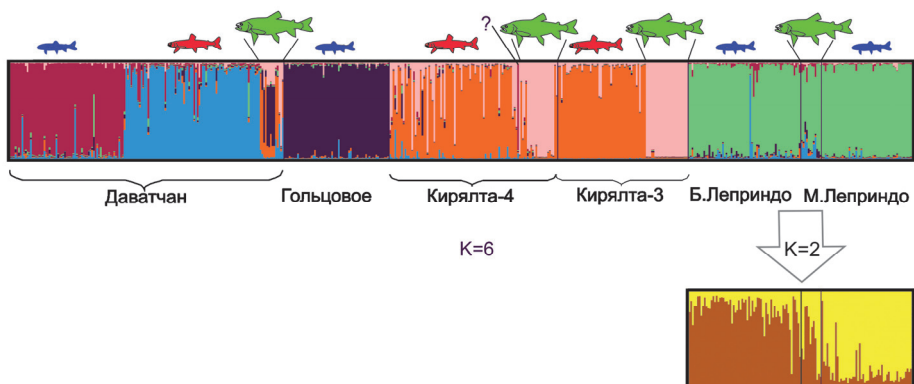


Рис. 21. Результаты кластеризации объединенных мультилокусных микросателлитных данных, полученных при анализе выборок арктических гольцов из шести озёр бассейна р. Чары (Забайкалье) в программе STRUCTURE при наиболее вероятном числе генетических единиц (а) $K = 6$ (все озёра) и (б) $K = 2$ (Бол. и Мал. Леприндо). Секции столбцов с разной заливкой соответствуют шести наиболее вероятным генетическим кластерам при $K = 6$ и двум наиболее вероятным кластерам при $K = 2$. Размер секций отражает долю принадлежности индивидуальных генотипов к каждому из кластеров. Обозначения форм: синие силуэты рыб – карликовая, красные – мелкая, зелёные – крупная, (?) – промежуточные особи. По: [Репродуктивные стратегии ... , 2019], с изменениями

Степень генетических различий симпатрических форм неодинакова в разных озёрах. Попарные значения F_{ST} варьируют от 0,030 между карликовыми и мелкими гольцами в оз. Бол. Намаракит до 0,497 между карликовыми и крупными в оз. Даватчан, величины R_{ST} – от 0,011 между карликами и крупными в оз. Кудушкит до 0,440 между карликовыми и крупными в оз. Даватчан. На FCA-диаграммах обращает на себя внимание заметная сегрегация мультилокусных генотипов разных форм практически во всех озёрах (рис. 22), но её степень значительно различается между ними. Наименьшая наблюдается между формами в озёрах Кудушкит и Светлинское, а также между гольцами мелкой и крупной форм в оз. Токко, наибольшая – в озёрах Крестаки-1, Камканда, Даватчан и Каларский Даватчан, в последнем скаттеры мелкой и карликовой форм разделяются с наибольшим разрывом [Parallel evolutionary divergence ... , 2015]. Значительные генетические различия форм найдены также в системе озёр Бол. и Мал. Леприндо [Extant and extinct ... , 2013].

В разных озёрах и между разными формами отмечен разный уровень обмена генами. Обнаружена корреляция между степенью генетической (F_{ST} , R_{ST}) и морфологической (показатель сходства Животовского r_{zh} по меристическим признакам) дивергенции симпатрических форм (соответственно, $r = -0,47$, $p < 0,05$ и $r = -0,74$, $p < 0,001$), хотя имеются случаи их несоответствия, как у крупной и мелкой форм в оз. Даватчан. Степень генетической дивергенции форм также положительно коррелирована с глубиной озёр (F_{ST} : $r = 0,68$, $p < 0,01$; R_{ST} : $r = 0,50$, $p < 0,05$) [Parallel evolutionary divergence ... , 2015]. С увеличением глубины озёр происходит

разделение литоральной, пелагической и профундальной зон, влекущее сегрегацию как нагульных, так и нерестовых биотопов; изменяются численность, биомасса и состав зоопланктона и зообентоса, что способствует трофической специализации; на разных глубинах устанавливаются разные температурные режимы, что дает возможность расхождения по срокам нереста; увеличивается общая сложность биоты [Матвеев, Самусенок, Вокин, 2009]. В целом в глубоких озёрах выше разнообразие ресурсов, обеспечивающее дивергенцию по экологии и параметрам жизненного цикла. В частности, только в таких озёрах имеется профундальный биотоп, в котором в разных частях ареала, включая Забайкалье, происходит специализация глубоководных карликовых форм гольца [Klemetsen, 2010]. В мелких озёрах разнообразие ресурсов меньше, что затрудняет диверсификацию.

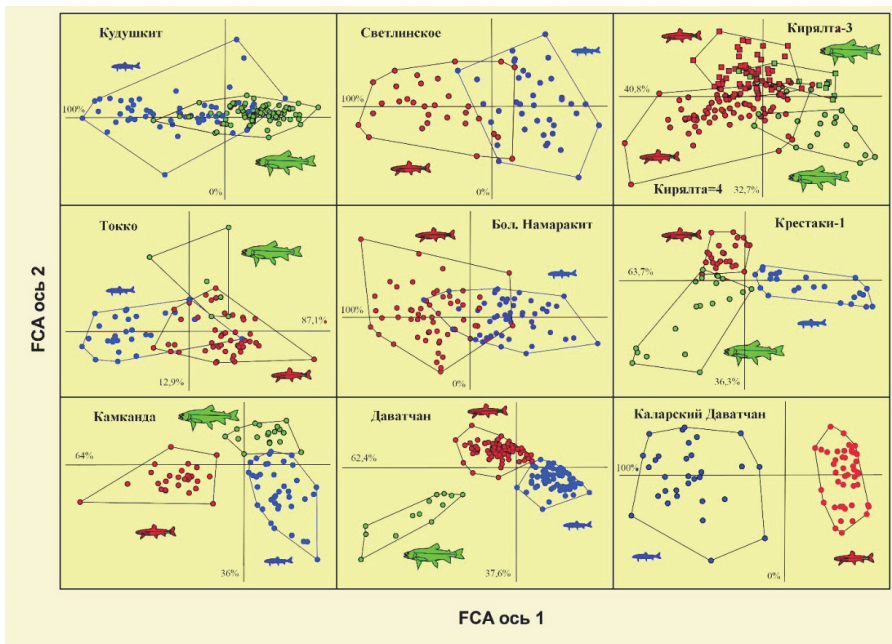


Рис. 22. Результаты факторного анализа (FCA) матриц мультилокусных генотипов (8 микросателлитных локусов) арктических гольцов из озёр Забайкалья, демонстрирующие генетические различия между симпатрическими формами. Синие фигуры – карликовая форма, красные – мелкая, зелёные – крупная. По: [Parallel evolutionary divergence ... , 2015]

Однонуклеотидные полиморфизмы геномной ДНК, экспрессия генов. В недавнем генетическом исследовании арктических гольцов атлантической и сибирской подгрупп [Parallelism in eco-morphology ... , 2020], выполненном с применением полногеномного анализа однонуклеотидных полиморфизмов геномной ДНК методом ddRAD-Seq и транскриптомного анализа, изучались генетическая изменчивость, репродуктивная изоляция, эволюционная история аллопатрических популяций и симпатрических

форм (экотипов) гольца, выяснились геномная основа параллельной эволюции сходных экотипов в разных озёрах и роль экспрессии генов в их возникновении. Атлантическая подгруппа была представлена популяциями девяти шотландских, сибирская – девяти забайкальских озёр, в четырёх и семи из которых имелись симпатрические экотипы, различающиеся по пищевой специализации – планктофаги, бентофаги, хищники.

Анализ генетической смешанности у арктических гольцов разных экотипов на основе данных об однонуклеотидных полиморфизмах в программе Admixture (рис. 23) выявил значительные различия в степени сегрегации симпатрических форм из разных озёр. В Забайкалье во всех семи рассматриваемых озёрах с симпатрическими формами эти формы генетически сегрегированы и образуют разные генетические кластеры – три в оз. Камканда и по два в остальных (в том числе в озёрах Даватчан и Токко, поскольку гольцы крупной хищной формы из этих озёр в анализ не включены). Исключение составляют крупные и мелкие хищные гольцы из оз. Каларский Даватчан, попадающие в один кластер, отличный от кластера карликовой планктоноядной формы. Также к одному кластеру относятся парapatрические карликовые формы из озёр Бол. и Мал. Леприндо. В озёрах Токко и Кудушкит имеются особи со смешанной принадлежностью к двум кластерам (предположительно гибридные), т. е. в них происходят гибридизация и обмен генами между формами. В озёрах Даватчан, Кирылта-3, Каларский Даватчан, Камканда особи со смешанным происхождением отсутствуют или единичны, что свидетельствует о репродуктивной изоляции форм. Невелика доля таких рыб и в оз. Кирылта-4. Таким образом, в оз. Даватчан и в системе озёр Кирылта выявляется более высокая степень изоляции форм, чем по микросателлитным данным (см. рис. 21, а). Из четырёх шотландских полиморфных популяций в двух формы генетически не сегрегированы и образуют единый кластер, в двух – разные; в одной из них гибридизуют, в другой – чётко репродуктивно изолированы.

