На правах рукописи

АЛЕКСЕЕВ Сергей Сергеевич

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАЗНООБРАЗИЕ И ДИВЕРСИФИКАЦИЯ АРКТИЧЕСКИХ ГОЛЬЦОВ SALVELINUS ALPINUS (L.) COMPLEX (SALMONIFORMES, SALMONIDAE) СИБИРИ

03.02.06 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2016

Работа выполнена в лаборатории постнатального онтогенеза Федерального государственного бюджетного учреждении науки Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Официальные оппоненты:

Евсеенко Сергей Афанасьевич, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией океанической ихтиофауны ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

Политов Дмитрий Владиславович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией популяционной генетики ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук

Шустов Юрий Александрович, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета ФГБОУ ВО Петрозаводский государственный университет

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук (г. Санкт-Петербург)

Защита диссертации состоится 14 октября 2016 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М1.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова (Москва, Ломоносовский проспект, д. 27, фундаментальная библиотека, отдел диссертаций) и на интернет-сайте Истина (http://istina.msu.ru/dissertations/19481713).

Автореферат разослан «____»_____ 2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 501.001.53,
кандидат биологических наук Т.И. Куга

Общая характеристика работы

Актуальность исследования. Арктический голец *Salvelinus alpinus* complex - комплексный вид (*sensu* Мина, 1986) семейства лососевых, известный необычайной изменчивостью и высоким полиморфизмом. Он образует множество географических группировок и симпатрических форм, различающихся по морфологии, экологии и генетическим характеристикам (Johnson, 1980; Behnke, 1980, 1984; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Brunner *et al.*, 2001; Klemetsen *et al.*, 2003; Wilson *et al.*, 2004) и признается одним из самых изменчивых позвоночных на Земле (Klemetsen, 2013). Арктический голец имеет широкий циркумполярный ареал, охватывающий арктические побережья Европы, Азии и Северной Америки, он также встречается в некоторых более южных горных областях – в частности, в Альпах и горах Сибири. При относительно хорошей изученности этого вида в европейской части ареала сведения о гольцах Сибири, в особенности ее континентальных областей, остаются крайне ограниченными.

Важнейшим направлением эволюционной биологии является изучение микроэволюционных процессов (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). К числу центральных проблем микроэволюции относится вопрос о соотношении аллопатрического и симпатрического видообразования. На смену господствовавшим ранее взглядам об исключительной роли первого в происхождении новых видов и форм (Mayr, 1963) приходят представления о широком распространении наряду с ним второго (Dieckmann, Doebeli, 1999; Kondrashov, Kondrashov, 1999; Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Тем не менее, соотношение этих типов видообразования в природе остается не до конца ясным, поскольку данные по симпатрическим «пучкам форм», изучаемым в отрыве от окружающих популяций вида, часто не позволяют определить, произошли ли они в результате симпатрической дивергенции или вторичного контакта. Для обоснованного выбора между этими гипотезами необходимо изучение географических серий популяций, включающих такие «пучки». Имеющиеся данные указывают на то, что арктические гольцы Сибири, представленные целым рядом алло- и симпатрических группировок, являются хорошим модельным объектом для такого исследования.

Таким образом, настоящее исследование актуально с точки зрения изучения разнообразия ихтиофауны и зоогеографии Сибири с одной стороны и механизмов видообразования – с другой.

Цель и задачи исследования. Основная цель работы – выяснение распространения арктических гольцов Сибири, изучение их разнообразия и выявление путей и механизмов их диверсификации и видообразования. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить современный ареал и пути распространения арктических гольцов в Сибири.
2. Оценить морфологическое, экологическое и генетическое разнообразие аллопатрических и симпатрических группировок арктических гольцов Сибири.
3. Выяснить филогенетические связи арктических гольцов из разных районов Сибири друг с другом и с гольцами из других частей ареала.
4. Оценить степень генетических различий и репродуктивной изоляции симпатрических форм.
5. Определить роль симпатрического и аллопатрического формообразования в происхождении внутриозерных форм арктических гольцов Сибири.

Научная новизна. Впервые с применением морфо-экологических и современных молекулярно-генетических методов проведено комплексное исследование арктических гольцов Сибири. Особое внимание уделено малоизученным труднодоступным частям ареала в ее континентальных областях, в ряде из них арктический голец обнаружен впервые. Выявлено намного более широкое, чем было известно ранее, распространение арктических гольцов в Сибири и очерчен их современный ареал. Показано, что на большей части территории Сибири обитают гольцы, родственные гольцам Европы. Наряду с этим впервые обнаружено широкое распространение на побережьях Сибири арктических гольцов с митохондриальным геномом, попавшим к их предкам от северной мальмы в результате интрогрессивной гибридизации, что свидетельствует о послеледниковом заселении этих районов гольцами с востока. Высказано предположение, что в восточной Сибири, где в ледниковые периоды не было сплошного покровного оледенения, гольцы переживали их не в немногих удаленных от современного ареала рефугиумах, а были широко распространены в непосредственной близости от населяемых ими в настоящее время озёр. Впервые показано родство гольцов Забайкалья с гольцами из бассейна Яны, указывающее на северное происхождение первых; получены свидетельства проникновения гольцов в бассейн Байкала из прилежащих частей бассейна Лены через Байкало-Ленский водораздел, а также их распространения через Алдано-Индигирский водораздел.

Выявлено большое морфологическое, экологическое и генетическое разнообразие арктических гольцов Забайкалья, на основании чего этот район признан одним из основных центров разнообразия арктического гольца на всем ареале. Показано, что главным направлением морфологической эволюции арктических гольцов во внутренних районах Сибири является связанное со специализацией к планктонному типу питания увеличение числа жаберных тычинок далеко за пределы, известные для популяций Европы и северных побережий Сибири. Продемонстрировано параллельное возникновение популяций многотычинковых гольцов в разных районах Сибири, а также параллельная педоморфная редукция окостенений в разных популяциях.

В ряде озёр впервые обнаружены и изучены «пучки» симпатрических форм арктического гольца и выявлены значительные различия в степени морфологической и генетической дивергенции и репродуктивной изоляции форм в разных озерах. В некоторых озерах установлены значительные различия в сроках и местах нереста симпатрических форм, обеспечивающие эту изоляцию. В одном из них впервые в России найдена форма гольца с зимне-весенним пиком нереста, симпатричная с осенненерестующей и парапатричная с летненерестующей формами; такая комбинация ранее нигде не отмечалась. Впервые обнаружены кариотипические различия между симпатрическими формами *S. alpinus* complex. Показано, что в Забайкалье большинство «пучков» возникло в результате симпатрического формообразования, а не множественных инвазий, что свидетельствует о широком распространении этого типа формообразования у арктических гольцов Сибири. Впервые выявлены онтогенетические переходы между симпатрическими формами гольцов Сибири, находящимися на ранних стадиях дивергенции.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенное исследование существенно дополняет представления об истории формирования сибирской ихтиофауны, ее разнообразии, путях заселения Сибири одним из характерных ее представителей – арктическим гольцом – и о его современном ареале. Изучение диверсификации этого уникально изменчивого вида дает возможность выявить закономерности

микроэволюционных процессов и оценить роль разных факторов в формировании внутривидовых различий у рыб. Обнаруженная параллельная изменчивость гольцов по морфологическим признакам позволяет определить основные направления морфологической эволюции в этой группе. В то же время, показана ограниченность применения морфологических методов для оценки родственных отношений разных группировок. Для этой цели должны использоваться генетические методы, что и было сделано в настоящей работе. Полученные в ходе работы доказательства возникновения в целом ряде озер совместно обитающих форм гольцов в результате независимых внутриозерных дивергенций вносят вклад в понимание роли симпатрического формообразования в эволюции.

В ходе выполнения настоящей работы проводился мониторинг состояния популяций арктического гольца в ряде районов, подвергавшихся сильному антропогенному воздействию, которое привело к снижению их численности, уменьшению локального разнообразия за счет уничтожения отдельных форм и даже к полному исчезновению гольцов в некоторых озерах. Полученные при этом данные важны для разработки стратегии охраны реликтовых популяций арктического гольца в горных областях Сибири, они использованы автором при написании видовых очерков по арктическому гольцу для Красных Книг Российской Федерации, республик Бурятия, Саха (Якутия) и Иркутской области. Результаты работы могут быть использованы в учебных курсах по ихтиологии, зоогеографии и эволюционной биологии.

Основные положения, выносимые на защиту:

1) Ареал арктического гольца в континентальной части Сибири к югу от районов арктических побережий не ограничивается немногими реликтовыми популяциями, а охватывает обширные горные области, населенные этим видом. Формирование современного ареала в Сибири тесно связано с ее плейстоценовой историей.

2) Арктические гольцы из большинства водоемов Сибири имеют общее происхождение с гольцами Европы. В то же время, гольцы с восточных побережий Сибири и из бассейна средней Колымы несут следы интрогрессивной гибридизации с северной мальмой, что указывает на экспансию в эти районы гольцов с востока, видимо, происходившую в послеледниковое время.

3) Забайкалье - один из основных центров разнообразия арктических гольцов на всем ареале и район их активного формообразования. Высокое морфологическое и экологическое разнообразие обусловлено глубокой специализацией ряда популяций и форм к планктофагии.

4) Во многих озерах Сибири совместно обитают 2-3 формы арктического гольца. В изученных озерах Забайкалья они возникли в результате симпатрического формообразования на основе разделения пищевых ресурсов, биотопической сегрегации, расхождения по срокам и местам нереста, различий в темпе роста и возрасте созревания. Широкое распространение симпатрического формообразования у арктических гольцов Забайкалья является свидетельством его важной роли в эволюции.

5) Разные стадии дивергенции симпатрических форм арктического гольца, обнаруженные в разных озерах Сибири, позволяют реконструировать их эволюцию от эпигенетических группировок до обособленных, репродуктивно изолированных форм, соответствующих уровню биологических видов.

Апробация работы. Основные положения работы были представлены на 3-й Всесоюзной конференции "Проблемы экологии Прибайкалья" (Иркутск, 1988), 3-м

(Трондхейм, 1994), 4-м (Труа-Ривьер, 2000), 5-м (Рейкьявик, 2006), 6-м (Стирлинг, 2009), 7-м (Южно-Сахалинск, 2012) и 8-м (Тромсо, Норвегия, 2015) международных симпозиумах по гольцам, на 1-м конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997 г.), на 9-м совещании общества фанатиков арктического гольца (Петропавловск-Камчатский, 1998), на международной конференции "Озера холодноводных регионов" (Якутск, 2000), на конференции, посвященной 120-летию со дня рождения И.И. Шмальгаузена (Москва, 2004), на конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2007), на научных заседаниях и коллоквиумах Института биологии развития РАН и Института исследований пресных вод ун-та Манитобы (Виннипег, Канада).

Личный вклад автора. Разработкой представленной к защите темы автор занимается с 1995 г. За это время им для сбора материала были организованы 20 экспедиций в Забайкалье, проводившихся в разные годы совместно с сотрудниками ИГУ, МГУ, ВОСТСИБНИИГИМС, ИБР РАН, ИПЭЭ РАН. Автор принимал участие в сборе материала на 27 из 30 включенных в работу озерах Забайкалья, материал из остальных водоемов (коллекции гольцов, пробы тканей для генетического анализа) был получен от коллег. Автор лично обработал и проанализировал основную часть материала по внешней морфологии, остеологии, возрасту и росту, за исключением промеров тела гольцов в ряде выборок, выполненных М.Ю. Пичугиным, Д.А. Акжигитовой (МГУ) и А.А. Соколовым (ИБР РАН). Биологический анализ гольцов из озёр Тунэрндэ и Сикумэ выполнен А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра), части гольцов из оз. Черечень - П.К. Гудковым (ИМГиГ ДВО РАН). Изучение онтогенетических трансформаций форм гольцов по срезам плавниковых лучей поводилось совместно с Э.М. Смириной, А.А. Соколовым и М.В. Миной (ИБР РАН), экологические исследования - совместно с сотрудниками ИГУ (Р.С. Андреев, А.И. Вокин, А.Н. Матвеев, В.К. Помазкин, В.П. Самусенок, А.Л. Юрьев, В.С. Хлыстов), а генетические – с коллегами из Института исследований пресных вод канадского Отдела рыболовства и океанов, ун-т Манитобы, г. Виннипег (Дж. Рейст, Р. Байно) и университета Ватерлоо (М. Пауэр), Канада; ИПЭЭ РАН (Е.Ю. Крысанов), ИОГен РАН (Н.В. Гордеева) и МГУ (А.Г. Осинов). В этих исследованиях автор участвовал в постановке задач, сборе материала, статистическом анализе, обсуждении результатов и написании публикаций.

Благодарности. Автор глубоко благодарен своим учителям – д.б.н., профессору Ксении Александровне Савваитовой и д.б.н. Михаилу Валентиновичу Мине, являвшимся для него высоким образцом отношения к науке, за переданные знания, ценные советы при обобщении полученных результатов и поддержку на разных этапах выполнения диссертации, к.б.н. Валерию Андреевичу Максимову за привитые навыки полевых исследований.

Автор благодарит академиков Д.С. Павлова и Ю.Ю. Дгебуадзе, чл.-корр. РАН В.М. Захарова за поддержку своих исследований, а коллективы каф. ихтиологии МГУ и лаб. постнатального онтогенеза ИБР РАН за постоянную помощь на протяжении многих лет совместной работы.

Автор искренне признателен М.Ю. Пичугину (МГУ) и сотрудникам кафедры зоологии позвоночных и экологии ИГУ Р.С. Андрееву, А.И. Вокину, А.Н. Матвееву, В.П. Самусенку, А.Л. Юрьеву за многолетнее сотрудничество в изучении гольцов, совместные экспедиции и дружескую поддержку, а также А.Ф. Кириллову (ЯО

Госрыбцентра), в течение многих лет поддерживавшему проводимые автором исследования предоставляемыми материалами и личным участием.

Автор благодарен Р. Байно (Ин-т исследований пресных вод ун-та Манитобы, Канада), Н.В. Гордеевой (ИОГен РАН), П.К. Гудкову (ИМГиГ ДВО РАН), Е.Ю. Крысанову (ИПЭЭ РАН), А.Г. Осинову (МГУ), Дж. и М. Пауэрам (ун-т Ватерлоо, Канада), Дж. Рейсту (Ин-т исследований пресных вод ун-та Манитобы, Канада), Э.М. Смириной, А.А. Соколову (ИБР РАН) за совместные исследования, обсуждение и обобщение результатов.