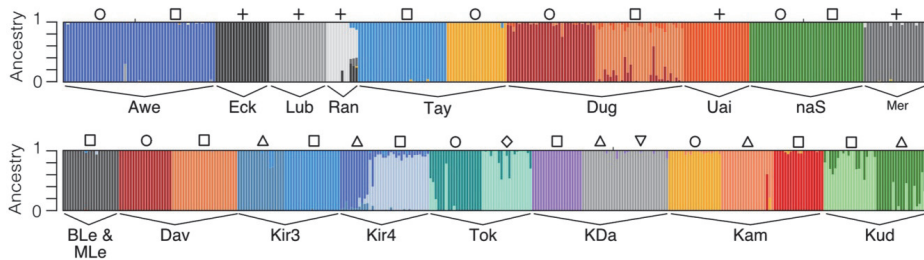


Рис. 23. Результаты анализа генетической смешанности у арктических гольцов разных экотипов из озёр Шотландии (вверху, $K = 11$) и Забайкалья (внизу, $K = 16$) в программе Admixture по данным анализа однонуклеотидных полиморфизмов. Озёра, слева направо: вверху – Лох О, Лох Эк, Лох Лубнаиг, Лох Раннох, Лох Тэй, Лох Дагхейл, Лох Уэйн, наСильга, Лох Меркленд; внизу – Бол. и Мал. Леприндо, Даватчан, Кирылта-3, Кирылта-4, Каларский Даватчан, Камканда, Кудушкит. Обозначения экотипов: кружки – бентофаги, ромбы – насекомоядные, треугольники – хищники (перевернутый – мелкие хищники из оз. Каларский Даватчан), квадраты – планктофаги, крестики – мономорфные шотландские популяции. По: [Parallelism in eco-morphology ... , 2020]

В филогенетических деревьях, построенных по данным анализа однонуклеотидных полиморфизмов (рис. 24), как и в дереве гольцов Забайкалья, основанном на микросателлитных данных (см. рис. 20), симпатрические формы из каждого озера и парапатрические из каждой озёрной системы образуют монофилетические кластеры, что соответствует сделанному ранее выводу о симпатрическом или парапатрическом происхождении форм гольцов в этих озёрах Забайкалья [Parallel evolutionary divergence ... , 2015].

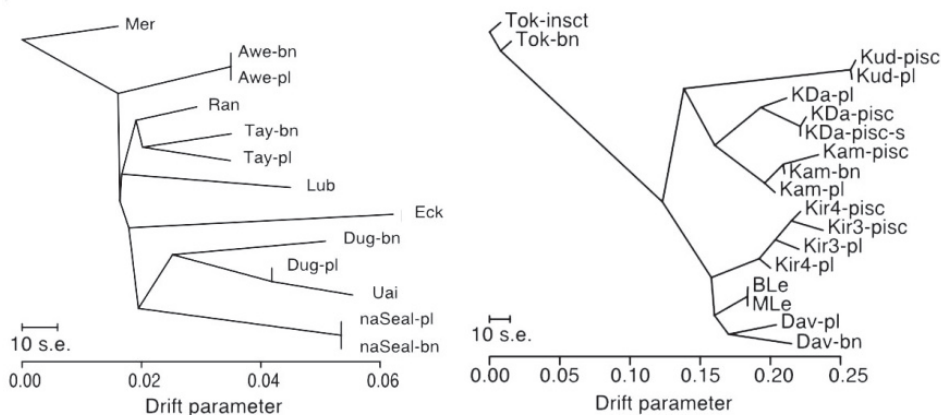


Рис. 24. Филогенетические деревья экотипов арктического гольца из озёр Шотландии (слева) и Забайкалья (справа), построенные методом наибольшего правдоподобия по данным анализа однонуклеотидных полиморфизмов. Обозначения озёр как на рис. 23. Обозначения экотипов: bn – бентофаг, pl – планктофаг, pisc – хищник. По: [Parallelism in eco-morphology ... , 2020], с изменениями

Однако по результатам коалесцентной симуляции альтернативных эволюционных сценариев в программе *fastsimcoal2* симпатрическое происхождение является наиболее вероятным механизмом происхождения лишь генетически наиболее близких пар экотипов из двух шотландских озёр. В случае остальных внутриозёрных форм, включая все забайкальские, наиболее вероятной моделью их эволюционной истории оказывается послеледниковый вторичный контакт популяций, разделившихся до последнего оледенения. С таким эволюционным сценарием трудно согласиться, учитывая, что ни анализ однонуклеотидных полиморфизмов, ни анализ микросателлитов не обнаружил большего сходства ни одной формы гольца, за исключением крупной формы из оз. Даватчан, с какими-либо аллопатрическими популяциями, чем с другими симпатрическими или парапатрическими формами из того же озера или той же озёрной системы. Таким образом, не выявляются предковые популяции, из которых могли бы происходить независимые вселения в озёра с симпатрическими или парапатрическими формами при сценарии их вторичного контакта. Хотя генетическая близость симпатрических или парапатрических форм может быть результатом не только их общего внутриозёрного происхождения, но и интрогрессивной гибридизации между ними, трудно представить, чтобы она была до-

стигнута таким путём во всех озёрах, включая те, где формы репродуктивно изолированы за счёт разных сроков нереста. Поэтому объединение всех форм гольцов в монофилетические кластеры, соответствующие разным озёрам или озёрным системам, остаётся, на наш взгляд, более весомым аргументом в пользу их происхождения в результате симпатрического или парапатрического формообразования, а не вторичных контактов.

Центральное место в исследовании А. Якобса и соавторов [Parallelism in eco-morphology ... , 2020] занимал вопрос о том, имеется ли параллелизм между морфоэкологической дивергенцией экотипов и их генетической дифференциацией, т. е. возникают ли сходные экотипы в разных озёрах на общей генетической основе. По данным геномики, такой параллелизм не был обнаружен: число общих выбросов однонуклеотидных полиморфизмов (outlier SNPs) (ненейтральных полиморфизмов) в парах экотипов бентофаг – планктофаг и хищник – планктофаг из разных популяций не отличалось от случайного (рис. 25, *а*), т. е. генетическая основа их дивергенции разная. Напротив, транскриптомный анализ выявил чёткий параллелизм на уровне экспрессии генов. Число общих дифференциально экспрессируемых генов в парах экотипов из разных популяций было значимо больше случайного (рис. 25, *б*), а результаты анализа избыточности (RDA), основанного на данных об экспрессии генов, продемонстрировали разделение экотипов в пространстве RDA1-RDA2 (рис. 25, *в*). Иными словами, возникновение экотипов определяется общими механизмами функционирования регуляторных генов.

Таким образом, за последние 25 лет в Забайкалье документировано значительно более широкое, чем считалось ранее, но мозаичное распространение арктического гольца. Выдвинута гипотеза о том, что он проник в горные верховья бассейна Лены из гигантского Лено-Вилюйского палеозера предположительно 200–130 тыс. л. н., распространился из бассейна Витима в бассейн Байкала через водораздел в районе оз. Амут, относящегося к бассейну Верх. Ангары, в ледниковые эпохи населял возникавшие на территории Байкальского горного пояса крупные ледниково-подпрудные озёра – Витимское, Чарское, Олёкминское.

В большинстве озёр обнаружены две или три симпатрические формы арктического гольца, различающиеся по размерам взрослых особей. Арктические гольцы Забайкалья отличаются высокой морфологической и генетической межпопуляционной изменчивостью, эта область является одним из основных центров разнообразия арктических гольцов на всём ареале и районом их активного формообразования. Основным направлением морфологической эволюции, лежащим в основе диверсификации забайкальских гольцов, является независимое возникновение в разных озёрах много- и длиннотычинковых форм в результате глубокой специализации отдельных группировок к планктофагии. Эта диверсификация также проявляется в различиях аллопатрических и симпатрических форм по комплексу меристических и пластических признаков, в ряде случаев достигающих большой величины.

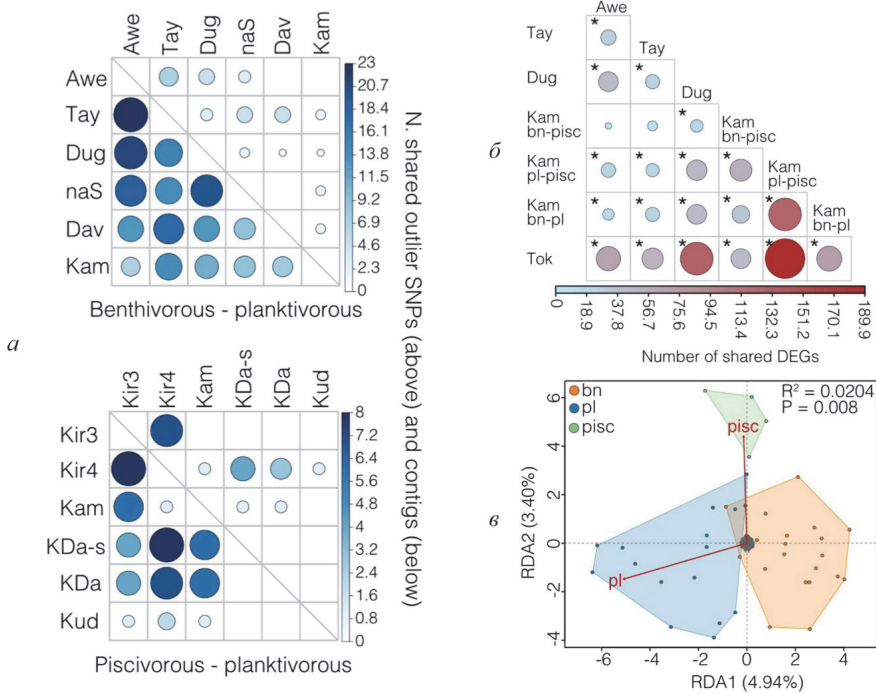


Рис. 25. *a* – Число общих выбросов ОНП (outlier SNPs) в парах экотипов бентофаг – планктофаг и хищник – планктофаг из разных популяций арктического гольца (пропорционально размеру и интенсивности цвета кружков). Значимые результаты отсутствуют; *b* – число общих дифференциально экспрессируемых генов в парах экотипов из разных популяций (пропорционально размеру и интенсивности цвета кружков). * – значимые результаты; *c* – результаты анализа избыточности (RDA) по данным об экспрессии генов, демонстрирующие разделение экотипов в пространстве RDA1-RDA2. Обозначения озёр и экотипов как на рис. 22 и 23. По: [Parallelism in eco-morphology ... , 2020], с изменениями

Все гольцы Забайкалья имеют гаплотипы контрольной области мтДНК сибирской подгруппы евроазиатской филогенетической группы и отличаются высоким их разнообразием. Данные по изменчивости мтДНК свидетельствуют об их близком родстве с арктическими гольцами сибирской подгруппы из других областей Восточной Сибири и подтверждают их северное происхождение. Анализ изменчивости микросателлитных локусов свидетельствует о генетической дифференциации симпатрических форм, степень которой в разных озёрах варьирует от умеренной до очень высокой, указывающей на их репродуктивную изоляцию. Почти во всех случаях симпатрические и парапатрические формы генетически более сходны друг с другом, чем с формами из других озёр. Анализ однонуклеотидных полиморфизмов геномной ДНК даёт аналогичные результаты, а также показывает, что сходные формы (экотипы) в разных озёрах возникают на разной геномной основе. При этом, как свидетельствует транскриптомный анализ, их параллельное возникновение в разных озёрах

происходит за счёт сходных изменений в экспрессии генов. Объединение в филогенетических деревьях изученных форм гольцов Забайкалья в кластеры, соответствующие озёрам и озёрным системам, указывает на независимое возникновение внутризёрных форм в разных озёрах на основе симпатрического или парапатрического формообразования, хотя имеются доводы и в пользу их вторичного контакта.

Работа выполнена С. С. Алексеевым в рамках раздела государственного задания ИБР РАН № 0088-2021-0019, Н. В. Гордеевой – в рамках раздела государственного задания ИОГен РАН № 0112-2019-0001.

Авторы горячо благодарят Н. В. Алексееву, С. Н. Арсентьева, С. Г. Афанасьева, В. Г. Бакастову, Б. Э. Богданова, Т. Н. Болотину, В. В. Булдыгерова, А. С. Голубцова, Д. Велигина, О. В. Вокина, А. Э. Добрынина, А. В. Исаева, А. А. Калинина, А. А. Калинин, Е. Ф. Кирика, А. Ф. Кириллова, И. Б. Книжнина, В. Н. Кондратьева, С. Е. Кропачева, А. В. Леднева, А. И. Лошакова, Г. Г. Мельникова, Д. А. Нефедьева, А. М. Новикова, А. Г. Осина, В. В., М. М. и Е. М. Пичугиных, В. К. Помазкина, В. В. Пулярова, Д. Б. Салманова, С. Д. Свиридова, Д. А. Свирского, Т. Н. Седых, Э. М. Смирину, А. А. Соколова, С. И. Таранюка, И. Г. Хорошева, А. Т. Чубинишвили, Д. В. Черкашина, Ю. И. и Ю. Ю. Черносовых, Н. П. Шапошника, Е. О. Шарагина, В. Ю. Шеленговского, Ф. Н. Шкиля, Д. В. Щепоткина, И. И. Юрьева, участвовавших в проведении работ или содействовавших их организации.

Авторы глубоко признательны своим учителям и наставникам К. А. Савваитовой, В. А. Максимова, Н. М. Пронину, П. Я. Тугариной, М. В. Мине, стоявшим у истоков исследований в Забайкалье и задавшим своими трудами и идеями направление дальнейших работ, результаты которых представлены в настоящей публикации.

Список литературы

Алексеев С. С. Возраст и рост симпатрических и аллопатрических группировок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья // Труды кафедры зоологии позвоночных. Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 2001. Т. 1. С. 66–90.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю. Новые данные о распространении и биологии гольца *Salvelinus alpinus* в Забайкалье // Первый конгресс ихтиологов России. Астрахань, сентябрь 1997 г. : тез. докл. М. : Изд-во ВНИРО, 1997. С. 33–34.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопросы ихтиол. 1998. Т. 38, № 3. С. 328–337.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Крысанов Ю. Е. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную Книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 5. С. 588–602.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 3. С. 293–311.

Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озёр водораздела рек Куанды и Чары (северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием / С. С. Алексеев, А. Н. Матвеев, М. Ю. Пичугин, В. П. Самусенок, Н. Г. Шевелева // Бюллетень МОИП. 2000. Т. 105, вып. 4. С. 22–41.

Биология рыб озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) / А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, А. Л. Юрьев, А. И. Вокин, И. В. Самусенок, С. С. Алексеев // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2020. Т. 32. С. 50–82. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.32.50>

Биота Витимского заповедника: структура биоты водных экосистем / А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, Н. А. Рожкова, Н. А. Бондаренко, Л. С. Кравцова, Н. Г. Шевелева, З. В. Слугина, А. Л. Юрьев. Новосибирск : ГЕО, 2006. 256 с.

Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) / В. П. Самусенок, С. С. Алексеев, А. Н. Матвеев, Н. В. Гордеева, А. Л. Юрьев, А. И. Вокин // Вопросы ихтиол. 2006. Т. 46, № 5. С. 616–629.

Генетическая дифференциация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья, выявленная по микросателлитным маркерам / Н. В. Гордеева, А. Г. Осиннов, С. С. Алексеев, А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, № 3. С. 293–304.

Еникеев Ф.И. Плейстоценовые оледенения Восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // Геоморфология. 2009. № 2. С. 33–49. <https://doi.org/10.15356/0435-4281-2009-2-33-49>

Еникеев Ф. И. Россыпеобразование в условиях гляциального морфогенеза Восточного Забайкалья : автореф. дис. ... д-ра геол.-минер. наук. Чита, 2011. 40 с.

Еникеев Ф.И. Палеогеография сартанского оледенения горного обрамления Муйской впадины (Северное Забайкалье) // Геосферные исследования. 2018. № 3. С. 58–70 <https://doi.org/10.17223/25421379/8/6>

Калашников Ю. Е. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск : Наука, 1978. 289 с.

Карасев Г. Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск : Наука, 1987. 295 с.

Кожов М. М. Озеро Фролиха. Иркутск : Иркут. обл. гос. изд-во, 1942. 32 с.

Кожов М.М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск : Иркут. обл. гос. изд-во, 1950. 367 с.

Лягина Т. Н. О внутривидовой изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Вопросы ихтиол. 1984. Т. 24, № 5. С. 718–732.

Маркевич Г. Н., Есин Е. В. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Симпатрическая внутриозерная диверсификация (экологические черты и эволюционные механизмы с примерами из различных групп рыб) // Вопросы ихтиологии. 2018. Т. 58, № 3. С. 292–312. <https://doi.org/10.7868/S0042875218030074>

Матвеев А. Н., Самусенок В. П., Юрьев А. Л. Ихтиофауна горных озёр северной части Байкальской рифтовой зоны и ее изменения в результате антропогенного воздействия // Экосистемы и природные ресурсы горных стран : материалы первого международного симп. «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран». Новосибирск : Наука, 2004. С. 181–188.

Матвеев А. Н., Самусенок В. П., Вокин А. И. Рыбы (Pisces) горных водоёмов бассейна Байкала и верхнего течения Лены // Биота водоёмов Байкальской рифтовой зоны / ред. А. С. Плешанов. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2009. С. 166–192.

Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Токко (Северное Забайкалье) / С. С. Алексеев, В. П. Самусенок, А. Л. Юрьев, А. Н. Матвеев, М. Ю. Пичугин, В. С. Хлыстов, Н. Б. Коростелев, Е. А. Мишарина // Вопросы ихтиол. 2021. Т. 61, № 1. С. 65–87. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010021>

Музис А.И. Среднечетвертичный озерный водоём Чарской впадины // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М. : Наука, 1968. С. 125–138.

Мухомедияров Ф. Б. К биолого-систематической характеристике даватчана // Труды Восточно-Сибирского университета. 1942. Т. 2, вып. 3. С. 119–126.

Новые данные о распространении трёх филогенетических линий арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в областях их контакта на севере Восточной Сибири / Н. В. Гордеева, С. С. Алексеев, А. Ф. Кириллов, В. И. Романов, М. Ю. Пичу-

гин // Вопросы ихтиологии. 2021. Т. 61, № 5. С. 545–552. <https://doi.org/10.31857/S0042875221050076>

Обнаружение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) и пестроногого подкаменщика *Cottus cf. poecilopus* (Cottidae) в бассейне Верхней Ангары на водоразделе с системой Лены: новые данные о путях вселения представителей ленской ихтиофауны в бассейн Байкала / С. С. Алексеев, В. П. Самусенок, А. Н. Матвеев, Р. С. Андреев, И. В. Самусенок, А. И. Вокин, А. Л. Юрьев // Вопросы ихтиологии. 2021. Т. 61, № 3, С. 314–325. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030036>

Осинов А. Г. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42, № 2. С. 149–160.

Осинов А. Г., Павлов С. Д., Максимов В. А. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация популяций арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) на ареале от Балтики до Таймыра // Генетика. 1996. Т. 32, № 4. С. 547–559.

Павлов Д. А., Пичугин М. Ю., Савваитова К. А. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30, № 6. С. 941–956.

Павлов Д. А., Пичугин М. Ю., Савваитова К. А. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33, № 6. С. 753–762.

Первые находки пестроногого подкаменщика *Cottus cf. poecilopus* Heckel, 1837 в бассейне Байкала / Р. С. Андреев, А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, А. Л. Юрьев, А. И. Вокин, И. В. Самусенок, С. С. Алексеев // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2020. Т. 31. С. 30–51. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.31.30>

Плейстоценовые ледниково-подпрудные озера впадин северного Забайкалья и последствия их катастрофического спуска / М. Margold, J. D. Jansen, А. Л. Гуринов, А. Т. Codilean, F. Preusser // Пути эволюционной географии : матер. всерос. науч. конф. М. : Ин-т географии РАН, 2016. С. 500–503.

Пронин Н. М. Паразиты рыб водоёмов Чарской котловины (Забайкальский север) // Вопросы географии и биологии (учен. зап. кафедр естеств.-геогр. ф-та). Чита : Читин. гос. пед. ин-т, 1966. С. 120–159.

Пронин Н. М. О биологии даватчана и восточно-сибирского сига Куандо-Чарского водораздела // Ученые записки Иркутского педагогического института. Серия биологическая. 1967. Вып. 24, ч. 1. С. 59–68.

Пронин Н. М. Рыбы Верхнечарской котловины (Забайкальский север) // Труды Бурятского института естественных наук БФ СО АН СССР. 1977. Т. 15. С. 110–140.

Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье / С. С. Алексеев, В. В. Буддыгер, М. Ю. Пичугин, В. П. Самусенок // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39, № 1. С. 48–56.