Автор выражает благодарность Н.В. Алексеевой (МГУ), С.Г. Афанасьеву (Востсибрыбцентр), Б.Э. Богданову (ЛИН СО РАН), В.В. Булдыгерову (ВОСТСИБНИИГИМС), В.Г. Бакастовой, А.С. Голубцову (ИПЭЭ РАН), А.В. Исаеву (ИГУ), А.А. Калининой, Е.Ф. Кирику (ИБР РАН), И.Б. Книжину (ИГУ), А.В. Ледневу (ИГУ), А.Г. Осинову (МГУ), В.К. Помазкину (ИГУ), В.В. Пулярову (ИГУ), Д.Б. Салманову (ИГУ), И.В. Самусенку (ИГУ), Т.Н. Седых (ИГУ), В.С. Хлыстову (ИГУ), И.Г. Хорошеву (ИГУ), Д.В. Черкашину (ИГУ), А.Т. Чубинишвили (ИБР РАН), А.Ю. Шанину (МГУ), Н.П. Шапошнику, Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН), Д.В. Щепоткину (ИБР РАН), И.И. Юрьеву (ИГУ), сотрудникам метеостанции «Большая Лепринда» Т.Н. Болотиной, А.М. Новикову и др. за помощь в сборе, Д.А. Акжигитовой, М.А. Груздевой, К.В. Кузищину (МГУ) и А.А. Соколову (ИБР РАН) – в обработке материала, А.Б. Бабенко (ИПЭЭ РАН), И. Грегори (ун-т Оттавы, Канада), Ф. Кёчису (Отдел Рыболовства шт. Мэн, США), Д.Н. Красавину (Росгидромет), О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН), П.М. Тычкину (Якутрыбвод) – за предоставленные материалы; К. Адамсу (ун-т Глазго, Шотландия), И.Ю. Баклушинской (ИБР РАН), А.С. Кондрашову (Мичиганский ун-т, США), М.В. Мине (ИБР РАН), В.П. Самусенку (ИГУ) за ценные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 94-04-12701-а, 96-04-63026-к, 97-04-49819-а, 97-04-63032-к, 00-04-48050-а, 00-04-63050-к, 01-04-63055-к, 02-04-63034-к, 03-04-48329-а, 03-04-63012-к, 04-04-63029-к, 05-04-63069-к, 06-04-48352-а, 06-04-63112-к, 08-04-00061-а, 09-04-10040-к, 10-04-10071-к, 11-04-00109-а, 12-04-10053-к, 14-04-00022-а, 14-04-10014-к), программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Фонда Джона Д. и Кэтрин Т. МакАртуров.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 52 научные работы, включая 1 монографию и 26 статей в журналах из списка ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Основная часть диссертации изложена на 439 страницах печатного текста и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 463 наименования, иллюстрирована 119 рисунками и 19 таблицами. Приложения, состоящие из 107 страниц, включают 42 рисунка (приложение А) и 69 таблиц (приложение Б).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Современные представления о разнообразии арктических гольцов

Арктический голец *Salvelinus alpinus* (L.) complex - большой полиморфный вид, или видовой комплекс, включающий множество географических группировок и локальных симпатрических форм (в том числе рассматриваемых рядом исследователей

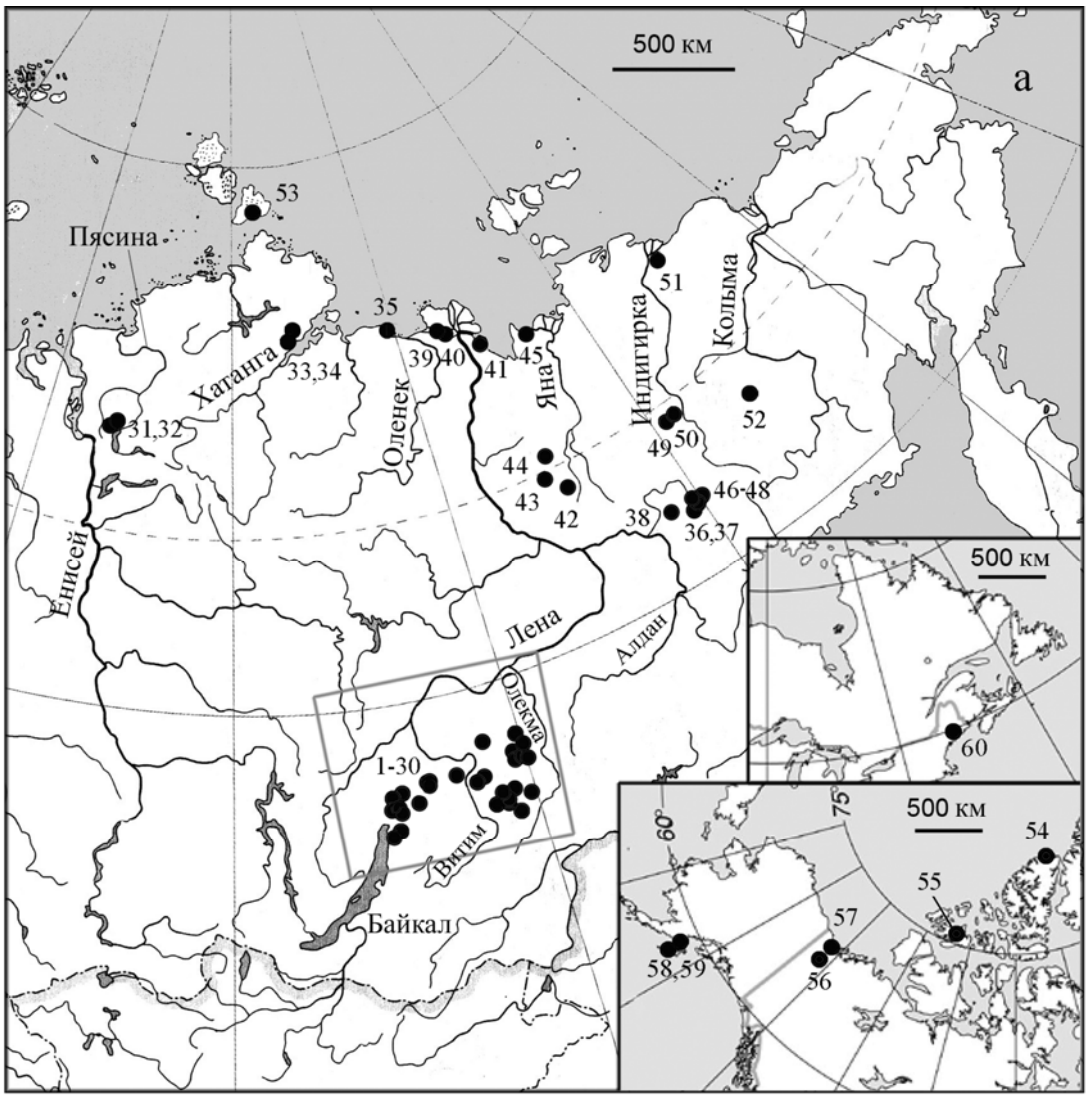
как отдельные виды) гольцов Европы, Азии и Северной Америки (McPhail, 1961; Qadri, 1974; Савваитова, Волобуев, 1978; Behnke, 1980, 1984, 1989). Относительно состава и структуры *S. alpinus* complex высказывались разные взгляды (Савваитова, Волобуев, 1978; Behnke, 1984), а вопрос о его таксономической подразделённости все еще остается актуальным (Глубоковский, 1995; Adams, Maitland, 2007; Черешнев, 2008; Олейник и др., 2015). Результаты молекулярно-генетических исследований заставляют по-новому взглянуть на филогенетические отношения его представителей (Brunner *et al.*, 2001; Шедько и др., 2007; Oleinik *et al.*, 2007; Taylor *et al.*, 2008; Олейник и др., 2015). В настоящей работе в рамках *S. alpinus* complex рассматриваются североамериканские (только из водоемов атлантического бассейна), европейские и азиатские арктические гольцы, но не рассматриваются мальма *S. malma* и группа гольца Таранца *S. taranetzi*.

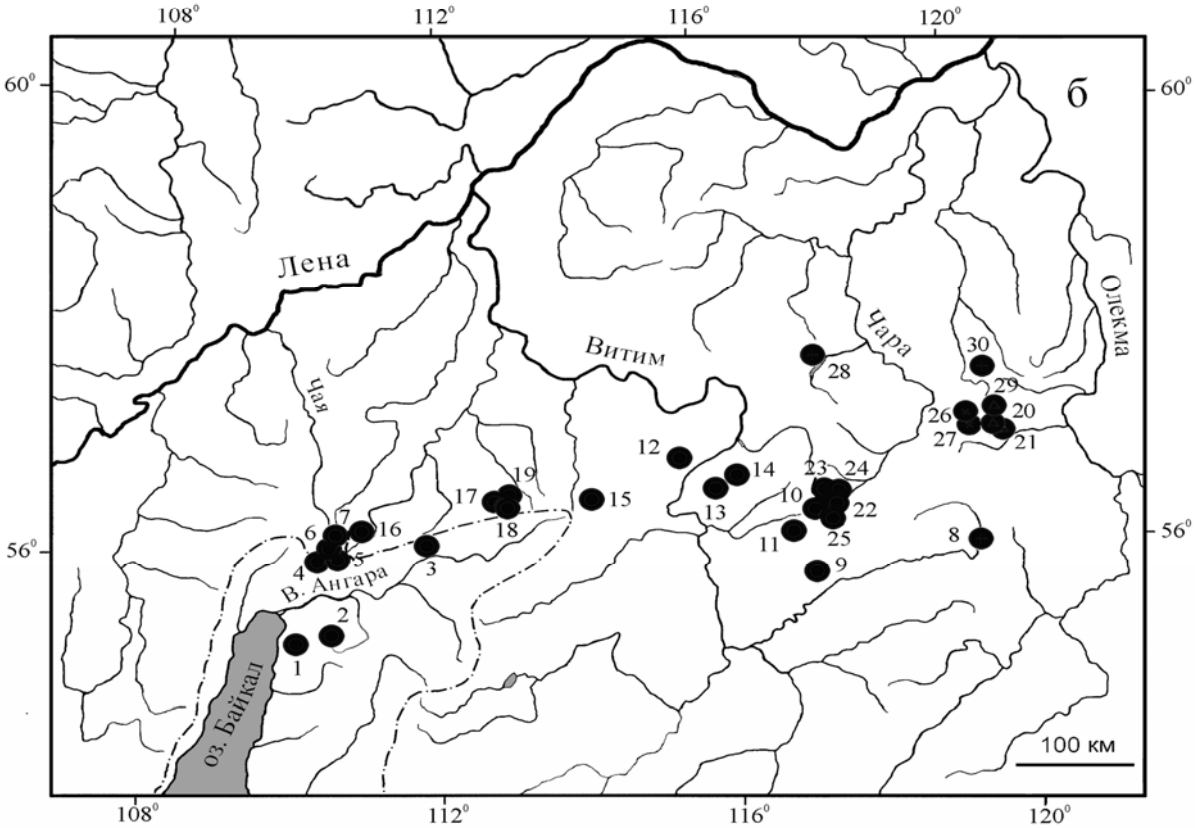
На обширном ареале у арктических гольцов наблюдается большая изменчивость по внешнеморфологическим (Behnke, 1980, 1984; Савваитова, 1989) и остеологическим (Васильева, 1977, 1980; Глубоковский, 1980) характеристикам, особенностям экологии (Johnson, 1980; Савваитова, 1989; Sandlund *et al.*, 1992; Klemetsen *et al.*, 2003), генетическим признакам (Brunner *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 2004). Характерная особенность *S. alpinus* complex – существование в ряде озер симпатрических форм, различающихся по темпу роста, продолжительности жизни, питанию, предпочитаемым биотопам, местам и срокам нереста, окраске, морфологии и др. Происхождение и взаимоотношения таких форм составляют суть так называемой «гольцовой проблемы» (Nordeng, 1983). В главе на основании литературных данных рассматриваются особенности межпопуляционной фенотипической изменчивости арктических гольцов, дается обзор симпатрических форм гольцов из разных частей ареала, приводятся сведения об их морфологических, экологических и генетических различиях.

Глава 2. Материал и методы.

Материалом для работы послужили более 8.5 тысяч арктических гольцов, собранных в 1995-2015 гг. в 53 озерах Восточной Сибири; при анализе мтДНК также использованы гольцы берингийской (мальма), акадийской и арктической групп *sensu* Brunner *et al.* (2001) из 7 водоемов Северной Америки (рис. 1а,б). Помимо этого, в работе использованы переданные К.А. Савваитовой данные биологического и морфометрического анализа, определения возраста гольцов из озер Забайкалья, собранных в 1975-1978 годах. Гольцов разделяли на карликовую (модальная длина зрелых особей <20 см), мелкую (20-35 см) и крупную (>35 см) формы на основании распределений зрелых особей по длине тела, соотношений возраст-длина и по морфологическим признакам.

Рис. 1. Места сбора материала. а – Восточная Сибирь, на врезках – вверху район Лабрадора, внизу Аляска и Канадский Арктический архипелаг, б - Забайкалье. 1 – оз. Фролиха; 2 - оз. Светлинское; 3 - оз. Амут; 4 - оз. Номама; 5 - оз. Огиендо-1; 6 - оз. Огиендо-3; 7 - оз. Кудушкит; 8 - оз. Каларский Даватчан; 9 - оз. Джело; 10 - оз. Лепринд окан; 11- оз. Бол. Намаракит; 12 - оз. Падоринское; 13 - оз. Даватчанда; 14 - оз. Крестаки-1; 15 - оз. Ирбо; 16 - оз. Соли; 17 - оз. Амудиса; 18 - оз. Озерное-1; 19 - оз. Озерное-4; 20 - оз. Лёша; 21 - оз. Камканда; 22 - оз. Гольцовое; 23 - оз. Мал. Лепринд о; 24 - оз. Бол. Лепринд о; 25 - оз. Даватчан; 26 - оз. Кирялта-3; 27 - оз. Кирялта-4; 28 - оз. Сверонич атское; 29 - оз. Токко; 30 – оз. Усу; 31 – оз. Круглое; 32 – оз. Рысь; 33 – оз. Кунгасалах; 34 – р. Новая; 35 – оз. Баганитта-Кюель; 36 – оз. Тунэрндэ; 37 – оз. Сикумэ; 38 – оз. Джампа-Кюель; 39 – оз. Гусинка; 40 – оз. Булкурка; 41 – оз. Артист; 42 – оз. Улахан-Силян-Кюель; 43 – оз. Лыбалах; 44 – оз. Кегюлюк; 45 – оз. Куранах; 46-48 – оз. Кобюма-1,1а, 2; 49 – оз. Урасалах-Кюель; 50 – оз. Кенгре; 51 – оз. Мал. Чашка; 52 – оз. Черечень; 53 – безымянное оз. на о. Большевик; 54 – оз. Александра; 55 – р. Беверли; 56 – оз. 103; 57 – р. Каноэ; 58 – оз. Фрейзер; 59 – оз. Карлук; 60 – оз. Фладз Понд.


500 км
а
Пясина
53
51
Колыма
35
39
40
41
45
Яна
Индигирка
Хатанга
33,34
Оленек
31,32
52
49
50
44
43
42
46-48
38
36,37
Енисей
Лена
Алдан
Олекма
1-30
Витим
Байкал
500 км
60
500 км
54
55
57
58,59
56
60°
75°


108°
112°
116°
120°
60°
56°
б
Лена
Витим
Чара
Олекма
Чая
В. Ангара
оз. Байкал
100 км

Для биологического анализа использовано 8592 свежих, фиксированных 4% формалином или замороженных экземпляров; определялись длина, масса, пол, стадия зрелости, плодовитость, диаметр зрелых ооцитов.

Морфометрический анализ включал оценки 10 меристических признаков у 1490 экз. (дополнительно у 1548 экз. определялись только число жаберных тычинок и/или пилорических придатков), 27 промеров тела, выполненных по модифицированной схеме Правдина (1966) у 1627 экз., и длины наибольшей жаберной тычинки у 2962 экз. Анализ проводили преимущественно на фиксированных формалином рыбах. Счетные признаки и длину тычинок оценивали с использованием бинокулярной лупы после окрашивания костных структур ализарином. При статистической обработке данных использовали методы, описанные в работах Зайцева (1973), Животовского (1979), Сокала и Рольфа (Sokal, Rohlf, 1981); программы Excel, Statistica v. 7.0, SPSS v. 16.0, NTSYS v. 2.02.

Остеологический анализ выполнен у 566 экз., определяли степень редукции скелетных элементов, поздно закладывающихся в онтогенезе. Для этого препарировали обесцвеченных и окрашенных ализарином фиксированных рыб, изготовляли и изучали просветленные окрашенные ализарином тотальные препараты мелких экземпляров (Taylor, Van Dyke, 1985) и препараты нейрокраниумов.

Анализ возраста и роста основан на данных определения возраста по отолитам у 6417 экз. Расчет параметров уравнения Берталанфи по наблюденным данным возраст-длина проводили с использованием программы FISAT II v. 1.2.2. По микротомным срезам плавниковых лучей 249 экз. изучали изменения темпа роста в онтогенезе при трансформациях симпатрических форм.

Анализ питания проведен по количественно-весовой методике (Методическое пособие..., 1974) у 2341 особей. Для определения степени перекрывания пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна (Horn, 1966).

Цитогенетический анализ проводили на раннем этапе работы; ему подвергнуты 33 особи из одного озера. Хромосомные препараты были приготовлены по методике Клигермана и Блума (Kligerman, Bloom, 1977).

Молекулярно-генетический анализ включал анализ изменчивости последовательностей контрольной области мтДНК (540 экз.) и изменчивости микросателлитных локусов (1276 экз.). Тотальную геномную ДНК выделяли из жировых плавников, мышц, крови стандартным методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook *et al.*, 1989). Определяли нуклеотидную последовательность фрагмента из 507 п.о. контрольной области мтДНК. Последовательности выравнивали в программе Seqscape® v. 2.5 (Applied Biosystems). В программе MODELTEST v. 3.7 (Posada, Crandall, 1998) с использованием информационного критерия Акайка (AIC) (Akaike, 1974) была выбрана модель нуклеотидных замещений HKY85 (Hasegawa-Kishino-Yano 85) (Hasegawa *et al.*, 1985) плюс I+Г. Филогенетические связи между гаплотипами определяли по филогенетическим деревьям, построенным в программе PAUP* v. 4b10 (Swofford, 1998). Медианную сеть гаплотипов строили с помощью программы NETWORK v. 4.1.1.2. (Bandelt *et al.*, 1999). Оценивали гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие внутри групп (Nei, Tajima, 1981; Nei, 1987). Выявленные последовательности помещены в базу GenBank под номерами EU310898-EU310926. При анализе микросателлитной ДНК амплифицировали восемь локусов (Taylor *et al.*, 2001; Slettan *et al.*, 1997), продукты амплификации разделяли электрофоретически (Small *et al.*, 1998). Показатели генетической изменчивости (Nei, 1987) рассчитывали в программах FSTAT v. 2.9.3.2 (Goudet, 2001) и HP-RARE v. 1.0 (Kalinowski, 2005). Оценки межпопуляционной дифференциации аллельных частот - F_{ST} (Weir, Cockerham,

1984) и R_{ST} (Slatkin, 1995) выполняли в программе GENEPOP v. 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Поток генов между симпатрическими формами оценивали по Beerli, Felsenstein (2001) в программе MIGRATE, на основе частот уникальных аллелей (Slatkin, 1985, программа GENEPOP) и на основе оценок F_{ST} (Wright, 1931). С помощью программы MSA v. 4.05 (Dieringer, Schlotterer, 2003) рассчитывали хорд-дистанции D_{CE} (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Takezaki, Nei, 1996) между популяциями и формами гольцов, на их основании строили NJ деревья в программе PHYLIP v. 3.6 (Felsenstein, 2004). Устойчивость топологии проверяли с помощью бутстрэп анализа (2000 псевдореплик). Для графического представления генетической сегрегации симпатрических форм в программе Genetix v. 4.0 (Belkhir *et al.* 2002) проводили факторный анализ матриц мультилокусных генотипов. Распределение генетического разнообразия при анализе мтДНК и микросателлитной ДНК исследовали с помощью AMOVA в программе Arlequin v. 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005).

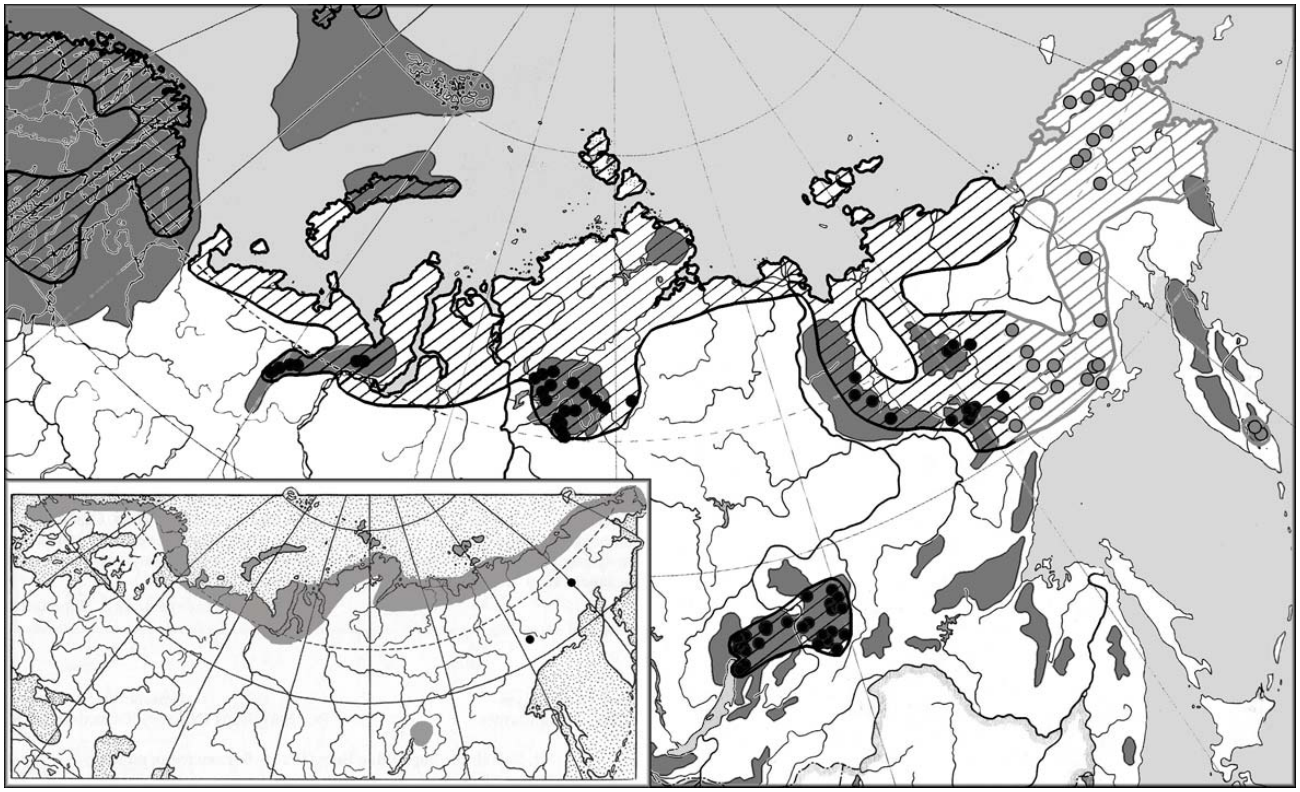


Рис. 2. Современный ареал гольцов арктической группы на территории Сибири и сопредельных областей (косая штриховка), наложенный на карту распространения оледенений в поздневалдайскую-сартанскую ледниковую эпоху 20000-18000 лет назад (показаны темно-серым цветом). Кружки - горные популяции. (По оригинальным и литературным данным; границы оледенений по: Динамика ландшафтных компонентов…, 2002). Черные штриховка и кружки – ареал арктического гольца, светло-серые - гольца Таранца, граница проведена приблизительно. Ареал мальмы не показан. На врезке - ареал по прежним представлениям (из Решетников и др., 2002).

Глава 3. Распространение арктических гольцов

В ходе поисковых работ в Забайкалье обследованы около 80 горных озер, арктический голец обнаружен в 30 из них, в том числе в 22 - впервые. Это свидетельствует о значительно более широком распространении гольца в Забайкалье, чем было известно до сих пор. Распространение гольцов на северо-востоке континентальной Сибири изучалось на основе материалов, собранных,

преимущественно, А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра). Были обнаружены популяции в бассейнах Алдана, Яны, Индигирки и Колымы (Алексеев, Кириллов, 2001, 2003; Осинов и др., 2003; Гудков и др., 2003; Alekseyev *et al.*, 2009a).

На основании собственных и литературных данных составлена карта распространения гольцов арктической группы на территории Сибири и сопредельных областей (рис. 2). Очевидно, что их ареал шире, чем было принято считать, его границы в континентальной части Сибири находятся в пределах горных областей и накладываются на границы оледенений (рис. 2). Можно полагать, что он является остатком широкого древнего ареала, существовавшего на территории Сибири в холодные периоды и включавшего расположенные ниже предгорные и равнинные водоемы, в которых голец исчез после потепления.

Глава 4. Арктические гольцы из водоемов Сибири

В главе приводятся морфо-экологические данные об арктических гольцах из 40 озер Сибири. Каждому озеру дается характеристика (координаты, географическое положение, размеры, глубина, рельеф, состав ихтиофауны, краткая история изучения), описываются состав выборок гольцов, их размеры, внешний вид, морфология, возраст, рост, размножение, биотопическое распределение – отдельно для каждой из симпатрических форм, проводится их сравнение.

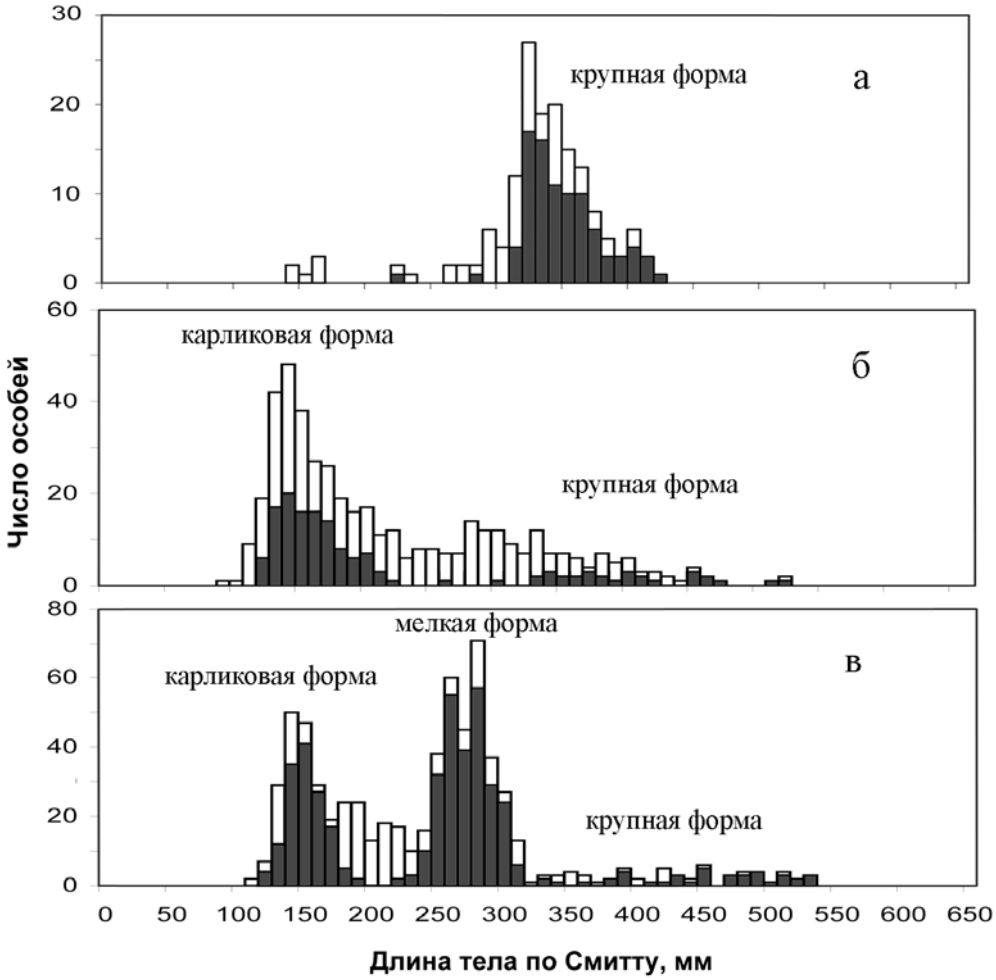
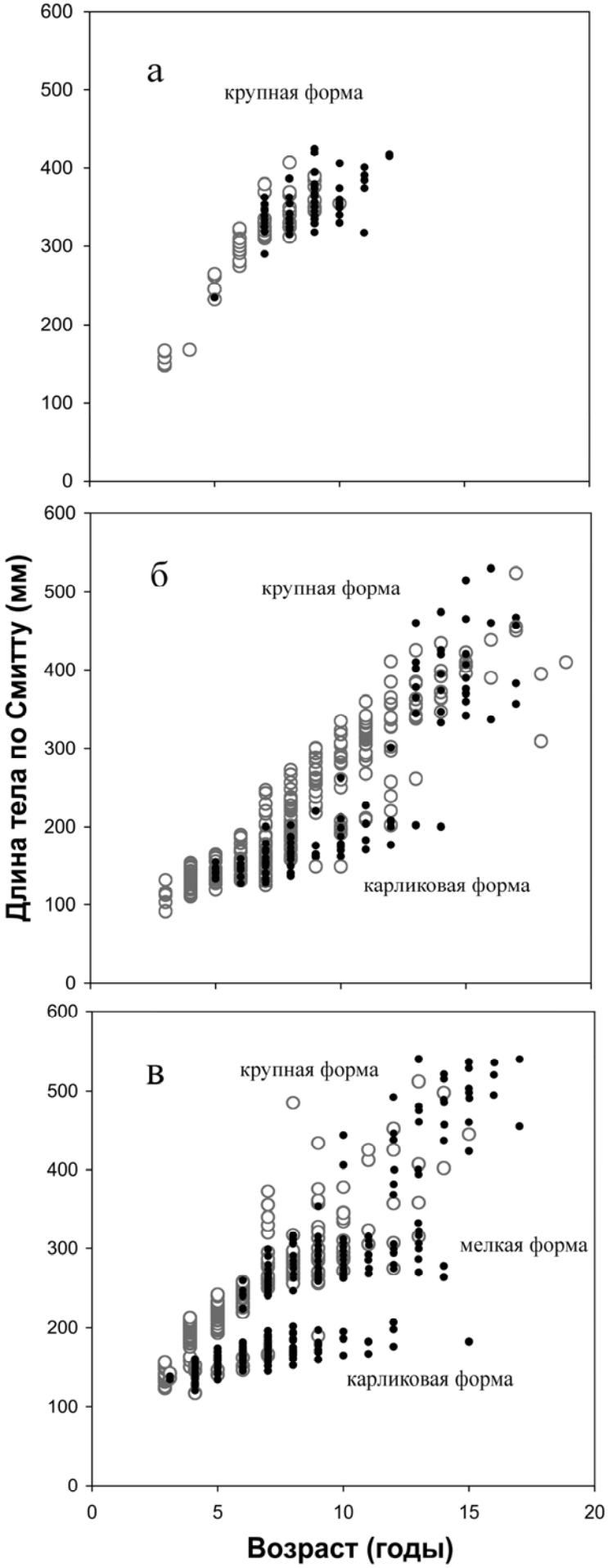


Рис. 3. Распределение по длине тела арктических гольцов в выборках из озер с одной (а, оз. Фролиха), двумя (б, оз. Кудушкит) и тремя (в, оз. Даватчан) симпатрическими формами, иллюстрирующее различия в размерах зрелых особей. Светлые столбцы – незрелые особи, тёмные – зрелые.



4.1. Арктические гольцы Забайкалья

В озерах Забайкалья обнаружено от 1 до 3 форм гольца, различающихся по размерам зрелых особей и темпу роста - карликовая, мелкая и крупная (Алексеев и др., 1997, 1999, 2000а,б; 2014; Алексеев, Пичугин, 1998; Alekseyev *et al.*, 1999, 2002, 2009а,б; 2013; Алексеев, 2001; Самусенок и др., 2006; Гордеева и др., 2010) (рис. 3,4).

В бассейне Байкала, помимо известной прежде популяции гольцов из оз. Фролиха (Georgi, 1775; Дорогостайский, 1924; Кожов 1942; Мухомедияров, 1942; Редкозубов, Мовчан, 1974; Савваитова и др., 1977), найдены две новые – в оз. Светлинское (Самусенок и др., 2006) и в оз. Амут (бас. Верхней Ангары), последняя - далеко от Байкала, вблизи водораздела с Леной. Эти находки позволяют предполагать проникновение гольца в бассейн Байкала из бассейна Лены через Верхнюю Ангару. Популяции озер Фролиха (рис. 3а, 4а) и Амут мономорфны, в оз. Светлинском обитают карликовая и мелкая формы, близкие по экологии (обе планктофаги) и морфологии.

В бассейне Чаи арктический голец ранее не отмечался. В оз. Номама обитает мелкая форма-бентофаг, в оз. Огиендо-1 – мелкая форма-полифаг со склонностью к бентофагии.