Распространение, состав и родственные отношения филогенетических групп арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmoniformes, Salmonidae) в европейской части России и Сибири по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК / Н. В. Гордеева, С. С. Алексеев, А. Ф. Кириллов, А. И. Вокин, И. В. Самусенок // Вопросы ихтиол. 2018. Т. 58, № 6. С. 659–669. <http://doi.org/10.1134/S0042875218050107>

Редкозубов И. Ю., Мовчан В. А. К изучению даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) оз. Фролиха // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 2. С. 330–332.

Репродуктивные стратегии и происхождение парапатрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) / С. С. Алексеев, М. Ю. Пичугин, Н. В. Гордеева, В. П. Самусенок, А. Л. Юрьев, В. С. Хлыстов, А. Н. Матвеев // Вопросы ихтиологии. 2019. Т. 59, № 4. С. 430–447. <http://doi.org/10.1134/S0042875219040015>

Романов В. И. Сравнительная характеристика симпатрических гольцов рода *Salvelinus* Хантайского озера // Морфология, структура популяций и проблемы рацио-

нального использования лососевидных рыб : тез. докл. коорд. совещ. по лососевид. рыбам. Л. : Наука, 1983. С. 175–176.

Рыбы озера Байкал и его бассейна / Н. М. Пронин, А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, А. И. Вокин, А. Л. Юрьев, А. И. Бобков, А. В. Соколов, Н. Ф. Дзюменко, Л. Ф. Калягин, В. П. Горлачев, С. В. Пронина, Ж. Н. Дугаров. Улан-Удэ : Изд-во БурятНЦ СО РАН, 2007. 284 с.

Савваитова К. А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М. : Агропромиздат. 1989. 223 с.

Савваитова К. А., Максимов В. А., Медведева Е. Д., Даватчан *Salvelinus alpinus erytrinus* (Georgi) // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 2. С. 203–219.

Савваитова К. А., Волобуев В. В. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus complex* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоологический журнал. 1978. Т. 57. № 10. С. 1534–1543.

Савваитова К. А., Максимов В. А., Кобылянский С. Г. Ихтиофауна озёр Куандо-Чарского водораздела (Северное Забайкалье) // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М. : Изд-во МГУ, 1981. С. 103–118.

Савваитова К. А., Максимов В. А., Мережин В. К. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озёр Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М. : Изд-во МГУ, 1981. С. 119–166.

Соллертинский Е. С. Перспективы развития рыбного хозяйства в Бурят-Монгольской АССР на второстепенных водоёмах // Проблемы Бурят-Монгольской АССР. М. ; Л., 1936. Т. 2. С. 237–252.

Томилов А. А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озёр Олекмо-Витимской горной страны // Труды Иркутского государственного университета им. А. А. Жданова. Серия биологическая. 1954. Т. 11. С. 3–83.

Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, Северное Забайкалье / С. С. Алексеев, Н. В. Гордеева, А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, А. И. Вокин, А. Л. Юрьев // Вопросы ихтиологии. 2014. Т. 54, № 4. С. 387–412.

Allometric trajectories of body and head morphology in three sympatric Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) morphs / M. K. Simonsen, A. Siwertsson, C. E. Adams, P.-A. Amundsen, K. Praebel, R. Knudsen // Ecol. Evol. 2017. Vol. 7, N 18. P. 7277–7289. <https://doi.org/10.1002/ece3.3224>

“And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee”: four morphs of Arctic charr adapting to a depth gradient in Lake Tinnsjøen / K. Østbye, M. H. Hassve, A.-M. Peris Tamayo, M. Hagenlund, T. Vogler, K. Praebel // Evol. Appl. 2020. Vol. 13, N 6. P. 1240–1261. <https://doi.org/10.1111/eva.12983>

Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories / A. Klemetsen, P.-A. Amundsen, J. B. Dempson, B. Jonsson, N. Jonsson, M. F. O’Connell, E. Mortensen // Ecol. Freshw. Fish. 2003. Vol. 12, N 1 P. 1–59. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>

Behnke R. J. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board Can. 1972. Vol. 29, N. 6. P. 639–671.

Behnke R. J. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr. W. Junk Publishers. 1980. P. 441–480.

Behnke R. J. Organizing the diversity of Arctic charr complex // Biology of the Arctic charr / eds. L. Johnson, B. L. Burns. Winnipeg : Univ. Manitoba Press, 1984. P. 3–21.

Behnke R. J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. 1989. Vol. 1. P. 35–48.

Contrasting patterns in trophic niche evolution of polymorphic Arctic charr populations in two subarctic Norwegian lakes / P. Moccetti, A. Siwertsson, R. Kjaer, P.-A. Amundsen,

K. Praebel, A.-M. Peris Tamayo, M. Power, R. Knudsen // *Hydrobiologia*. 2019. Vol. 840, N 1. P. 281–299. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3969-9>

Differentiation of Sympatric Arctic Charr Morphotypes Using Major Histocompatibility Class II Genes / P. Conejeros, A. Phan, M. Power, M. O'Connell, S. Alekseyev, I. Salinas, B. Dixon // *Trans. Am. Fish. Soc.* 2014. Vol. 143, Is. 3. P. 586–594. <http://doi.org/10.1080/00028487.2014.880734>

Diversification, sympatric speciation and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia / S. S. Alekseyev, V. P. Samusenok, A. L. Yur'ev, A. N. Matveev, M. Yu. Pichugin // *Environ. Biol. Fishes*. 2002. Vol. 64, N 1. P. 97–114. <https://doi.org/10.1023/A:1016050018875>

Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation / C. J. Doenz, A. K. Krähenbühl, J. Walker, O. Seehausen, J. Brodersen // *Proc. Royal Soc. B Biol. Sci.* 2019. Vol. 286, N 1913, 20191992. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1992>

Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics / S. S. Alekseyev, N. V. Gordeeva, V. P. Samusenok, A. N. Matveev, R. S. Andreev, A. L. Yurev, E. M. Smirina // *J. Ichthyol.* 2013. Vol. 53, N 10. P. 792–803. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100020>

Ferguson A. Systematics of Irish charrs as indicated by electrophoretic analysis of tissue proteins // *Biochem. Syst. Ecol.* 1981. Vol. 9. P. 225–232. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(81\)90047-8](https://doi.org/10.1016/0305-1978(81)90047-8)

Georgi J. G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. Bd I. St. Petersb. : Gedruckt bei der Keiserl. Academie der Wissenschaften, 1775. 506 p.

Global major histocompatibility Class II β (mh-II β)-polymorphism in Arctic charr *Salvelinus alpinus* / P. Conejeros, M. Power, S. Alekseyev, B. Dixon // *J. Fish Biol.* 2012. Vol. 81, Is. 3. P. 1158–1174. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.02611.x>

Glacial Lake Vitim, a 3000-km³ outburst flood from Siberia to the Arctic Ocean / M. Margold, K. N. Jansson, A. P. Stroeven, J. D. Jansen // *Quat. Res.* 2011. Vol. 76, N 3. P. 393–396. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2011.06.009>

Hindar K., Ryman N., Ståhl G. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* 1986. Vol. 27. P. 269–285. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01737.x>

Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences / P. C. Brunner, M. R. Douglas, A. Osinov, C. C. Wilson, L. Bernatchez // *Evolution*. 2001. Vol. 55. P. 573–586. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0573:hpoacs\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0573:hpoacs]2.0.co;2)

Intraspecific diversity in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Iceland. I. Detection using mixture models / P. J. Woods, S. Skúlason, S. S. Snorrason, B. K. Kristjánsson, H. J. Malmquist, T. P. Quinn // *Evol. Ecol. Res.* 2012. Vol. 14, N 8. P. 973–992.

Introduction of *Mysis relicta* (Mysida) reduces niche segregation between deep-water Arctic charr morphs / R. Knudsen, A. P. Eloranta, A. Siwertsson, R. A. Paterson. *Hydrobiologia*. 2019. Vol. 840, N 1. P. 245–260. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3953-4>

James F. C., McCulloch C. E. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1990. Vol. 21. P. 129–166. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.001021>

Johnson L. Arctic charr // *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus. Perspectives in vertebrate science 1* / E. K. Balon (ed). Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 1980. P. 15–98.

Jonsson B., Jonsson N. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* 2001. V. 58. P. 605–638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x>

Klemetsen A. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshw. Rev.* 2010. Vol. 3. P. 49–74. <https://doi.org/10.1608/FRJ-3.1.3>

Klemetsen A. The Most Variable Vertebrate on Earth // *J. Ichthyol.* 2013. Vol. 53, N. 10. P. 781–791. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100044>

Krivonogov S. K., Takahara H. Late Pleistocene and Holocene environmental changes recorded in the terrestrial sediments and landforms of Eastern Siberia and Northern Mongolia // Proc. Int. Symp. 21st Century COE Program: Kanazava, Japan. Kanazava Univ. Publ., 2003. P. 30–36.

Martin N. V., Sandercock F. K. Pyloric caeca and gill raker development in lake trout, *Salvelinus namaycush*, in Algonquin Park, Ontario // J. Fish. Res. Board Can. 1967. Vol. 24. P. 965–974. <https://doi.org/10.1139/f67-086>

Margold M., Jansson K. Glacial geomorphology and glacial lakes of central Transbaikalia, Siberia, Russia // J. Maps. 2011. Vol. 7, N 1. P. 18–30. <https://doi.org/10.4113/jom.2011.1132>

McPhail J. D. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // J. Fish. Res. Board Can. 1961. Vol. 18. P. 793–816. <https://doi.org/10.1139/f61-053>

Mina M. V., Mironovsky A. N., Dgebuadze Yu. Yu. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. 1996. Vol. 45 (suppl. 1). P. 109–116.

MH class IIa polymorphism in local and global adaptation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) / P. Conejeros, A. Phan, M. Power, S. Alekseyev, M. O’Connell, B. Dempson, B. Dixon // Immunogenetics. 2008. Vol. 60, N 6. P. 325–337. <http://doi.org/10.1007/s00251-008-0290-6>

Morphological and ecological differentiation of sympatric forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in Lake Tokko (Northern Transbaikalia) / S. S. Alekseyev, V. P. Samusenok, A. N. Matveev, M. Yu. Pichugin, V. S. Khlystov, N. B. Korostelev, E. A. Misharina // J. Ichthyol. 2021. Vol. 61, N 1. P. 109–129. <https://doi.org/10.1134/S0032945221010021>

Morphological divergence between three Arctic charr morphs – the significance of the deep-water environment / S. Skoglund, A. Siwertsson, P.-A. Amundsen, R. Knudsen // Ecol. Evol. 2015. Vol. 5, N 15. P. 3114–3129. <https://doi.org/10.1002/ece3.1573>

Morphological, ecological and behavioural differentiation of sympatric profundal and pelagic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Loch Dughail Scotland / O. E. Hooker, J. Barry, T. E. Van Leeuwen, A. Lyle, J. Newton, P. Cunningham, C. E. Adams // Hydrobiologia. 2016. Vol. 783. P. 209–221. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2599-0>

Nordeng H. Solution of the “char problem” based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. Vol. 40, N 9. P. 1372–1387.

On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen’ (middle Kolyma River basin): controversial genetic data / A. G. Osinov, A. A. Volkov, S. S. Alekseyev, A. A. Sergeev, M. V. Oficerov, A. F. Kirillov // Polar Biology. 2017. Vol. 40, N 4. P. 777–786. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2000-4>

Parallel evolution of profundal Arctic charr morphs in two contrasting fish communities / R. Knudsen, P.-A. Amundsen, A. Eloranta, A. Klemetsen // Hydrobiologia. 2016. Vol. 783, N 1. P. 239–248. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2647-4>

Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms / N. V. Gordeeva, S. S. Alekseyev, A. N. Matveev, V. P. Samusenok // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2015. Vol. 72, N 1. P. 96–115. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014>

Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish / A. Jacobs, M. Carruthers, A. Yurchenko, N. V. Gordeeva, S. S. Alekseyev, O. Hooker, J. S. Leong, D. R. Minkley, E. B. Rondeau, B. F. Koop, C. E. Adams, K. R. Elmer // PLoS Genetics. 2020. Vol. 16, N 4: e1008658. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008658>

Partington J. D., Mills C. A. An electrophoretic and biometric study of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) from ten British lakes // J. Fish Biol. 1988. Vol. 33. N. 5. P. 791–817. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05524.x>

Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis / S. S. Alekseyev, R. Bajno,

N. V. Gordeeva, J. D. Reist, M. Power, A. F. Kirillov, V. P. Samusenok, A. N. Matveev // J. Fish Biol. 2009. Vol. 75, N 2. P. 368–392. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>

Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales / A. J. Wilson, D. Gislason, S. Skúlason, S. S. Snorrason, C. E. Adams, G. Alexander, R. G. Danzman, M. M. Ferguson // Mol. Ecol. 2004. Vol. 13, N 5. P. 1129–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02149.x>

Repeated megafloods from glacial Lake Vitim, Siberia, to the Arctic Ocean over the past 60,000 years / M. Margold, J. D. Jansen, A. T. Codilean, F. Preusser, A. L. Gurinov, F. Toshiyuki, D. Fink // Quat. Sci. Rev. 2018. Vol. 187. P. 41–46. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.03.005>

Reproductive strategies of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) forms in Kiryalta lakes, Transbaikalia, Russia / S. S. Alekseyev, M. Yu. Pichugin, V. P. Samusenok, N. V. Gordeeva, A. L. Yur'ev, V. S. Khlystov, A. N. Matveev // Hydrobiologia. 2019. Vol. 840, N 5. P. 113–136. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3894-y>

Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes / P. J. Woods, D. Young, S. Skúlason, S. S. Snorrason, T. P. Quinn // J. Fish Biol. 2013. Vol. 82, N 2. P. 569–587. <https://doi.org/10.1111/jfb.12011>

Tissot B. N. Multivariate analysis // Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach / M. L. McKinney (ed.). New York-London : Plenum Press, 1988. P. 35–51.

Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation / M. J. Steinbauer, R. Field, J.-A. Grytnes, P. Trigas, C. Ah-Peng, F. Attorre, H. J. B. Birks, P. A. V. Borges, P. Cardoso, C.-H. Chou, M. De Sanctis, M. M. de Sequeira, M. C. Duarte, R. B. Elias, J. M. Fernández-Palacios, R. Gabriel, R. E. Gereau, R. G. Gillespie, J. Greimler, D. E. V. Harter, T.-J. Huang, S. D. H. Irl, D. Jeanmonod, A. Jentsch, A. S. Jump, C. Kueffer, S. Nogué, R. Otto, J. Price, M. M. Romeiras, D. Strasberg, T. Stuessy, J.-Ch. Svenning, O. R. Vetaas, C. Beierkuhnlein // Glob. Ecol. Biogeogr. 2016. Vol. 25, Is. 9. P. 1097–1107. <https://doi.org/10.1111/geb.12469>

Studies of Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) in Transbaikalia: A Review of 25 Years of Research. Part 1. Distribution, Sympatric Forms, Morphology, Genetics

S. S. Alekseev^{1,2}, R. S. Andreev³, A. I. Vokin³, N. V. Gordeeva⁴
N. B. Korostelev², A. N. Matveev³, M. Yu. Pichugin⁵, V. P. Samusenok³
I. V. Samusenok³, V. S. Khlystov³, A. L. Yuriev³

¹Koltzov Institute of Developmental Biology RAS, Moscow, Russian Federation

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russian Federation

³Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

⁴Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russian Federation

⁵Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

Abstract. In Transbaikalia, a much wider than previously believed, though mosaic distribution of Arctic charr has been documented over the last 25 years. We hypothesize that this species migrated to highland headwaters of the Lena drainage from the giant Lena-Vilui paleolake about 200–130 thousand years ago. After that it penetrated from the Lena (Vitim) basin to Lake Baikal basin across the Lena-Baikal watershed in the region of Lake Amut belonging to the Verkhnyaya Angara system. In the glacial epochs Arctic charr dwelled in large valley ice-dammed Vitim, Chara and Olekma lakes, which repeatedly emerged at the territory of Baikal mountain area and during interglacials moved to smaller cold-water high mountain lakes. Transbaikalia is one of the main centers of Arctic charr diversity and intensive speciation. The majority of present-day Transbaikalian populations are polymorphic

being represented by two or three sympatric forms differing in adult size. Transbaikalian Arctic charr manifest high morphological interpopulational variability; the main direction of their morphological evolution underpinning their diversification is independent emergence of densely- and long-rakered forms in different lakes as the result of profound specialization to planktophagy. This diversification is also manifested in high-level differences of allopatric and sympatric forms in a number of meristic and morphometric characters. Transbaikalian charr have highly diverse mtDNA control region haplotypes of the Siberian subgroup of the Eurasian phylogenetic group. The data on mtDNA sequence variation evidence close relationship of Transbaikalian charr with Arctic charr of the Siberian subgroup from other parts of East Siberia and confirm their northern origin. The analysis of microsatellite variation shows genetic differentiation of sympatric forms; the level of this differentiation varies among form pairs from different lakes from medium to very high evidencing their reproductive isolation in some of the lakes. In nearly all cases sympatric and parapatric forms are genetically more similar with each other than with the forms from other lakes. The analysis of single nucleotide polymorphisms demonstrates similar results and also shows that parallel emergence of analogous charr forms (ecotypes) in different lakes has different genomic background. Still, as evidenced by transcriptome analysis, it proceeds due to similar changes in gene expression. Monophyletic clustering of Transbaikalian Arctic charr forms in phylogenetic trees according to the lakes and lake systems indicates independent origin of intralacustrine forms in different lakes by sympatric or parapatric speciation, although there are also arguments in favour of their secondary contacts.

Keywords: Transbaikalia, Arctic char, mountain lakes, Pleistocene glaciations, morphology, genetics, sympatric. speciation.

For citation: Alekseev S.S., Andreev R.S., Vokin A.I., Gordeeva N.V., Korostelev N.B., Matveev A.N., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P., Samusenok I.V., Khlystov V.S., Yuriev A.L. Studies of Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) in Transbaikalia: a Review of 25 Years of Research. Part 1. Distribution, Sympatric Forms, Morphology, Genetics. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2021, vol. 38, pp. 3-56. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.3> (in Russian)

References

Alekseyev S.S. Vozrast i rost simpatricheskikh i allopatricheskikh gruppirovok arkticheskogo goltsa *Salvelinus alpinus* complex Zabaikaliya [Age and growth of sympatric and allopatric groupings of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex in Transbaikalia]. *Tr. kafedry zoologii pozvonochnykh* [Proc. Chair Zool. Vert.]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 2001, vol. 1, pp. 66-90. (in Russian)

Alekseev S.S., Pichugin M.Yu. Novye dannye o rasprostraneni i biologii goltsa *Salvelinus alpinus* v Zabaikalie [New data on distribution and biology of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Transbaikalia]. *Pervyi kongress ikhtiologov Rossii: tez. dokl.* [Abstr 1st Congr. Rus. Ichthyologists, Astrakhan, Russia]. Moscow, VNIRO Publ., 1997, pp. 33-34. (in Russian)

Alekseev S.S., Pichugin M.Yu. A new form of charr, *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) from Lake Davatchan and its morphological differences from sympatric forms. *J. Ichthyol.*, 1998, vol. 38, no. 4, pp. 292-302.

Alekseev S.S., Pichugin M.Yu., Krysanov Yu.E. Studies of the Transbaikalian charrs *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) listed in the Red Data Book of the Russian Federation: sympatric forms from Lake Bol'shoy Namarakit (morphology, ecology, karyology). *J. Ichthyol.*, 1997, vol. 37, no. 8, pp. 554-568.

Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. Diversity of Charrs from Transbaikalia in Meristic Characters, Their Position in the Complex of *Salvelinus alpinus*, and the Origin of Sympatric Forms. *J. Ichthyol.*, 2000, vol. 40, no. 4, pp. 279-297.