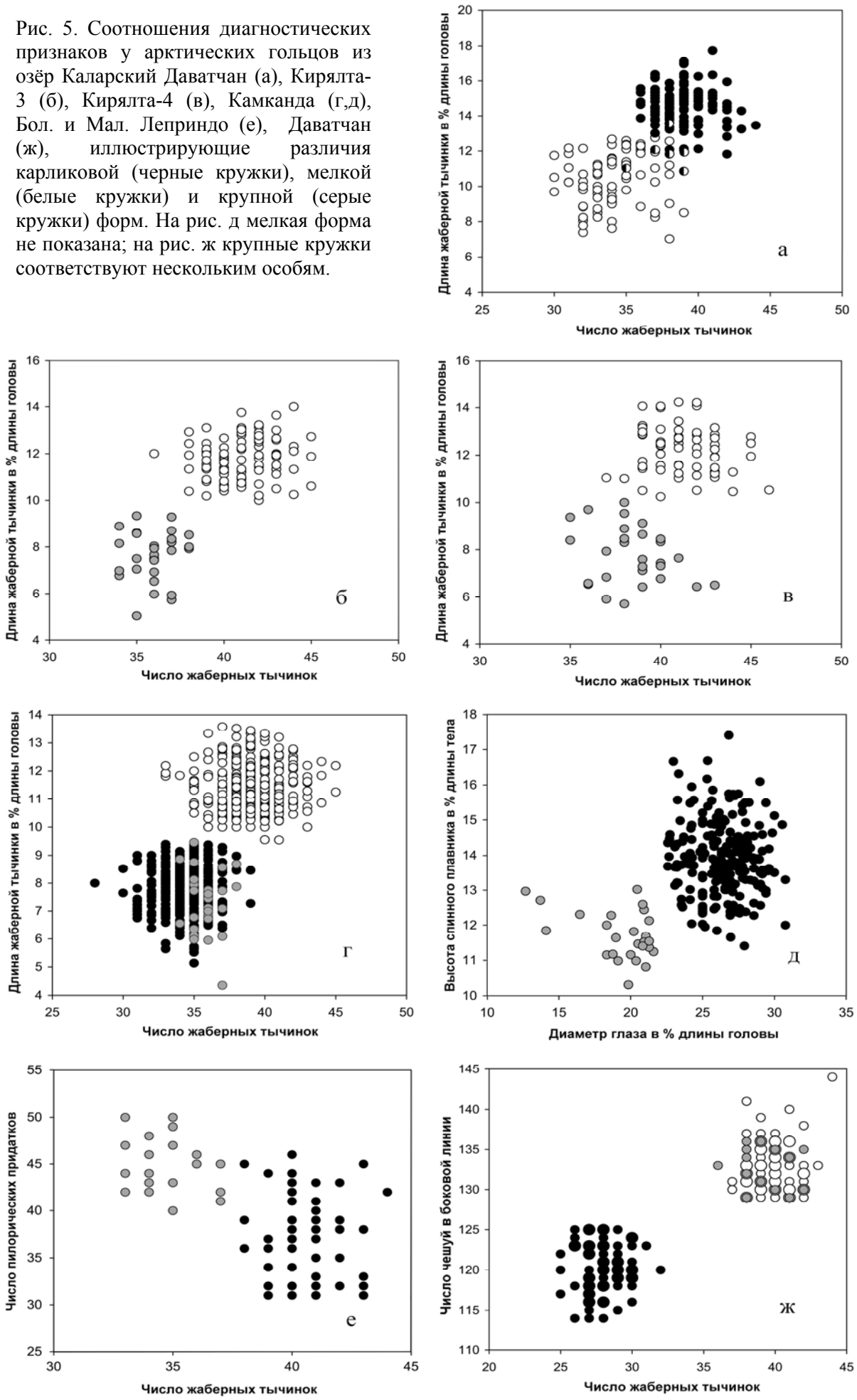
Рис. 4. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов в выборках из озер с одной (а, оз. Фролиха), двумя (б, оз. Кудушкит) и тремя (в, оз. Даватчан) симпатрическими формами, иллюстрирующее различия в темпе их роста. Светлые кружки – незрелые особи, чёрные – зрелые.

В обоих озерах единично встречаются гольцы крупной формы. В оз. Огиендо-3 популяция крупной хищной формы исчезла на протяжении периода исследований. В оз. Кудушкит обитают две многочисленные формы – карликовая, преимущественно планктоноядная, и крупная хищная (в начале жизни преимущественно насекомоядная) (рис. 3б, 4б). Формы находятся на ранней стадии морфологической дивергенции (Самусенок, 2000; Алексеев и др., 2000б; Alekseyev *et al.*, 2002).

В бассейне Витима обследовано 12 населенных гольцом озер. В ряде из них дифференциация гольцов выражена слабо. В них обитает либо одна крупная форма (Озерное-1, Озерное-4), либо мелкая и малочисленная крупная, сходная с мелкой по меристическим признакам (Амудиса, Даватчанда, Ирбо, Соли, Падоринское). В последних пяти озерах выделение крупных гольцов в самостоятельную форму весьма условно. В оз. Джело встречается карликовая форма и единично – мало дивергировавшая от неё мелкая. В оз. Крестаки-1 обнаружены многочисленные малотычинковые крупная (хищники), мелкая (полифаги-инсектофаги) и карликовая (преимущественно бентофаги) формы (Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002). Карлики находятся на ранней стадии обособления от крупной и мелкой форм по меристическим признакам (Алексеев и др., 2000б). В оз. Леприндокан обитают две близкие по морфологии многотычинковые формы: мелкая – глубоко специализированный планктофаг и крупная – хищник (Савваитова и др., 1981; Алексеев и др., 2000а,б). В оз. Бол. Намаракит обнаружены своеобразные глубоководная карликовая и прибрежная мелкая формы, обе многотычинковые планктофаги (Алексеев и др., 1997), имеются данные о наличии в прошлом крупной формы. Формы характеризуются особенностями окраски, увеличенными размерами плавников у самцов, сильно выраженными различиями между полами, имеют педоморфные черты, несколько отличаются друг от друга по меристическим признакам и сильно - по пропорциям тела. Карлики - самые долгоживущие гольцы Забайкалья. Наиболее глубока дифференциация между формами в оз. Каларский Даватчан (рис. 5а), где обитают многотычинковые и самые длиннотычинковые среди всех изученных в этой работе гольцов карлики-планктофаги, мало- и короткотычинковые, преимущественно рыбоядные, мелкие и хищные крупные гольцы. Карликовые гольцы отличаются от мелких и крупных по нескольким меристическим признакам, что указывает на высокую степень их репродуктивной изоляции, но близки к ним по пропорциям тела. Морфологических различий между мелкой и крупной формами не выявлено.

В бассейне Олекмы арктические гольцы исследованы в 11 озерах. В нем отмечено наибольшее число «пучков» глубоко дивергировавших по морфологии симпатрических форм, наблюдается наибольший спектр различий по числу жаберных тычинок, в нескольких озерах встречаются глубоко специализированные формы-планктофаги. В озёрах Усу и Леша обитают гольцы мелкой формы (соответственно, многотычинковые планктофаги и малотычинковые бентофаги) и единично встречаются морфологически сходные с ними крупные гольцы. В остальных озерах были отмечены более или менее многочисленные симпатрические формы, хотя в нескольких крупная или мелкая формы исчезли или сильно сократились в численности. В оз. Североничатское обитают две сходные по меристическим признакам формы – карликовая, планктофаг, и крупная, хищник, со средним числом коротких жаберных тычинок. Токко - озеро с тремя формами гольцов (крупная на протяжении периода исследований уничтожена, мелкая стала редкой), обнаруживающими невысокую степень морфологической дивергенции: карликовая форма несколько отличается от мелкой и крупной по меристическим признакам, последние две по ним идентичны (Алексеев и др., 2000б).

Рис. 5. Соотношения диагностических признаков у арктических гольцов из озёр Каларский Даватчан (а), Кирялта-3 (б), Кирялта-4 (в), Камканда (г,д), Бол. и Мал. Лепринди (е), Даватчан (ж), иллюстрирующие различия карликовой (черные кружки), мелкой (белые кружки) и крупной (серые кружки) форм. На рис. д мелкая форма не показана; на рис. ж крупные кружки соответствуют нескольким особям.



Трофическая специализация карликовой и мелкой форм выражена слабо (обе в основном насекомоядные, карлики со склонностью к бентофагии), крупная форма - хищник (Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002). Карликовая и мелкая формы репродуктивно изолированы за счет больших различий в сроках нереста. В двух соединенных озерах Кирялта-3 и Кирялта-4 обитают мелкие планктофаги и крупные хищники, различающиеся по длине и числу жаберных тычинок (рис. 5 б,в) и другим морфологичским признакам. В оз. Кирялта-3 морфологические различия между формами больше. Гольцы мелкой формы из этих озёр вместе с гольцами карликовой из озёр Бол. и Мал. Леприндо имеют наибольшее число тычинок из всех гольцов Забайкалья (в среднем >40). В оз. Камканда симпатричны карликовые бентофаги, мелкие планктофаги и крупные хищники. Карликовые и мелкие гольцы значительно перекрываются по размерам тела, но различаются по длине и числу жаберных тычинок (рис. 5 г), некоторым другим меристическим признакам и пропорциям тела. Крупные гольцы отличаются от карликовых по пропорциям тела (рис. 5д). В этом озере наблюдается глубокая морфологическая дифференциация трех форм.

В сообщающихся озерах Бол. и Мал. Леприндо (рис. 5е) встречались хищные гольцы крупной формы (Пронин, 1967; Савваитова и др., 1981), уничтоженные в начале 1980-х годов (Алексеев и др., 2000а) и глубоко специализированные к планктофагии глубоководные карликовые гольцы (Алексеев и др., 2000а,б.; Alekseyev *et al.*, 2002, 2013). Карликовые гольцы из этих двух озер много- и длиннотычинковые, они морфологически близки, но различаются по темпу роста и представляют две отдельные популяции. Крупные гольцы составляли единое стадо (Пронин, 1967) и значительно отличались от карликов по числу жаберных тычинок и пилорических придатков. Обнаружены значительные различия всех трёх группировок по времени и местам нереста. В небольшом оз. Гольцовое, соединенном с оз. Бол. Леприндо, обитали карликовая, мелкая (многотычинковые планктофаги) и крупная (хищник) формы, в настоящее время сохранились только первая и, единично, последняя. Карликовая и мелкая формы были близки по меристическим признакам (Савваитова и др., 1981, Алексеев и др., 2000а). В оз. Даватчан встречаются три формы (рис. 3в, 4в), из которых две, крупный хищник и мелкий специализированный планктофаг, морфологически близки (имеют большое число жаберных тычинок и сходные пропорции тела) (Савваитова и др., 1981; Alekseyev *et al.*, 1999; Алексеев и др., 2000б). Карликовые гольцы глубоководные, имеют необычную однотонную светлую окраску, характеризуются сезонной сменой питания с планктона на бентос (Самусенок, 2000; Алексеев и др., 2000а; Alekseyev *et al.*, 2002) и отличаются большим морфологическим своеобразием (Алексеев, Пичугин, 1998), резко обособляясь от симпатрических форм по меристическим признакам и пропорциям тела. Наибольшие различия наблюдаются по числу жаберных тычинок и чешуй в боковой линии (рис. 5 ж), а также по числу позвонков и пилорических придатков. Карликовая и мелкая формы репродуктивно изолированы, сроки их нереста различаются на 4 месяца (Павлов и др., 1993; Алексеев и др., 2000а; Павлов, Осинов, 2008).

4.2. Арктические гольцы северо-востока Сибири

В бассейне Алдана гольцы ранее не отмечались, нами (Алексеев, Кириллов, 2001; Alekseyev *et al.*, 2009а) они были обнаружены в трех озерах (Сикумэ, Тунэрндэ, Джампа-Кюель) в бассейне р. Вост. Хандыга вблизи водораздела с Индигиркой. В бассейне верхней/средней Яны гольцы обнаружены также в трех озерах (Улахан-Силян-Кюель, Лыбалах, Кегюлюк), расположенных в восточных отрогах Верхоянского хребта; в

бассейне верхней/средней Индигирки – в пяти озерах в системах рек Кобюма (Кобюма-1, 1а, 2) и Чибагалах (Урасалах-Кюель, Кенгре), (Алексеев, Кириллов, 2003б; Осинов и др., 2003; Alekseyev *et al.*, 2009а), Колымы – в бассейне р. Рассоха (оз. Черечень) (Гудков и др., 2003). В оз. Тунэрндэ отмечены карликовая и мелкая (единично – также крупная) формы, Лыбалах, Кенгре, Урасалах-Кюель – мелкая и крупная, Черечень – карликовая и крупная формы. В озерах Улахан-Силян-Кюель и Кобюма-1 пока найдена только карликовая форма, Сикумэ, Кегюлюк – мелкая, Джампа-Кюель, Кобюма-2 – крупная. Карликовая и мелкая формы из оз. Тунэрндэ значительно различаются по пропорциям тела, имеют небольшие различия по меристическим признакам, питаются бентосом, куколками хирономид, мелкие – также имаго насекомых; полностью расходятся по времени нереста и репродуктивно изолированы. В оз. Черечень крупные гольцы – хищники, карликовые – зоопланктофаги. Отмечены значительные межпопуляционные различия по числу жаберных тычинок, но крайне многотычинковые (в среднем >38 тычинок) гольцы найдены только в оз. Урасалах-Кюель. Наибольшая морфологическая диверсификация обнаружена в бассейне Индигирки.

4.3. Арктические гольцы архипелага Северная Земля

Арктические гольцы из безымянного озера на о. Большевик (архипелаг Северная Земля) были изучены для сравнения с гольцами из горных районов Сибири, описание гольцов этого архипелага дается впервые (Алексеев и др., 2003б). Здесь также обнаружены симпатрические формы – карликовая и крупная, обе бентофаги. Они сходны друг с другом по меристическим признакам и близки по ним к гольцам из водоемов Таймыра и Новой Земли.

Глава 5. Эволюционная диверсификация арктических гольцов Сибири

5.1. Дифференциация по морфологии

5.1.1. Дифференциация по меристическим признакам

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). При этом использование их для определения родственных отношений разных группировок гольцов ограничено, поскольку они могут параллельно приобретать сходные состояния в разных популяциях при действии сходных векторов отбора.

Наибольшая диверсификация наблюдается по числу жаберных тычинок (рис. 6). В Забайкалье в разных популяциях и у разных форм гольцов оно варьирует от 25 до 46 и достигает здесь самых высоких значений среди представителей рода *Salvelinus*, за исключением *S. elgyticus* (и *Salvethymus svetovidovi,* если его относить к р. *Salvelinus,* как это следует из генетических данных (Osinov *et al.*, 2015)). Здесь доминируют популяции многотычинковых гольцов (Алексеев и др., 2000б). Ряд аллопатрических популяций различается по этому признаку без перекрывания или с небольшим перекрыванием; по нему также наблюдаются наибольшие различия между симпатрическими формами. Выделяются формы с небольшим (средние значения <36) и с большим (>38) числом тычинок. Внутриозерная дивергенция форм гольцов по этому признаку – результат трофической специализации; наибольших значений он достигает у специализированных планктофагов.

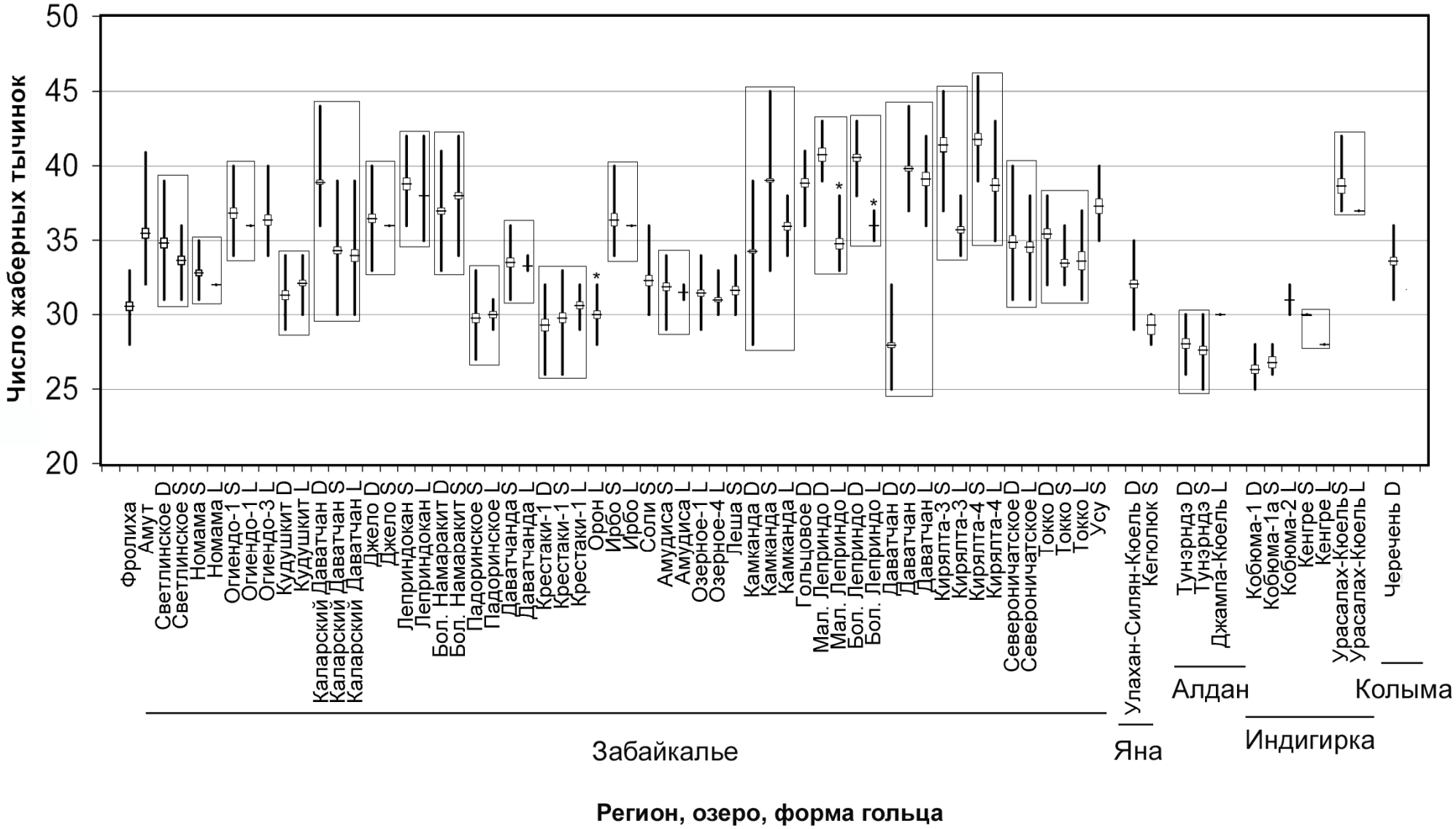


Рис. 6. Число жаберных тычинок у арктических гольцов из горных озер Сибири. Вертикальная линия - пределы варьирования, горизонтальная - среднее, прямоугольник - удвоенная ошибка среднего. D – карликовая, S- мелкая, L – крупная форма. Симпатрические формы обведены рамками. Данные по исчезнувшим крупным гольцам из озер Орон, Мал. и Бол. Леприндо (помечены звёздочкой) взяты из работ Пронина (1967); Калашникова (1978) и Савваитовой с соавторами (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 водоемов, даже если эти гольцы питаются планктоном. Очевидно, существенное увеличение числа жаберных тычинок у гольцов происходит в результате относительно длительного отбора при изоляции в глубоководных богатых планктоном озерах.

Большое число тычинок гольцов из горных озер континентальной Сибири, видимо, связано с происхождением их от многотычинковых озерных предков. Такие предковые формы могли эволюционировать в крупных приледниковых палеоозерах Сибири в предшествующие ледниковые эпохи; дальнейшее увеличение числа тычинок происходило в современных озерах у форм, продолжавших специализацию к планктофагии. Многотычинковые формы неоднократно возникали в разных частях ареала арктических гольцов, а также в разных локальностях внутри этих регионов. В частности, независимое происхождение гольцов со средним числом тычинок >38 в разных озерах бассейнов Витима и Олекмы подтверждается молекулярно-генетическими данными (Alekseyev *et al.*, 2009; Gordeeva *et al.*, 2015).

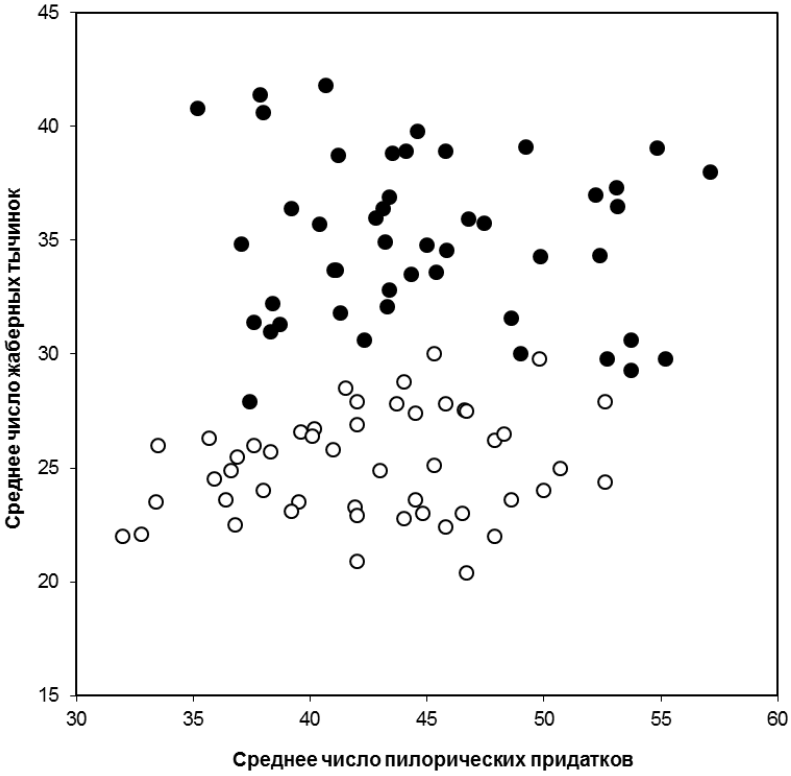


Рис. 7. Соотношение среднего числа пилорических придатков и среднего числа жаберных тычинок у гольцов *S. alpinus* complex. Черные кружки – Забайкалье (наши данные, каждый кружок соответствует одной форме из одного озера), белые – остальная часть ареала (по Савваитовой и Волобуеву (1978) - гольцы «альпиноидного» и «высокоарктического» морфотипов).

Число пилорических придатков у гольцов Сибири варьирует примерно в тех же пределах, что у большинства гольцов из других частей ареала, причем некоторые аллопатрические популяции по нему не перекрываются. На рис. 7 показано соотношение среднего числа жаберных тычинок и пилорических придатков у арктических гольцов из разных частей ареала. Размах вариации по этим признакам у арктических гольцов внутри небольшого участка ареала в Забайкалье сравним с таковым на всем остальном ареале, что вкупе с другими данными позволяет рассматривать Забайкалье как один из основных центров разнообразия гольцов.

В дендрограмме различий арктических гольцов Забайкалья по совокупности 10 меристических признаков прослеживается тенденция к объединению друг с другом симпатрических пар форм, а не гольцов одной формы из разных озер (рис. 8), что свидетельствует о происхождения внутриозерных форм гольца в Забайкалье

преимущественно в результате симпатрического формообразования, а не множественных инвазий. В то же время, морфологические данные не дают оснований судить о происхождении внутриозерных форм в случаях их глубокой дивергенции по меристическим признакам.

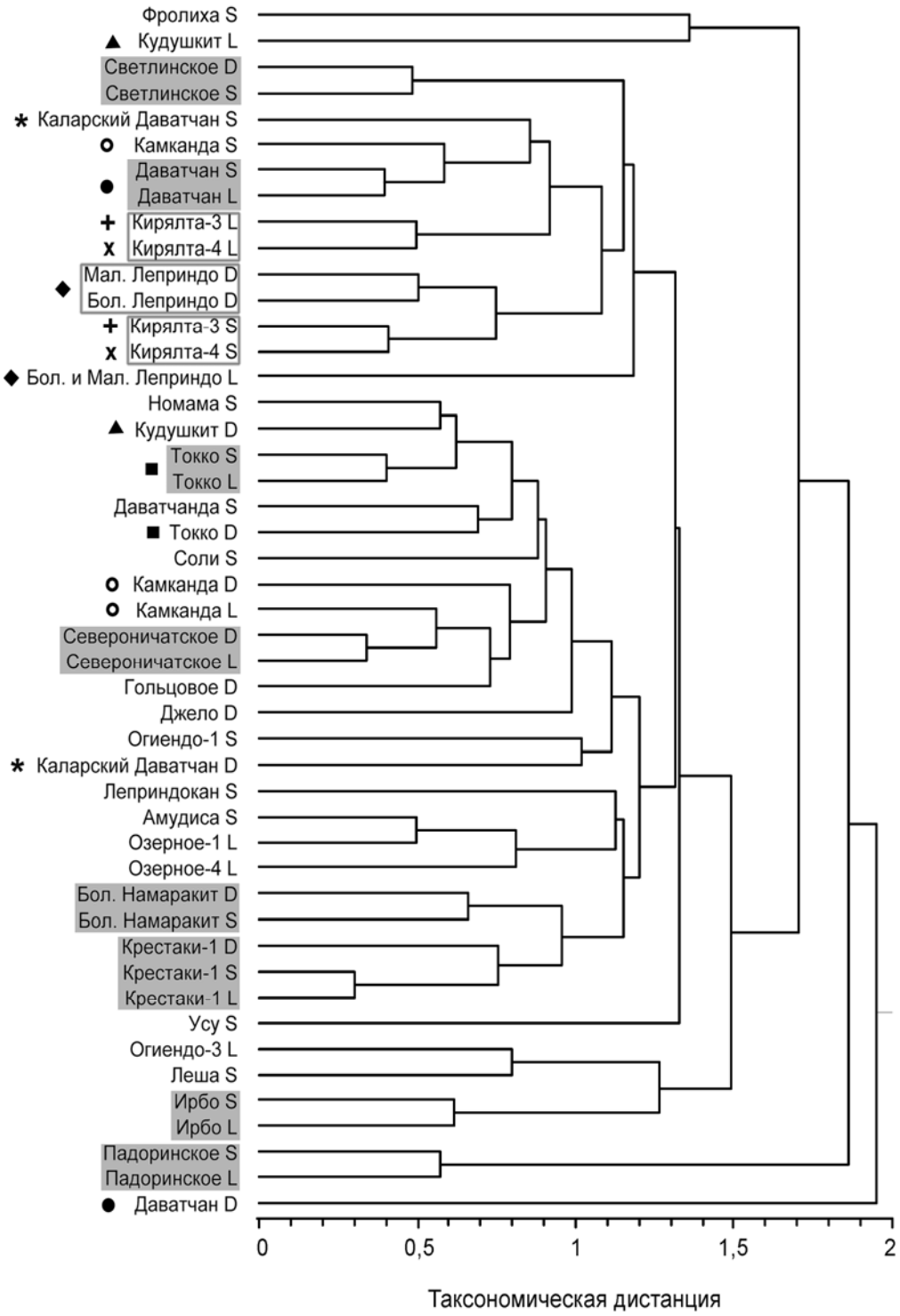


Рис. 8. Дендрограмма различий между выборками карликовой (D), мелкой (S) и крупной (L) форм арктического гольца из озер Забайкалья по 10 счетным признакам, построенная методом UPGMA. Образующие сестринские группы выборки симпатрических форм выделены серыми прямоугольниками, не образующие помечены значками. Рамками обведены кластеризующиеся вместе выборки одноименных форм из парапатрических популяций соседних соединяющихся озер.

При анализе главных компонент в одних озерах скаттеры симпатрических форм в пространстве первых двух ГК полностью перекрываются (Сверонитчатское, Светлинское), т.е. различия по меристическим признакам отсутствуют, в других одна форма в той или иной степени отличается от другой (Бол. Намаракит, Кудушкит, Кирялта-4) или от двух других (Токко, Крестаки-1), но распределения трансгрессируют, в третьих перекрывания практически нет, но хиатус отсутствует (Кирялта-3 – между двумя формами, Камканда – между двумя из трех, Каларский Даватчан, Бол. и Мал. Лепридо – между одной и двумя другими); наконец, в оз. Даватчан имеется большой разрыв между одной и двумя другими формами (рис. 9).

Таким образом, в разных озерах наблюдаются разные уровни различий симпатрических форм по счетным признакам - от полной идентичности до полной обособленности; этот ряд соответствует разным стадиям их внутриозерной дивергенции в ходе эволюции.

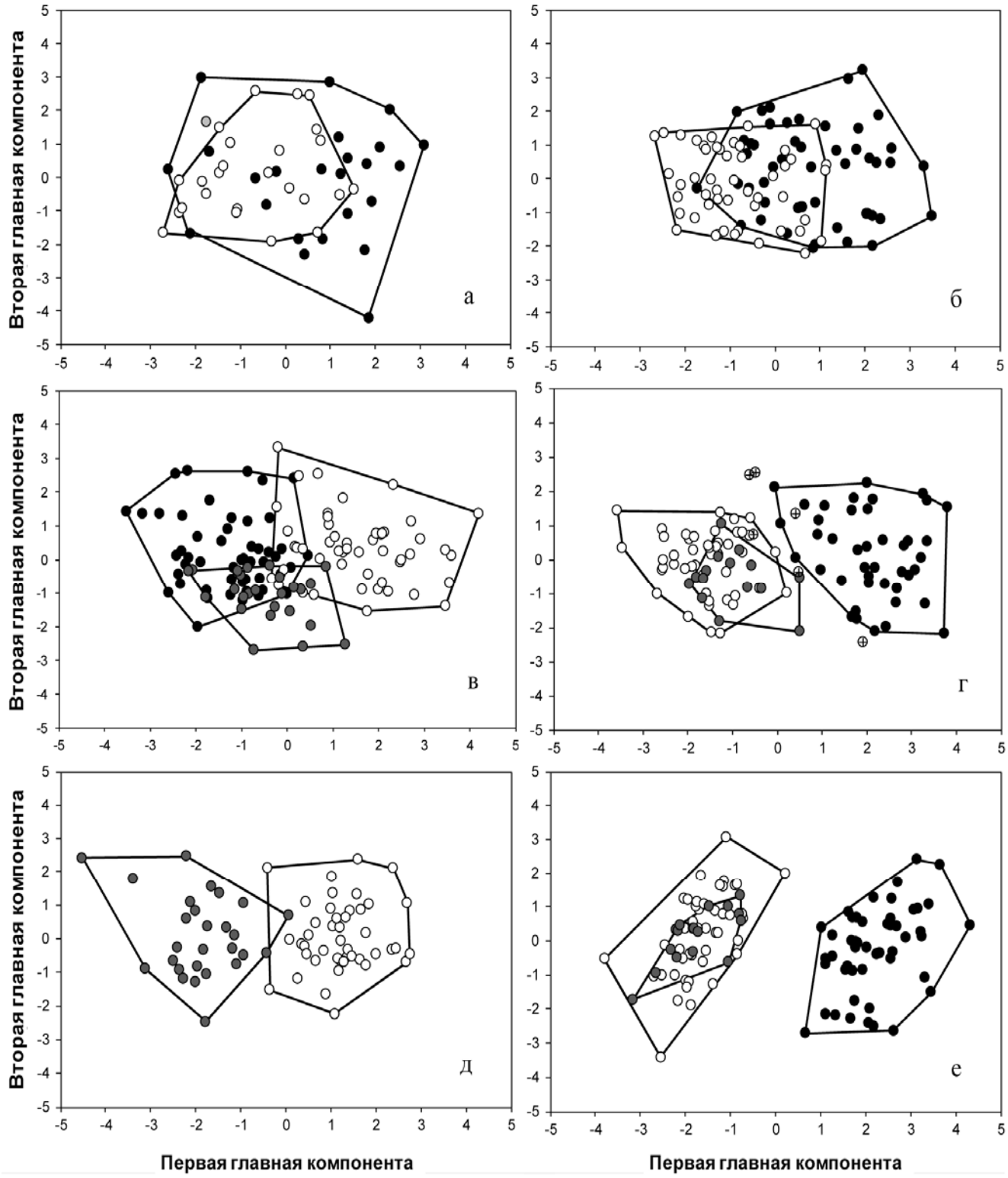


Рис. 9. Распределение симпатрических форм арктического гольца из 6 озер Забайкалья в пространстве первых двух главных компонент (10 меристических признаков). а – Светлинское, б – Бол. Намаракит, в – Камканда, г – Каларский Даватчан, д – Кирялта-3, е – Даватчан. Черные кружки – карликовая форма, светлые – мелкая, серые – крупная, кружки с крестиком – промежуточные особи. Озера расположены в порядке возрастания обособленности симпатрических форм.