Alekseyev S.S., Matveev A.N., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P., Sheveleva N.G. Biology of charr *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) from lakes at the watershed of rivers Kuanda and Chara (Northern Transbaikalia) and changes in the structure of its populations in

connection with anthropogenic impact. *Bull. Moscow Soc. Nat. Biol. Ser.*, 2000, vol. 105, no. 4, pp. 22-41. (in Russian)

Matveev A.N., Samusenok V.P., Yuriev A.L., Vokin A.I., Samusenok I.V., Alekseyev S.S. Biologiya ryb ozera Frolikha (Severnyi Baikal, Vostochnaya Sibir') [Biology of Fishes of Lake Frolikha (Northern Baikal Region, East Siberia)]. *Bul. Irkutsk St. Univ. Ser. Biol. Ecol.*, 2020, vol. 32, pp. 50-82. (in Russian). <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.32.50>

Matveev A.N., Samusenok V.P., Rozhkova N.A., Bondarenko N.A., Kravtsova L.S., Sheveleva N.G., Slugina Z.V., Yuriev A.L. *Biota Vitimskogo zapovednika: struktura bioty vodnykh ekosistem* [Biota of Vitim Reserve: biotic structure of water ecosystems]. Novosibirsk, GEO Publ., 2006, 256 p. (in Russian)

Samusenok V.P., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Gordeeva N.V., Yur'ev A.L., Vokin A.I. The second population of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) in the Lake Baikal Basin, the highest mountain charr population in Russia. *J. Ichthyol.*, 2006, vol. 46, no. 9, pp. 587-599. <https://doi.org/10.1134/S0032945206080066>

Gordeeva N.V., Osinov A.G., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. Genetic differentiation of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia revealed by microsatellite markers. *J. Ichthyol.*, 2010, vol. 50, no. 5, pp. 351-361. <https://doi.org/10.1134/S0032945210050012>

Enikeev F.I. Pleistotsenovye oledeneniya Vostochnogo Zabaikal'ya i yugo-vostoka Srednei Sibiri [Pleistocene glaciations of eastern Transbaikalia and south-east of middle Siberia]. *Geomorfologiya*, 2009, no. 2, pp. 33-49. (in Russian). <https://doi.org/10.15356/0435-4281-2009-2-33-49>

Enikeev F.I. Rossypeobrazovanie v usloviyakh glyatsial'nogo morfogeneza Vostochnogo Zabaikal'ya [Placer Formation in the Conditions of Glacial Morphogenesis of Eastern Transbaikalia: Doctor in Geology dissertation abstract]. Chita. Transbaikalian St. Univ. Publ., 2011. 40 p. (in Russian).

Enikeev F.I. Paleogeografiya sartanskogo oledeneniya gornogo obramleniya Muiskoi vpadiny (severnoe Zabaikal'e) [Paleogeography of the last glaciation of the mountain frame of the Mui depression (Northern Transbaikalia)]. *Geosphere Res.*, 2018, no. 3, pp. 58-70. <https://doi.org/10.17223/25421379/8/6> (in Russian)

Kalashnikov Yu.E. *Ryby basseina reki Vitim* [Fishes of Vitim River basin]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1978, 289 p. (in Russian)

Karasev G.L. *Ryby Zabaikal'ya* [Fishes of Transbaikalia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1987, 295 p. (in Russian)

Kozhov M.M. *Ozero Frolikha* [Lake Frolikha]. Irkutsk, Irkutsk St. Publ., 1942, 32 p. (in Russian)

Kozhov M.M. *Presnye vody Vostochnoi Sibiri* [Fresh waters of East Siberia]. Irkutsk, Irkutsk St. Publ., 1950. 367 p. (in Russian)

Lyagina T.N. O vnutrividovoi izmenchivosti plotvy *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) [To intraspecific variability of roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae)]. *J. Ichthyol.*, 1984, vol. 24, no. 5, pp. 718-732. (in Russian)

Markevich G.N., Esin E.V. Evolution of the Charrs, Genus *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Sympatric Inner-lake Diversification (Ecological Peculiarities and Evolutionary Mechanisms Illustrated by Different Groups of Fish). *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 3, pp. 333-352. (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0032945218030074>

Matveev A. N., Samusenok V. P., Yur'ev A. L. Ikhtiofauna gornyykh ozer severnoi chasti Baikalskoi riftovoi zony i ee izmeneniya v rezul'tate antropogenogo vozdeistviya [Ichthyofauna of mountain lakes in the northern part of the Baikal Rift Zone and its changes as a result of anthropogenic impact]. *Ekosistemy i prirodnye resursy gornyykh stran. Baikal. Sovremennoe sostoyanie poverkhnostnoi i podzemnoi gidrosfery gornyykh stran* [Ecosystems and natural resources of mountain countries. Baikal. Modern state of surface and underground hydrosphere of mountain countries : Proc. 1st Int. Symp., Irkutsk, Russia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2004, pp. 181-188.

Matveev A.N., Samusenok V.P., Vokin A.I. Ryby (Pisces) gornyykh vodoemov basseina Baikala i verkhnego techeniya Leny [Fishes (Pisces) of mountain waterbodies in basins of

Baikal Lake and upper reaches of Lena River]. *Biota vodoemov Baikalskoi riftovoi zony* [Biota of waterbodies in Baikal rift zone]. A. S. Pleshanov (ed.). Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 2009, pp. 166-192.

Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu., Khlystov V.S., Korostelev N.B., Misharina E.A. Morphological and ecological differentiation of sympatric forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in Lake Tokko (Northern Transbaikalia). *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 1, pp. 109-129. <https://doi.org/10.1134/S0032945221010021>

Muzis A. I. Srednechetvertichnyi ozernyi vodoem Charskoi vpadiny [Middle Quaternary lacustrine water body in Chara Hollow]. *Mezozoiskie i kainozoiskie ozera Sibiri* [Mesozoic and cenozoic lakes in Siberia]. Moscow, Nauka Publ., 1968, pp. 125-138. (in Russian)

Mukhomed'yarov F.B. K biologo-sistematicheskoi kharakteristike davatchana [On biological characteristic and systematics of davatchan]. *Proc. East-Siberian St. Univ.*, 1942, vol. 2, is. 3, pp. 119-126. (in Russian)

Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Kirillov A.F., Romanov V.I., Pichugin M.Yu. New Data about the Distribution of Three Phylogenetic Lineages of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in their Contact Zones in the North of East Siberia. *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 5, pp. 701-708. <https://doi.org/10.1134/S0032945221050064>

Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Samusenok I.V., Vokin A.I., Yur'ev A.L. Finding of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) and sculpin *Cottus cf. poecilopus* (Cottidae) in the Verkhnyaya Angara basin near the divide with the Lena River system: new data about the invasion routes of the representatives of Lena ichthyofauna into Baikal basin. *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 3, pp. 396-406. <https://doi.org/10.1134/S0032945221030024>

Osinov A. G. Arkticheskii golets *Salvelinus alpinus* Zabaikal'ya i Taimyra: geneticheskaya differentsiatsiya i proiskhozhdenie [Arctic char *Salvelinus alpinus* from the Transbaikalia and Taimyr: genetic differentiation and origin]. *J. Ichthyol.*, 2002, vol. 42, no. 2, pp. 149-160.

Osinov A.G., Pavlov S.D., Maksimov V.A. Allozyme variation and genetic differentiation in populations of Arctic char *Salvelinus alpinus* from the Baltic sea-Taimyr part of the range. *Rus. J. Gen.*, 1996, vol. 32, no. 4, pp. 474-485. (in Russian)

Pavlov D.A., Pichugin M.Yu., Savvaitova K.A. Razmnozhenie i razvitie davatchana *Salvelinus alpinus erythrinus* i problema raznoobraziya osobennosti vosproizvodstva u arkticheskikh gol'tsov [Reproduction and development of davatchan *Salvelinus alpinus erythrinus* and the problem of diversity of reproduction peculiarities in Arctic char]. *J. Ichthyol.*, 1990, vol. 30, no. 6, pp. 941-956. (in Russian)

Pavlov D.A., Pichugin M.Yu., Savvaitova K.A. K probleme formirovaniya zhiznennoi strategii u arkticheskikh gol'tsov roda *Salvelinus* [To the problem of formation of life strategy of Arctic char]. *J. Ichthyol.*, 1993, vol.33, no. 6, pp. 753-762. (in Russian)

Andreev R.S., Matveev A.N., Samusenok V.P., Yuriev A.L., Vokin A.I., Samusenok I.V., Alekseyev S.S. Sculpin *Cottus cf. poecilopus* Heckel, 1837 in Baikal Lake Basin: First Findings. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2020, vol. 31, pp. 30-51. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.31.30> (in Russian)

Margold M., Jansen J.D., Gurinov A.L., Codilean A.T., Preusser F. Pleistotsenovye lednikovo-podprudnye ozera vpadin severnogo Zabaikal'ya i posledstviya ikh katastroficheskogo spuska [Glacial-dammed lakes in the intermountain depressions of northern Transbaikalia and geomorphic effects of their catastrophic drainage in the Pleistocene]. *Materialy Vseros. nauch. konf. "Puti evolyutsionnoi geografii* [Routes of Evolutionary Geography: Proc. Sci. Conf., Moscow, Russia]. Moscow, Inst. Geogr. RAS Publ., 2016, pp. 500-503. (in Russian).

Pronin N.M. Parazity ryb vodoemov Charskoi kotloviny (Zabaikal'skii sever) [Parasites of fishes in waterbodies of Chara Hollow]. *Voprosy geografii i biologii* [Questions in geography and biology]. Chita, Chita St. Pedag. Inst. Publ., 1966, pp. 120-159. (in Russian)

Pronin N.M. O biologii davatchana i vostochno-sibirskogo siga Kuando-Charskogo vodorazdela [On biology of davatchan and east-siberian whitefish from Kuanda-Chara Divide].