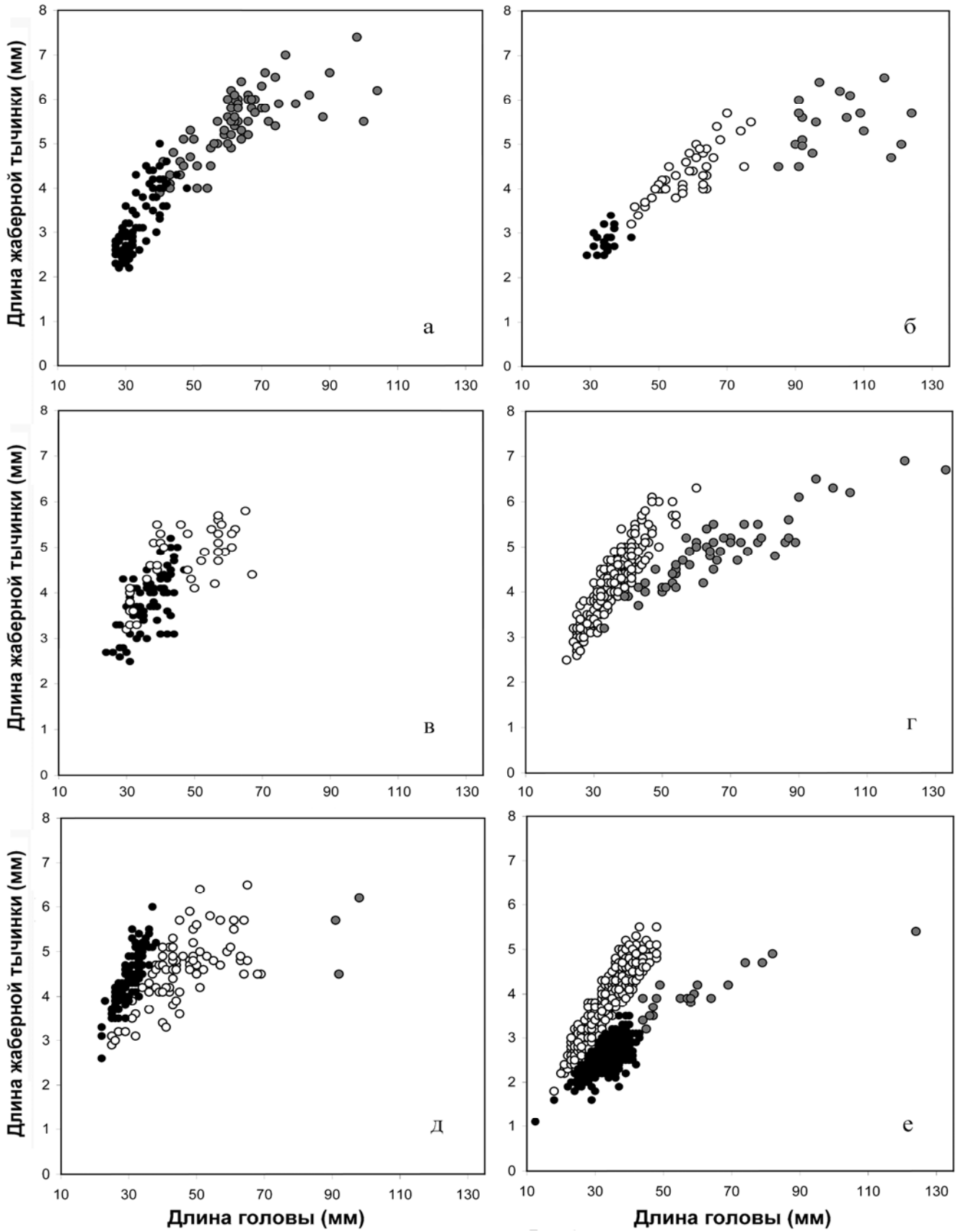


Рис. 10. Изменения длины наибольшей жаберной тычинки с длиной головы у арктических гольцов из некоторых озер Забайкалья. а – Кудушкит, б – Крестаки-1, в – Бол. Намаракит, г – Кирялта-3,-4, д – Каларский Даватчан, е – Камканда. Черные кружки – карликовая форма, светлые – мелкая, серые – крупная. а-в - рост тычинок у симпатрических форм укладывается в один канал, г-е – в разные (г – мелкая - крупная, д – карликовая - мелкая+крупная , е – мелкая – карликовая+ крупная).

5.1.2. Дифференциация по длине жаберных тычинок

Длина жаберных тычинок – крайне важный для анализа диверсификации арктических гольцов (Романов, 1983; Partington, Mills 1988; Alekseyev *et al.*, 2002), но мало используемый признак. В связи с нелинейным ростом тычинок у гольцов по отношению к росту тела и его частей (Martin, Sandercock, 1967; Alekseyev *et al.*, 2002), нами определялся индекс длины наибольшей тычинки в % длины головы (lsb) у рыб небольших размеров (от 8-10 до 25-32 см), при которых рост тычинок близок к изометрическому. Также анализировались изменения абсолютной длины тычинок с ростом. Средний индекс длины тычинок в изученных выборках коррелирован со средним их числом ($r=0.66$, $p<0.001$), поскольку увеличение обоих показателей поддерживается отбором при эволюции в сторону планктофагии. Выделяются группировки длиннотычинковых (lsb>10.5%) и короткотычинковых (lsb<10.5%) гольцов. В первую попадают преимущественно многотычинковые (среднее число тычинок 36-41) планктофаги, во вторую - преимущественно хищники, бентофаги и полифаги со средним числом тычинок 26-37.

Симпатрические формы гольцов при низкой степени дивергенции по меристическим признакам (в озерах Падоринское, Крестаки-1, Токко, Кудушкит, Бол. Намаракит) мало дивергируют и по длине тычинок, а при высокой (в озерах Каларский Даватчан, Камканда, Кирялта-3,4, Даватчан) значительно по ней различаются: в первом случае рост тычинок симпатрических форм укладывается в один канал, а во втором – в разные (рис. 10).

5.1.3. Дифференциация по пропорциям тела

Учитывая разные размеры гольцов и аллометрический рост частей их тела, для сравнения симпатрических форм был проведен анализ абсолютных значений 27 промеров тела методом главных компонент (ГК). Получены «онтогенетические каналы» (Mina *et al.* 1996) особей в пространстве морфометрических признаков (рис. 11). При этом первая ГК в основном отражает изменения общего размера, а вторая – формы тела (Tissot, 1988; James, McCulloch, 1990).

В озерах Крестаки-1 (рис. 11 а), Падоринское, Кирялта-4 и, вопреки ожиданиям, Каларский Даватчан (рис. 11 б), симпатрические формы укладываются в один онтогенетический канал, лишь отдельные гольцы крупной формы уклоняются за счет сенильных изменений. В озерах Бол. Намаракит (рис.11 в) и Токко каналы карликовых и мелких гольцов имеют общее начало, но рано дивергируют. В оз. Камканда (рис. 11 г) карликовые и мелкие гольцы имеют разные, но частично перекрывающиеся каналы, канал крупной формы в области малых размеров перекрывается с каналом мелкой. Наконец, в озере Кирялта-3 (рис. 11 д) каналы мелкой и крупной форм, а в оз. Даватчан (рис. 11 е) - карликовой с одной стороны и лежащих в одном канале мелкой и крупной – с другой не перекрываются на всем интервале длин, начиная с самых мелких особей в выборках.

Таким образом, в разных озерах 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 основу. Степень различия симпатрических форм по пропорциям тела соответствует, хотя и не полностью, степени их различий по меристическим признакам и длине жаберных тычинок.

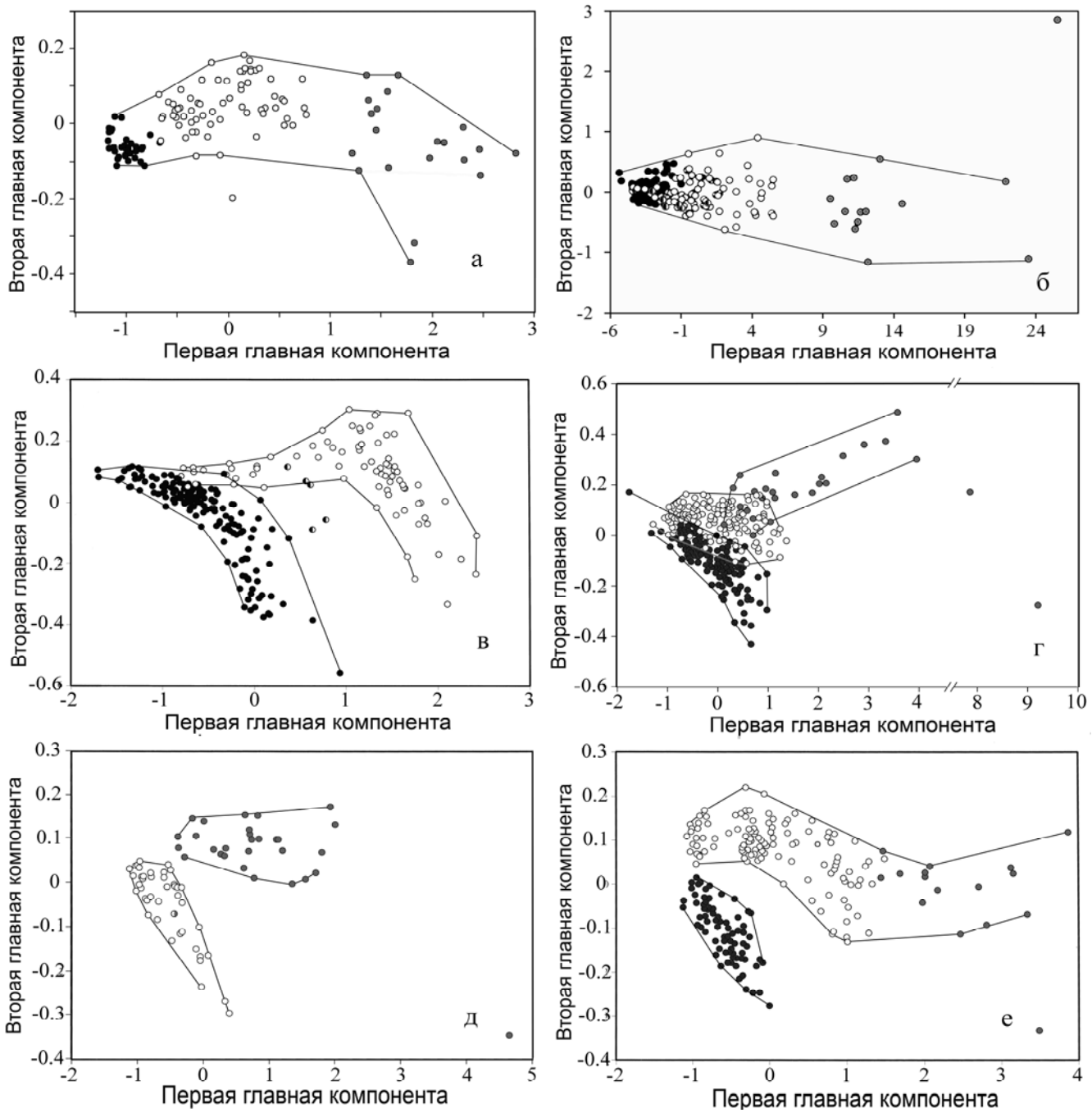


Рис. 11. «Онтогенетические каналы» арктических гольцов из некоторых озер Забайкалья в пространстве первых двух главных компонент (27 абсолютных промеров тела). а – оз. Крестаки-1, б – оз. Каларский Даватчан, в – оз. Бол. Намаракит, г – оз. Камканда, д – оз. Кирялта-3, е – оз. Даватчан. Черные кружки – карликовая форма, светлые – мелкая, серые – крупная; закрашенные наполовину – промежуточные особи, линии – границы каналов. а, б – разные формы попадают в один канал; в – каналы двух форм перекрываются при малых размерах, затем расходятся; г – каналы карликовой и мелкой форм частично перекрываются в течение всей жизни, крупной и мелкой – при малых размерах крупной формы; д, е – каналы форм не перекрываются (в оз. Даватчан (е) канал карликовой формы отделён от общего канала мелкой и крупной).

5.1.4. Редукция окостенений

Данный раздел работы посвящён процессам параллельной педоморфной редукции окостенений у гольцов при их эволюции в сторону планктофагии. Обнаружено, что у некоторых арктических гольцов Забайкалья отсутствуют supraorbitale-1, supraorbitale-2, передние interneuralia (predorsalia), orbitosphenoideum (рис. 12) (Алексеев и др., 1997).

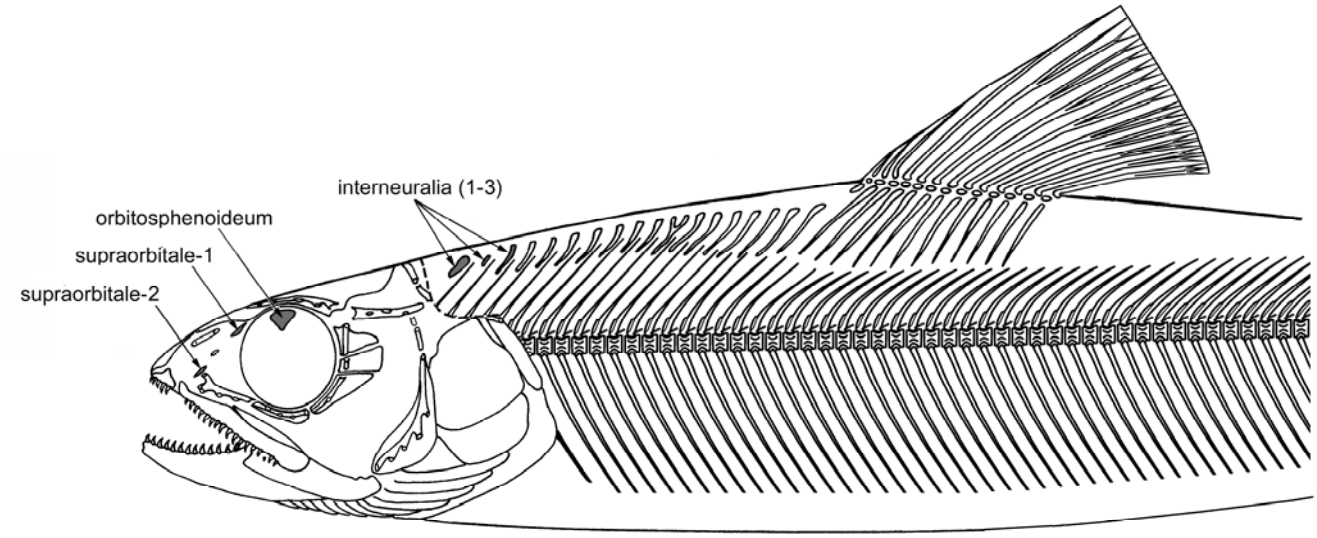


Рис. 12. Окостенения, подверженные редукции у арктических гольцов Забайкалья и у *Salvethymus svetovidovi*.