Uchenye zapiski Irkutskogo ped. in-ta, ser. biol [St. Pap. Irkutsk St. Pedag. Inst. Ser. Biol], 1967, vol. 24, part 1, pp. 59-68. (in Russian)

Pronin N.M. Ryby Verkhnecharskoi kotloviny (Zabaikal'skii sever) [Fishes of Chara Hollow (Northern Transbaikalia)]. *Trudy Buryatskogo in-ta estestv. nauk BF SO AN SSSR* [Proc. Buryat Int. Natur. Sci. BF SB AS USSR], 1977, vol. 15, pp. 110-140. (in Russian)

S. S. Alekseev, V. V. Buldygerov, M. Yu. Pichugin, V. P. Samusenok Rasprostranenie arkticheskogo gol'tsa *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) v Zabaikal'e [Distribution of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in Transbaikalia]. *J. Ichthyol.*, 1999, vol. 39, no. 1, pp. 48-56.

Gordeeva N.V., Alekseev S.S., Kirillov A.F., Vokin A.I., Samusenok I.V. Rasprostranenie, sostav i rodstvennye otnosheniya filogeneticheskikh grupp arkticheskogo gol'tsa *Salvelinus alpinus* (Salmoniformes, Salmonidae) v evropeiskoi chasti Rossii i Sibiri po dannym analiza nukleotidnykh posledovatel'nostei mitokhondrial'noi DNK [Distribution, composition and relationships of phylogenetic groups of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) (Salmoniformes, Salmonidae) in the european part of Russia and in Siberia as revealed by the analysis of nucleotide sequences of mitochondrial DNA]. *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 808-818. <http://doi.org/10.1134/S0032945218050089>

Redkozubov I.Yu., Movchan V.A. K izucheniyu davatchana *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) oz. Frolikha [To study of davatchan *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) from Frolikha Lake]. *J. Ichthyol.*, 1974, vol. 14, no. 2, pp. 330-332. (in Russian)

Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Yur'ev A.L., Khlystov V.S., Matveev A.N. Reproductive Strategies and the Origin of Parapatric and Sympatric Forms of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in the System of Lakes Bol'shoe Leprindo and Maloe Leprindo (Northern Transbaikalia). *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 4, pp. 527-544 <http://doi.org/10.1134/S0032945219040015>

Romanov V.I. Sravnitel'naya kharakteristika simpatricheskikh gol'tsov roda *Salvelinus* Khantaiskogo ozera [Comparative characterization of sympatric charrs of the genus *Salvelinus* of Lake Khantaiskoe]. *Morfologiya, struktura populyatsii i problem ratsional'nogo ispol'zovaniya lososevidnykh ryb* [Morphology, population structure and problems of rational use of salmonid fish: Abstr. Meet. on Salmonids, St.-Petersburg, Russia]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1983, pp. 175-176. (in Russian)

Pronin N.M., Matveev A.N., Samusenok V.P., Bobkov A.I., Sokolov A.V., Dzyumenko N.F., Kalyagin L.F., Gorlachev V.P., Pronina S.V., Dugarov Zh.N., Vokin A.I., Yur'ev A.L. *Ryby ozera Baikal i ego basseina* [Fish of lake Baikal and its basin]. Ulan-Ude, Buryat SC RAS Publ., 2007, 284 p. (in Russian)

Savvaitova K.A. *Arkticheskie gol'tsy (struktura populyatsionnykh sistem, perspektivy khozyaistvennogo ispol'zovaniya)* [Arctic Charrs (Structure of Population Systems, Perspectives of Commercial Use)]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1989. 223 p. (in Russian)

Savvaitova K.A., Maksimov V.A., Medvedeva E.D. Davatchan *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi). *J. Ichth.*, 1977, vol. 17, is. 2, pp. 203-219. (in Russian)

Savvaitova K.A., Volobuev V.V. K sistematike arkticheskikh gol'tsov *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) [On the systematics of Arctic charrs *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae)]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1978, vol. 57, no. 10, pp. 1534-1543. (in Russian)

Savvaitova K.A., Maksimov V.A., Kobylanskii S.G. Ikhtiofauna ozer Kuando-Charskogo vodorazdela (Severnoe Zabaikal'e) [Ichthyofauna of Kuanda-Chara Divide (Northern Transbaikalia)]. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya. Biologicheskie resursy territorii v zone stroitel'stva BAM* [Ecological and faunistic research. Biological resources in Baikal-Amur Railroad construction zone]. Moscow, Moscow St. Univ. Publ., 1981, pp. 103-118. (in Russian)

Savvaitova K.A., Maksimov V.A., Merezhin V.K. Gol'tsy roda *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Kuando-Charskikh gornnykh ozer Zabaikal'ya [Charrs of genus *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) from Chara-Kuanda lake group]. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya. Biologicheskie resursy territorii v zone stroitel'stva BAM* [Ecological and

faunistic research. Biological resources in Baikal-Amur Railroad construction zone]. Moscow, Moscow St. Univ., 1981, pp. 119-166. (in Russian)

Sollertinskii E.S. Perspektivy razvitiya rybnogo khozyaistva v Buryat-Mongol'skoi ASSR na vtorostepennykh vodoemakh [Perspectives of fishery in Buryat-Mongol ASSR on minor water bodies]. *Problemy Buryat-Mongol'skoi ASSR* [Problems of Buryat-Mongol ASSR]. Moscow-St. Petersburg, 1936, vol. 2., pp. 237-252. (in Russian)

Tomilov A.A. Materialy po gidrobiologii nekotorykh glubokovodnykh ozer Olekma-Vitimskoi gornoj strany [Materials on hydrobiology of some deep lakes of Olekma-Vitim mountain territory]. *Tr. Irkut. gos. un-ta im. A.A. Zhdanova. Ser. biologich.* [Proc. Irkutsk St. Univ. Ser. Biol.], 1954, vol. 11, pp. 3-83. (in Russian)

Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Matveev A.N., Samusenok V.P., Vokin A.I., Yur'ev A.L. Three sympatric forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) from Lake Kamkanda, Northern Transbaikalia. *J. Ichthyol.*, 2014, vol. 54, no. 6, pp. 384-408. <https://doi.org/10.1134/S0032945214040018>

Simonsen M.K., Siwertsson A., Adams C.E., Amundsen P.-A., Praebel K., Knudsen R. Allometric trajectories of body and head morphology in three sympatric Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) morphs. *Ecol. Evol.*, 2017, vol. 7, no. 18, pp. 7277-7289. <https://doi.org/10.1002/ece3.3224>

Østbye K., Hassve M.H., Peris Tamayo A.-M., Hagenlund M., Vogler T., Praebel K. "And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee": four morphs of Arctic charr adapting to a depth gradient in Lake Tinnsjøen. *Evol. Appl.*, 2020, vol. 13, no. 6, pp. 1240-1261. <https://doi.org/10.1111/eva.12983>

Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M. F., Mortensen E. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecol. Freshw. Fish*, 2003, vol. 12, no. 1, pp. 1-59. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>

Behnke R.J. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. *J. Fish. Res. Board Can.*, 1972, vol. 29, no. 6, pp. 639-671.

Behnke R.J. A systematic review of the genus *Salvelinus*. *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus. Perspectives in vertebrate science* 1. Balon E.K. (ed.). The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1980, pp. 441-480.

Behnke R.J. Organizing the diversity of Arctic charr complex. *Biology of the Arctic charr*. L. Johnson, B.L. Burns (eds.). Winnipeg, Univ. Manitoba Press, 1984, pp. 3-21.

Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus*. *Physiol. Ecol. Japan*, 1989, vol. 1, pp. 35-48.

Moccetti P., Siwertsson A., Kjaer R., Amundsen P.-A., Praebel K., Peris Tamayo A.-M., Power M., Knudsen R. Contrasting patterns in trophic niche evolution of polymorphic Arctic charr populations in two subarctic Norwegian lakes. *Hydrobiologia*, 2019, vol. 840, no. 1, pp. 281-299. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3969-9>

Conejeros P., Phan A., Power M., O'Connell M., Alekseyev S., Salinas I., Dixon B. Differentiation of Sympatric Arctic Char Morphotypes Using Major Histocompatibility Class II Genes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2014, vol. 143, is. 3, pp. 586-594. <http://doi.org/10.1080/00028487.2014.880734>

Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Yur'ev A.L., Matveev A.N., Pichugin M.Yu. Diversification, sympatric speciation and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia. *Environ. Biol. Fishes*, 2002, vol. 64, no. 1, pp. 97-114. <https://doi.org/10.1023/A:1016050018875>

Doenz C.J., Krähenbühl A.K., Walker J., Seehausen O., Brodersen J. Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation. 2019, vol. 286, no. 1913, 20191992. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1992>

Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yurev A.L., Smirina E.M. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics. *J. Ichthyol.*, 2013, vol. 53, no. 10, pp. 792-803. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100020>

Ferguson A. Systematics of Irish charrs as indicated by electrophoretic analysis of tissue proteins. *Biochem. Syst. Ecol.*, 1981, vol. 9, pp. 225-232. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(81\)90047-8](https://doi.org/10.1016/0305-1978(81)90047-8)

Georgi J.G. *Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772*. Bd I. St. Petersburg. Gedruckt bei der Keiserl. Academie der Wissenschaften. 1775. 506 p.

Conejeros P., Power M., Alekseyev S., Dixon B. Global major histocompatibility Class II β (mh-II β)-polymorphism in Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *J. Fish Biol.*, 2012, vol. 81, is. 3, pp. 1158-1174. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03350.x>

Margold M., Jansson K. Glacial geomorphology and glacial lakes of central Transbaikalia, Siberia, Russia. *J. Maps*, 2011, vol. 7, no 1, pp. 18-30 <https://doi.org/10.4113/jom.2011.1132>

Margold M., Jansson K.N., Stroeven A.P., Jansen J.D. Glacial Lake Vitim, a 3000-km³ outburst flood from Siberia to the Arctic Ocean. *Quat. Res.*, 2011, vol. 76, no. 3, pp. 393-396. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2011.06.009>

Hindar K., Ryman N., Ståhl G. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1986, vol. 27, pp. 269-285. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01737.x>

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, vol. 55, pp. 573-586. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0573:hpoacs\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0573:hpoacs]2.0.co;2)

Woods P.J., Skúlason S., Snorrason S.S., Kristjánsson B.K., Malmquist H.J., Quinn T.P. Intraspecific diversity in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Iceland. I. Detection using mixture models. *Evol. Ecol. Res.*, 2012, vol. 14, no. 8, pp. 973-992.