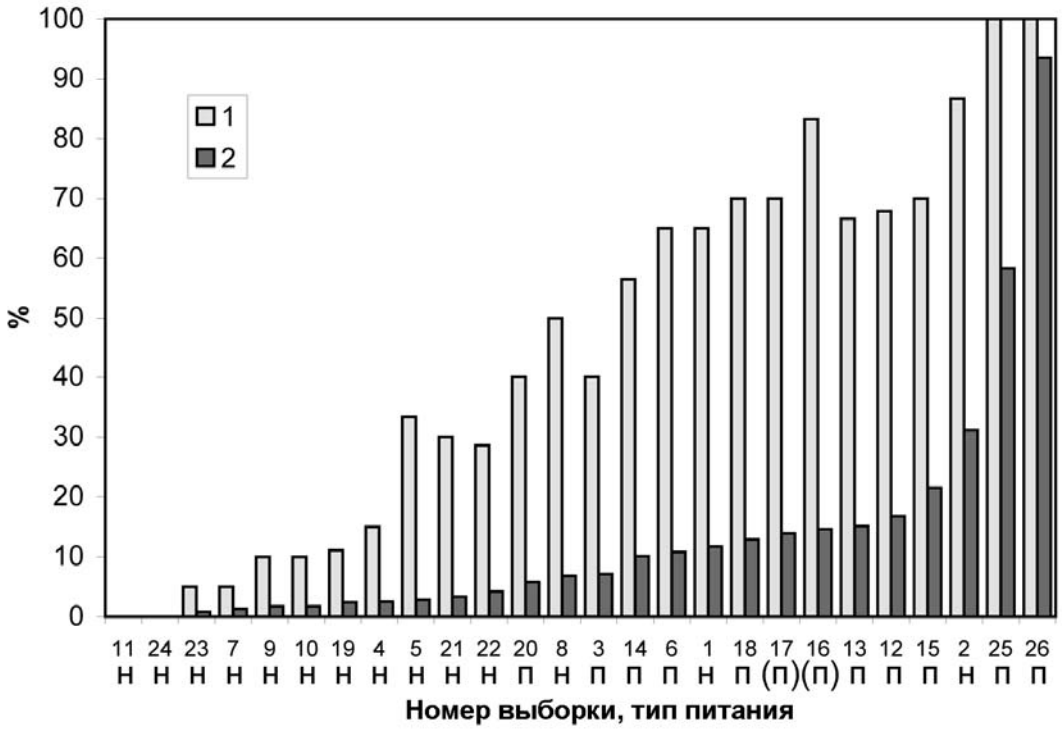


Рис. 13. Процент особей, у которых отсутствует хотя бы один из шести скелетных элементов (supraorbitale-1, supraorbitale-2, orbitosphenoideum, первое, второе и третье interneuralia) (1) и средний процент редукции этих шести элементов (сумма отсутствующих окостенений у всех особей в выборке в процентах от максимально возможного числа окостенений) (2) у арктических гольцов Забайкалья и у *Salvethymus svetovidovi*. 1-24 – выборки взрослых гольцов из озер Забайкалья (1 – оз. Номама, S; 2- оз. Огиендо-3, L; 3-5 – оз. Кудушкит, D, L(< и >37 см); 6 – оз. Ирбо, S; 7 – оз. Падоринское, S; 8 – оз. Даватчанда, S; 9-11 – оз. Крестаки-1, D,S,L; 12,13 - оз. Бол. Намаракит, D,S; 14 - оз. Леприндокан, S; 15 - оз. Бол. Леприндо, D; 16 - оз. Гольцовое, D; 17-19 - оз. Даватчан, D,S,L; 20 - оз. Кирялта-4, S; 21 - оз. Леша, S; 22-24 - оз. Токко, D,S,L; 25 – сеголетки (оз. Леприндокан, оз. Даватчан, S) (D,S,L – карликовая, мелкая, крупная формы); 26 – *S. svetovidovi* (рассчитано на основе данных Черешнева и Скопеца, 1990). П – планктофаги, (П) – сезонные планктофаги, Н – не-планктофаги (бентофаги, хищники, насекомоядные). Выборки расположены в порядке возрастания среднего процента редукции костей.

Те же окостенения редуцированы у высокоспециализированного гольца-планктофага - длинноперой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi* (Черешнев, Скопец, 1990). Нами было показано, что эти кости появляются в онтогенезе гольцов в числе последних (Alekseyev, Power, 1995) и, следовательно, должны в первую очередь утрачиваться в случаях педоморфоза (Gould 1977; Alberch *et al.* 1979; McNamara 1986).

Степень редукции окостенений широко варьирует между популяциями и формами арктических гольцов Забайкалья (Алексеев, 2000), наиболее велика она у планктофагов (рис. 13). У них в ходе эволюции остановка дифференцировки скелета смещается на более ранние стадии развития, характерные для молоди, у которой закладка костей еще не закончилась, а заложившиеся кости не достигли дефинитивного размера и веса. Такое облегчение скелета имеет важное значение при пелагическом образе жизни. Таким образом, в разных популяциях и у разных форм арктических гольцов Забайкалья обнаруживаются разные начальные стадии того же процесса ювенилизации морфологии скелета за счет утраты конечных стадий развития, который на Чукотке привел к возникновению *Salvethymus*. Отсутствие одних и тех же костей у длинноперой палии Световидова и у гольцов Забайкалья - случай независимой и параллельной редукции структур в результате педоморфоза.

5.2. Дифференциация по биологическим показателям

5.2.1. Дифференциация по характеру роста

5.2.1.1. Размеры, рост, возраст созревания и продолжительность жизни

Различия по размерам зрелых особей - одна из наиболее характерных особенностей арктических гольцов (Johnson, 1980; Behnke, 1984; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen *et al.*, 2003). Они определяются различиями в темпе роста, его изменениями в онтогенезе и продолжительностью жизни. Изученные нами взрослые гольцы имели длину от 11 до 70 см и возраст от 3 до 33 лет. Группы построенных с использованием уравнения Берталанфи линий роста, соответствующие карликовой, мелкой и крупной формам из разных сибирских озер, заметно дивергируют в области старших возрастов, хотя не разделены четкими разрывами (рис. 14). При этом диапазоны варьирования асимптотической длины AC_{∞} не перекрываются (соответственно < 21 см, 23-42 см и >45 см).

Рост карликовых гольцов резко замедляется после первых 4-5 лет. Наиболее тугорослые карлики (AC_{∞} 15.5-17 см, K>0.44, средняя длина зрелых особей $AC_{ср}$ 14.4-16.4 см) обитают в озерах Светлинское, Крестаки-1, Каларский Даватчан, Бол. Лепринди, Токко; наиболее быстрорастущие (AC_{∞} 19.5-21 мм, K 0.30-0.40, $AC_{ср}$ 18.4-19.4 см) - в озерах Бол. Намаракит, Североничатское, Улахан-Силян-Кюель, Мал. Лепринди, Джело, Черечень.

Гольцы мелкой формы представляют весьма гетерогенную по характеру роста группу, в которой можно выделить две основные группировки. Гольцы первой (из озер Камканда, Кирялта-3,-4, Леша) имеют лишь немногим большие AC_{∞} (24-25 см) и $AC_{ср}$ (20-21 см) по сравнению с карликами, отличаются от них несколько менее резким замедлением роста (K 0.21-0.27) и попадают в промежуток между ними и второй группировкой, представленной быстрорастущими мелкими гольцами из озер Лепринди-кан, Ирбо, Даватчан, Огиендо-1, Токко, Светлинское, Номама, Крестаки-1(гр.2), Бол. Намаракит (AC_{∞} 30-42 см, $AC_{ср}$ 25-33 см, K 0.15-0.30). Промежуточное положение между двумя группировками занимают гольцы из озер Падоринское и

Даватчанда.

Кривые роста гольцов крупной формы образуют компактную группу, исключение составляют медленнорастущие гольцы из озер Кудушкит и Озерное-1, последние по характеру роста фактически промежуточны между крупной и мелкой формами. Важно отметить, что для многих гольцов крупной формы не характерно замедление роста в течение жизни, подразумеваемое моделью Берталанфи, что ограничивает ее применимость для его анализа. Более того, у некоторых особей в позднем онтогенезе наблюдаются ускорения роста, описываемые в следующем подразделе.

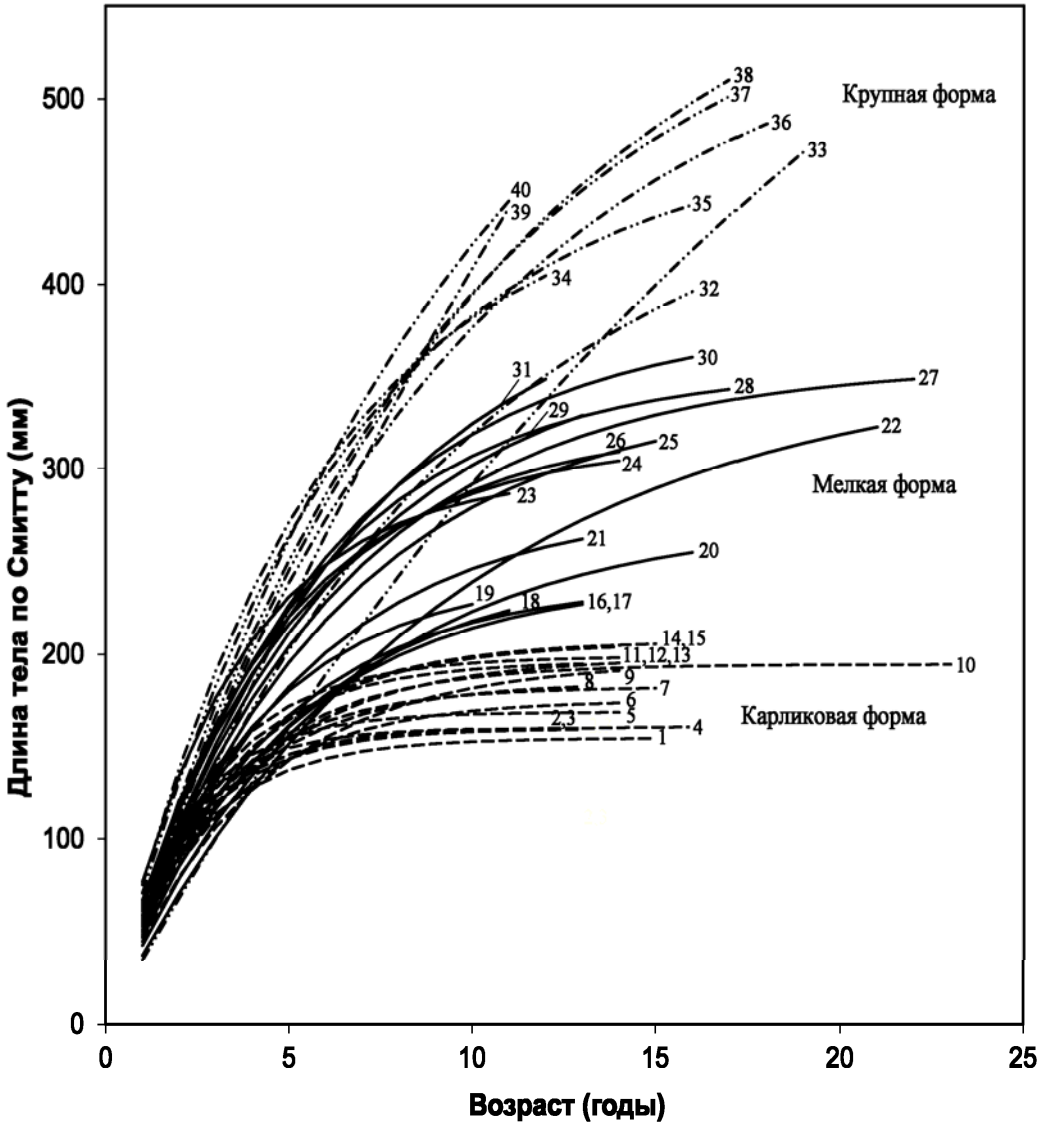


Рис. 14. Кривые роста разных форм арктического гольца из озер Сибири, построенные на основании уравнения Берталанфи. Карликовая форма (штрихпунктир): 1- Светлинское, 2 – Крестаки, 3 – Бол. Леприндо, 4 – Каларский Даватчан, 5 – Токко, 6 – Камканда, 7 – Даватчан, 8 – Гольцовое, 9 – Кудушкит, 10 – Бол. Намаракит, 11 – Североничатское, 12 – Улахан-Силян-Кюель, 13 - Мал. Леприндо, 14 – Джело, 15 – Черечень; мелкая форма (сплошные линии): 16 – Камканда, 17 – Кирялта-3, 18 – Лёша, 19 – Кирялта-4, 20 - Падоринское, 21 – Даватчанда, 22 – Амудиса, 23 – Леприндокан, 24 – Ирбо, 25 – Огиендо-1, 26 – Даватчан; 27 – Светлинское, 28 – Токко, 29 – Номама, 30 – Крестаки-1, 31 – Бол. Намаракит; крупная форма (штрихпунктир с двумя точками): 32 – Озерное-1, 33 – Кудушкит, 34- Фролиха, 35 – Озерное-4, 36 – Североничатское, 37 – Даватчан, 38 – Крестаки-1, 39 – Кирялта-3, 40 – Кирялта-4.

Максимальная продолжительность жизни среди изученных рыб (33 года), отмечена у крупных гольцов из самой северной популяции (с о-ва Большевик, Северная Земля). В южных популяциях она варьирует от 10 до 24 лет. У карликовых гольцов из разных озер максимальный возраст сходен: 13-16 лет (за исключением карликов из оз. Бол. Намаракит – 24 года). Гольцы мелкой формы имеют малую продолжительностью жизни в озерах Кирялта-3, Кирялта-4, Камканда, Леприндокан (до 11 лет, как исключение до 13-14), большую – в озерах Амудиса, Светлинское (21-22 года), в

остальных промежуточную (12-19 лет). У гольцов крупной формы малая продолжительность жизни отмечена в озерах Кирялта-3, Кирялта-4 и Камканда (11-13 лет), большая – в озерах Амудиса и Падоринское (21-22 года), средняя - в остальных озерах (16-19 лет). При симпатрии карликовые гольцы обычно имеют наименьшую, а крупные – наибольшую продолжительность жизни.

В разных озерах минимальный возраст зрелых гольцов карликовой формы 3-6 лет, мелкой - 5-11 лет; у последних наиболее раннее созревание отмечено в тех озерах, где они имеют наименьшую продолжительность жизни (Кирялта-3, 4, Лепринд окан, Камканда), а наиболее позднее – в оз. Светлинском, где они имеют наибольшую. Гольцы крупной формы созревают в 6-15 лет. У всех форм обнаруживается корреляция минимального возраста созревания со средней длиной зрелых особей ($r = 0.70$, 0.56 и 0.71 у карликов, мелких и крупных, соответственно; при объединении всех форм $r = 0.77$). Корреляция минимального возраста созревания с продолжительностью жизни не выявляется у карликов ($r = 0.10$), но имеется у мелких и крупных гольцов ($r = 0.63$ и 0.76).

Таким образом, выявлено большое разнообразие паттернов роста у арктических гольцов Сибири. Это разнообразие связано с генетическими особенностями гольцов и трофическими условиями водоемов. В сочетании с разной продолжительностью жизни оно определяет широкий спектр размеров взрослых особей, сравнимый со всем размерным диапазоном пресноводных рыб северных широт.

5.2.1.2. Ускорения роста в позднем онтогенезе и трансформации между формами

Известно, что в некоторых популяциях Северной Европы арктические гольцы в течение жизни трансформируются из более мелкой формы в более крупную (Skreslet, 1973; Nordeng, 1983; Adams, 1999): нерестятся несколько лет при размерах мелкой формы, затем пропускают несколько нерестовых сезонов, в течение которых быстро растут, и вновь начинают размножаться при крупных размерах. Изучение таких «горизонтальных» трансформаций (*sensu* Adams, 1999) важно для выяснения взаимоотношений симпатрических форм, в частности, соотношения эпигенетической и генетической компонент в их развитии. Для определения трансформаций изучали паттерны роста плавниковых лучей, хорошо отражающие периоды быстрого и медленного роста гольцов (Alekseyev *et al.*, 1999, 2009б).