Knudsen R., Eloranta A.P., Siwertsson A., Paterson R.A. Introduction of *Mysis relicta* (Mysida) reduces niche segregation between deep-water Arctic charr morphs. *Hydrobiologia*, 2019, vol. 840, no. 1, pp. 245-260. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3953-4>

James F.C., McCulloch C.E. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1990, vol. 21, pp. 129-166. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.001021>

Johnson L. Arctic charr. *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus. Perspectives in vertebrate science 1*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 1980, pp. 15-98.

Jonsson B., Jonsson N. Polymorphism and speciation in Arctic charr. *J. Fish Biol.*, 2001, vol. 58, pp. 605-638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x>

Klemetsen A. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes. *Freshw. Rev.*, 2010, vol. 3, pp. 49-74. <https://doi.org/10.1608/FRJ-3.1.3>

Klemetsen A. The Most Variable Vertebrate on Earth. *J. Ichthyol.*, 2013, vol. 53, no. 10, pp. 781-791. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100044>

Krivosnogov S.K., Takahara H. Late Pleistocene and Holocene environmental changes recorded in the terrestrial sediments and landforms of Eastern Siberia and Northern Mongolia. *21st Century COE Program: Proc. Int. Symp. Kanazava, Japan. Kanazava, 2003*, pp. 30-36.

Martin N.V., Sandercock F.K. Pyloric caeca and gill raker development in lake trout, *Salvelinus namaycush*, in Algonquin Park, Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.*, 1967, vol. 24, pp. 965-974. <https://doi.org/10.1139/f67-086>

McPhail J.D. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America. *J. Fish. Res. Board Can.*, 1961, vol. 18, pp. 793-816. <https://doi.org/10.1139/f61-053>

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels. *Folia Zool.*, 1996, vol. 45 (suppl. 1), pp. 109-116.

Conejeros P., Phan A., Power M., Alekseyev S., O'Connell M., Dempson B., Dixon B. MH class II α polymorphism in local and global adaptation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *Immunogenetics*, 2008, vol. 60, no. 6, pp. 325-337. <http://doi.org/10.1007/s00251-008-0290-6>

Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu., Khlystov V.S., Korostelev N.B., Misharina E.A. Morphological and ecological differentiation of sympatric forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in Lake Tokko (Northern Transbaikalia). *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 1, pp. 109-129. <https://doi.org/10.1134/S0032945221010021>

Skoglund S., Siwertsson A., Amundsen P.-A., Knudsen R. Morphological divergence between three Arctic charr morphs – the significance of the deep-water environment. *Ecol. Evol.*, 2015, vol. 5, no. 15, pp. 3114-3129. <https://doi.org/10.1002/ece3.1573>

Hooker O.E., Barry J., Van Leeuwen T.E., Lyle A., Newton J., Cunningham P., Adams C.E. Morphological, ecological and behavioural differentiation of sympatric profundal and pelagic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Loch Dughail Scotland. *Hydrobiologia*, 2016, vol. 783, pp. 209-221. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2599-0>

Nordeng H. Solution of the "char problem" based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1983, vol. 40, no. 9, pp. 1372-1387.

Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S., Sergeev A.A., Oficerov M.V., Kirillov A.F. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data. *Polar Biol.*, 2017, vol. 40, no. 4, pp. 777-786. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2000-4>

Knudsen R., Amundsen P.-A., Eloranta A., Klemetsen A. Parallel evolution of profundal Arctic charr morphs in two contrasting fish communities. *Hydrobiologia*, 2016, vol. 783, no. 1, pp. 239-248. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2647-4>

Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2015, vol. 72, no. 1, pp. 96-115. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014>

Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko A., Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Hooker O., Leong J.S., Minkley D.R., Rondeau E.B., Koop B.F., Adams C.E., Elmer K.R. Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish. *PLoS Genetics*, 2020, vol. 16, no. 4: e1008658. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008658>

Partington J.D., Mills C.A. An electrophoretic and biometric study of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) from ten British lakes. *J. Fish Biol.*, 1988, vol. 33, no. 5, pp. 791-817. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05524.x>

Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V., Reist J.D., Power M., Kirillov A.F., Samusenok V.P., Matveev A.N. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis. *J. Fish Biol.*, 2009, vol. 75, no. 2, pp. 368-392. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>

Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S., Snorrason S.S., Adams C.E., Alexander G., Danzmann R.G., Ferguson M.M. Population genetic structure of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales. *Mol. Ecol.*, 2004, vol. 13, no. 5, pp. 1129-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02149.x>

Margold M., Jansen J.D., Codilean A.T., Preusser F., Gurinov A.L., Toshiyuki F., Fink D. Repeated megafloods from glacial Lake Vitim, Siberia, to the Arctic Ocean over the past 60,000 years. *Quat. Sci. Rev.*, 2018, vol. 187, pp. 41-46. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.03.005>

Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P., Gordeeva N.V., Yur'ev A.L., Khlystov V.S., Matveev A.N. Reproductive strategies of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) forms in Kiryalta lakes, Transbaikalia, Russia. *Hydrobiologia*, 2019, vol. 840, no. 5, pp. 113-136. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3894-y>

Woods P.J., Young D., Skúlason S., Snorrason S.S., Quinn T.P. Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes. *J. Fish Biol.*, 2013, vol. 82, no. 2, pp. 569-587. <https://doi.org/10.1111/jfb.12011>

Tissot B.N. Multivariate analysis. *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*. M.L. McKinney (ed.), New York-London: Plenum Press, 1988, pp. 35-51.

Steinbauer M.J., Field R., Grytnes J.-A., Trigas P., Ah-Peng C., Attorre F., Birks H.J.B., Borges P.A.V., Cardoso P., Chou C.-H., De Sanctis M., de Sequeira M.M., Duarte M.C., Elias R.B., Fernández-Palacios J.M., Gabriel R., Gereau R.E., Gillespie R.G., Greimler J., Harter D.E.V., Huang T.-J., Irl S.D.H., Jeanmonod D., Jentsch A., Jump A.S., Kueffer C., Nogué S., Otto R., Price J., Romeiras M. M., Strasberg D., Stuessy T., Svenning J.-Ch., Vetaas O.R., Beierkuhnlein C. Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 2016, vol. 25, is. 9, pp. 1097-1107. <https://doi.org/10.1111/geb.12469>

Алексеев Сергей Сергеевич
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Институт биологии развития
им. Н. К. Кольцова РАН
Россия, 119991, г. Москва, ул. Вавилова, 26
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский
проспект, 33
e-mail: alekseyev@mail.ru

Alekseyev Sergey Sergeevich
Doctor of Science (Biology),
Leading Research Scientist
Koltzov Institute of Developmental
Biology RAS
26, Vavilov st., Moscow, 119991,
Russian Federation
A.N. Severtsov Institute of Ecology and
Evolution RAS
33, Leninski av., Moscow, 119071,
Russian Federation
e-mail: alekseyev@mail.ru

Андреев Ростислав Сергеевич
ведущий инженер
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: andreev_rs@mail.ru

Andreev Rostislav Sergeevich
Irkutsk State University
Leading Engineer
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
e-mail: andreev_rs@mail.ru

Вокин Алексей Иннокентьевич
кандидат биологических наук, доцент
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: vokin@bk.ru

Vokin Aleksey Innokentyevich
Candidate of Science (Biology),
Associate Professor
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
e-mail: vokin@bk.ru

Гордеева Наталья Валерьевна
кандидат биологических наук
старший научный сотрудник
Институт общей генетики им.
Н. И. Вавилова РАН
Россия, 119991, г. Москва, ул. Губкина, 3
e-mail: ribka04@mail.ru

Gordeeva Natalya Valeryevna
Candidate of Science (Biology),
Senior Research Scientist
Vavilov Institute of General Genetics RAS
3, Gubkin st. Moscow, 119333,
Russian Federation
e-mail: ribka04@mail.ru

Коростелев Николай Борисович
младший научный сотрудник
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский
проспект, 33
e-mail: korostelevnb@gmail.com

Korostelev Nikolay Borisovich
Junior Research Scientist
A.N. Severtsov Institute of Ecology and
Evolution RAS
33, Leninski av., Moscow, 119071,
Russian Federation
e-mail: korostelevnb@gmail.com

Матвеев Аркадий Николаевич
доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: matvbaikal@mail.ru

Matveev Arkadiy Nikolaevich
Doctor of Science (Biology), Professor,
Head of Chair
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
e-mail: matvbaikal@mail.ru

Пичугин Михаил Юрьевич
кандидат биологических наук
старший научный сотрудник
Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
119234, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д.
1, стр. 12
e-mail: mp_icht@mail.ru

Pichugin Mikhail Yurievich
Candidate of Science (Biology),
Senior Research Scientist
Lomonosov Moscow State University
1/12, Leninskie Gory, Moscow, 119991,
Russian Federation
e-mail: mp_icht@mail.ru

Самусенок Виталий Петрович
кандидат биологических наук, доцент
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: samusenk@mail.ru

Samusenok Vitaliy Petrovich
Candidate of Science (Biology),
Associate Professor
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
e-mail: samusenk@mail.ru

Самусенок Иннокентий Витальевич
ведущий инженер
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: aen_seidhe@mail.ru

Samusenok Innokentiy Vitalyevich
Leading Engineer
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
e-mail: aen_seidhe@mail.ru

Хлыстов Виктор Сергеевич
ведущий инженер
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: Buktop210892@mail.ru

Khlystov Viktor Sergeevich
Leading Engineer
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003, Russian
Federation
e-mail: Buktop210892@mail.ru

Юрьев Анатолий Леонидович
кандидат биологических наук, доцент
Иркутский государственный университет
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: yuriev@bk.ru

Yuriev Anatoliy Leonidovich
Candidate of Science (Biology),
Associate Professor
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
e-mail: yuriev@bk.ru

Дата поступления: 10.4.2021

Received: April, 10, 2021