Быстрому росту до наступления половой зрелости соответствуют широкие годовые зоны на срезах лучей, а последующему медленному росту - узкие. Наиболее резкое сужение краевых нерестовых зон наблюдается у карликовых и некоторых мелких гольцов (рис. 15 а), у гольцов крупной формы оно менее выражено. Гольцы, напрямую развивающиеся в крупную форму, либо растут быстро и равномерно до созревания (рис. 15 б), либо их рост ускоряется до наступления половой зрелости. У трансформировавшихся рыб на срезе имеется центральное ядро, сформированное широкими первичными ростовыми и узкими нерестовыми зонами *sensu* Skreslet (1973), за которым следуют широкие зоны вторичного ускоренного роста (рис. 15 в, г). Примеры кривых роста трансформировавшихся особей приведены на рис. 16.

Гольцы, претерпевшие трансформацию, обнаружены в Забайкалье и на о. Большевик. В Забайкалье их наиболее высокая доля (75-100%) отмечена в тех случаях, когда трансформировавшиеся особи принадлежат к малочисленной в данном озере и, видимо, не самовоспроизводящейся форме (Бол., Мал. Лепринд о – «мелкие», Ирбо, Амудиса – крупные). Высокая доля трансформировавшихся особей (27-60%) отмечена среди крупных гольцов из озер Падоринское, Североничатское, Токко, Каларский

Даватчан, в последнем также часты трансформации из первой размерной группировки мелкой формы во вторую; в оз. Крестаки-1 половина мелких гольцов первой размерной группировки является трансформировавшимися карликами. Во всех этих случаях наличие частых трансформаций указывает на эпигенетическую (*sensu* Waddington, 1953) природу связанных ими форм.

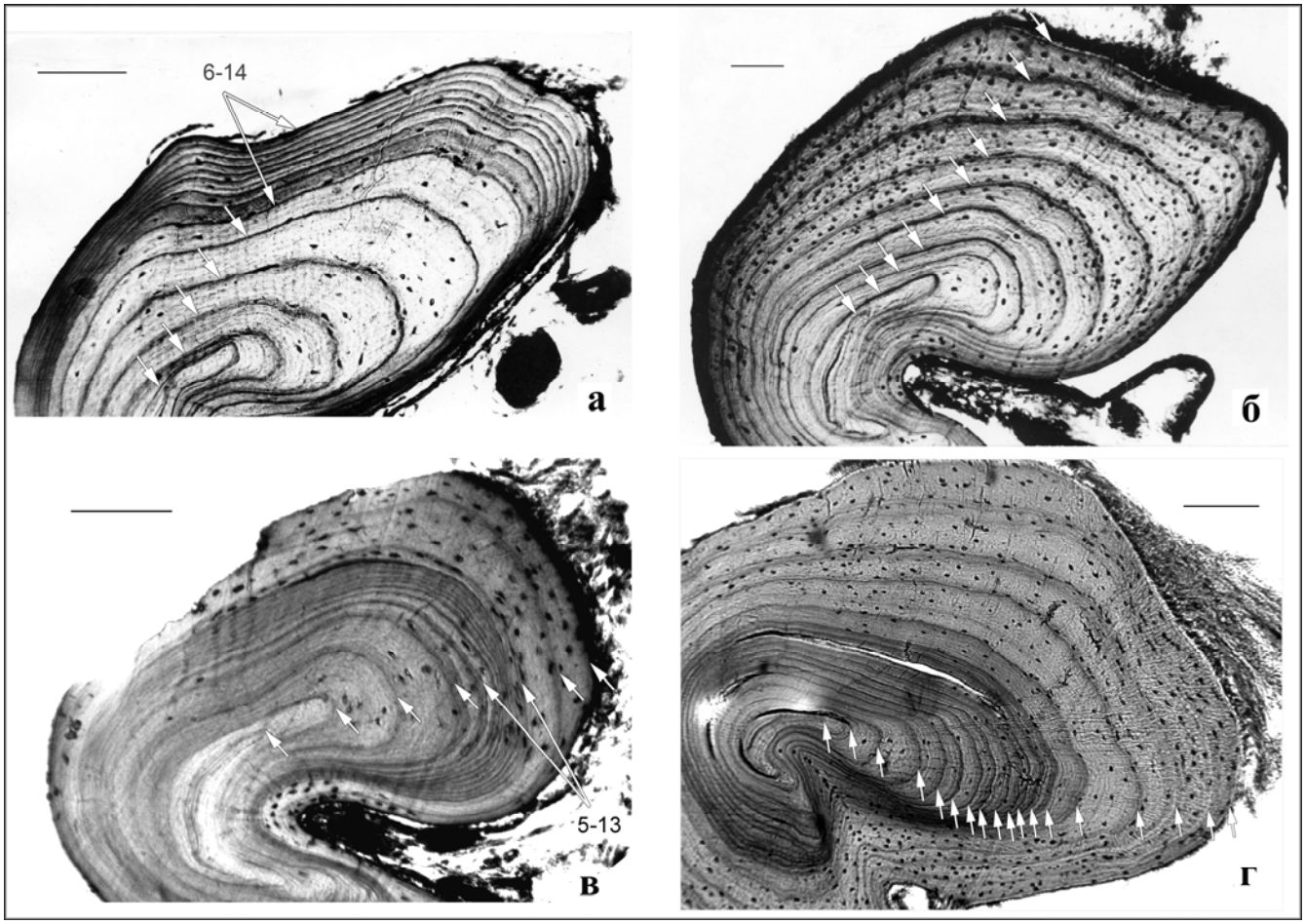


Рис. 15. Ростовые паттерны на срезах луча спинного плавника арктических гольцов Забайкалья: а - рост резко замедляется после созревания (оз. Даватчан, мелкая форма, возраст 14 лет, нерест в возрасте 7-14 лет); б – равномерный быстрый рост в течение жизни (оз. Даватчан, крупная форма, половозрелая особь, возраст 10 лет); в, г - размножение и связанное с ним замедление роста при мелких размерах с последующим ускорением роста и трансформацией в бóльшую размерную форму (в – оз. Бол. Леприндо, половозрелая особь «мелкой формы», трансформировавшаяся из карликовой; возраст 15 лет, нерест в возрасте 5-13 лет, затем 2 года ускоренного роста; г – оз. Каларский Даватчан, крупная форма, трансформировавшаяся из мелкой, возраст 18 лет, 13 лет постепенно замедляющегося роста примерно с 6 нерестами, 5 лет ускоренного роста). Стрелками показаны границы годовых зон. Масштаб: 0.1 мм.

Меньшая частота трансформаций (Кудушкит - крупные, Токко - мелкие) указывает на наличие некоторых, а редкие трансформации или их отсутствие (Даватчан, Камканда, Кирялта-3,-4 - крупные, Светлинское - мелкие) – на наличие значительных генетических различий между формами, что подтверждается результатами анализа микросателлитов (раздел 5.3.3). В оз. Безымянном на о. Большевик, судя по ограниченным данным, большинство крупных гольцов трансформируется из карликов.

Предложена схема возникновения и исчезновения трансформаций при разделении единой популяции гольцов на формы. В ходе дивергенции форм частота

трансформаций снижается до нуля и возникают «безмерные виды» *sensu* Mayr (1963). В разных озерах наблюдаются разные стадии этого процесса, поскольку изменения популяционной структуры гольцов в разных озерах происходили с разной скоростью и/или останавливались на разных стадиях.

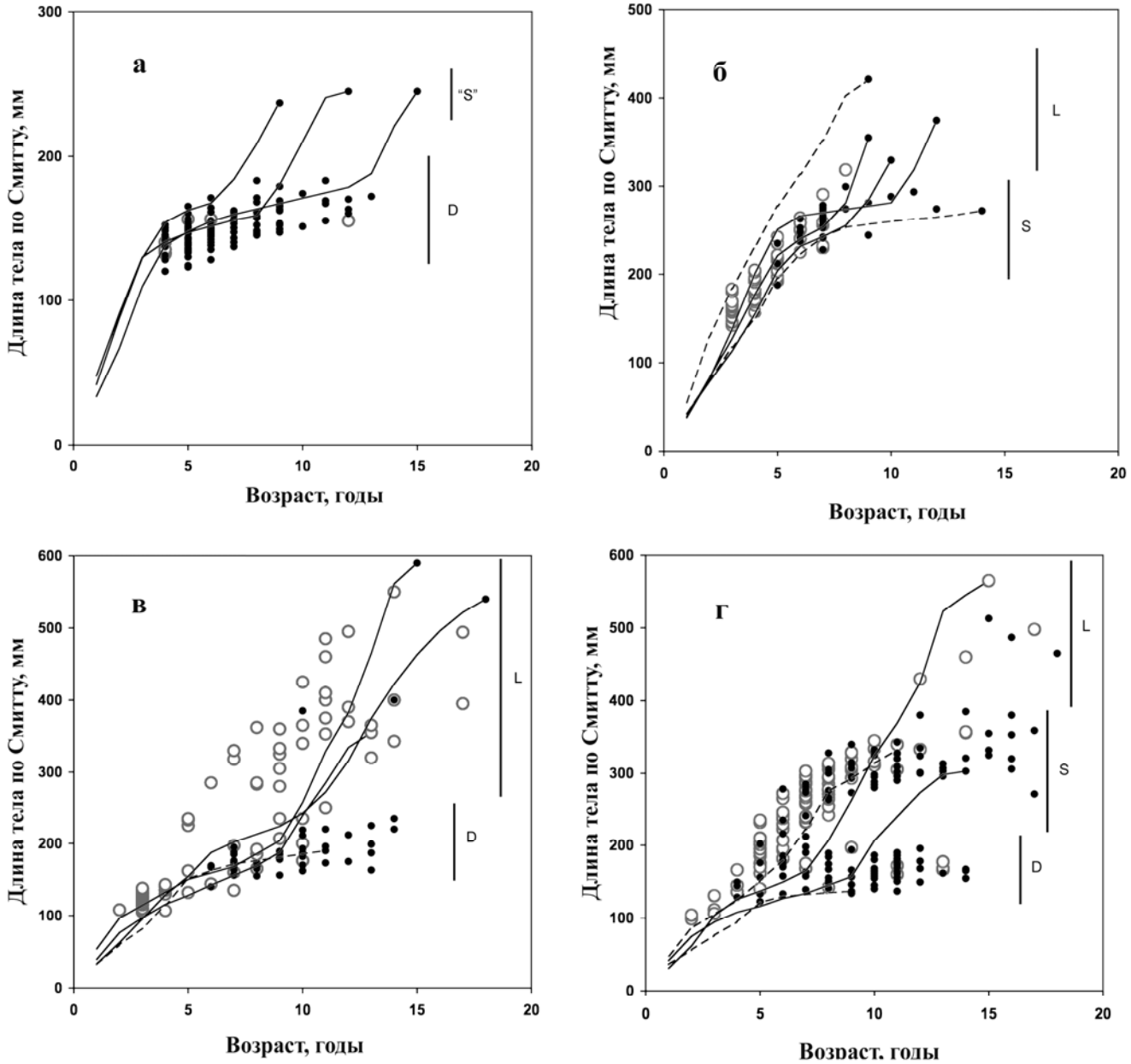


Рис. 16. Индивидуальные кривые роста арктических гольцов Забайкалья, построенные на основании обратного расчисления роста по срезам плавниковых лучей, наложенные на распределения возраст-длина в выборках из соответствующих озер. Сплошные линии – трансформировавшиеся из более мелкой в более крупную форму особи, пунктирные – не трансформировавшиеся особи. Светлые кружки – незрелые особи, черные – зрелые; D – карликовая форма, S – мелкая форма, L - крупная форма; а – оз. Бол. Леприндо, б - оз. Ирбо; в - оз. Североничатское; г - оз. Токко.

5.2.2. Дифференциация по питанию. Трофический полиморфизм

Симпатрические формы гольцов обычно осваивают разные пищевые ниши и могут существенно специализироваться по питанию. Такой трофический полиморфизм -

один из ведущих факторов их внутриозерной дивергенции (Noakes, 2008). Пищевые взаимоотношения гольцов Забайкалья подробно изучались В.П. Самусенком (2000), основные результаты приведены также в совместных публикациях (Алексеев и др., 2000а, 2014; Alekseyev *et al.*, 2002; Самусенок и др., 2006) и сводятся к следующему. Практически во всех озерах Забайкалья гольцы крупной формы являются хищниками. Рыба играет определенную роль и в питании гольцов мелкой формы, но основная их пища, как и гольцов карликовой формы - постларвальные стадии амфибиотических насекомых, наземные насекомые, зоопланктон и зообентос. В разных озерах и в разные сезоны доля этих компонентов в питании мелких и карликовых гольцов значительно различается, при симпатрии наблюдается разная степень сегрегации по использованию пищевых ресурсов.

Характерная особенность арктических гольцов Забайкалья – наличие среди них высокоспециализированных планктофагов (мелкие гольцы из озер Леприндокан, Бол. Намаракит, Даватчан, Камканда, Кирялта-4; карликовые из озер Бол. и Мал. Леприндо, Бол. Намаракит, Каларский Даватчан). Доля зоопланктона в их питании может составлять до 90-100% массы пищевого комка, а доля зообентоса незначительна. Имеются специализированные бентофаги (мелкие гольцы из озер Номама, Падоринское, карликовые из оз. Камканда). В ряде озер выраженная специализация к планктонному или бентосному типу питания у гольцов карликовой или мелкой формы отсутствует.

При симпатрии наиболее четкая трофическая дифференциация отмечена в оз. Камканда, где сосуществуют карликовая форма - бентофаг, мелкая – планктофаг и крупная – хищник. Сходная ситуация обнаруживается в оз. Даватчан, но в нем карликовая форма не является глубоко специализированным бентофагом: осенью она питается зообентосом, а летом, как и мелкая форма, преимущественно зоопланктоном. В озерах Крестаки-1 и Токко нет планктофагов, в них совместно обитают крупные хищные гольцы, мелкие насекомоядные и карликовые – преимущественно бентофаги (Крестаки-1) или насекомоядные со склонностью к бентофагии (Токко). В озерах с двумя формами обычно обитают хищник (крупная форма) и планктофаг - мелкая (Леприндокан) или карликовая (Бол. Леприндо, Мал. Леприндо, Кудушкит) форма. В некоторых озерах крупные хищники обитают совместно с мелкой бентосоядной (Падоринское) или насекомоядной (Даватчанда) формой. В озерах Бол. Намаракит и Светлинское обнаружены по две формы-планктофага (карликовая и мелкая). Доля зоопланктона в рационе карликовой и мелкой форм гольцов из разных озер положительно, а доля зообентоса отрицательно коррелирована с длиной и числом жаберных тычинок (Alekseyev *et al.*, 2002).

5.2.3. Дифференциация по особенностям размножения

Дифференциация по особенностям размножения, в первую очередь, по его срокам и местам, играет ключевую роль в становлении репродуктивной изоляции симпатрических форм. В связи с труднодоступностью горных водоемов Сибири в осенний период, когда обычно происходит нерест гольцов, сведения о нем были крайне ограничены. В разделе приводятся оригинальные и литературные данные об особенностях нереста, плодовитости, размерах икры гольцов в изученных озерах.

За исключением гольцов из озера Фролиха, размножающихся осенью в его притоках (Савваитова и др., 1977; наши данные), у гольцов из остальных обследованных популяций нерест озёрный. Осенний нерест отмечен также у разных форм гольцов из озер Номама, Кудушкит, Каларский Даватчан, Кирялта-3,4, Лёша, Усу (опросные данные), Камканда (Алексеев и др., 2014; наши данные), Леприндокан (Павлов и др.,

1990; Алексеев и др., 2000а), Гольцовое (Алексеев и др., 2000а; Пичугин, 2001), Большой Намаракит (Алексеев и др., 1997). В последних трех озерах, где морфологические различия между симпатрическими формами невелики, сроки их нереста (соответственно, сентябрь-ноябрь, сентябрь, октябрь-начало ноября) перекрываются или близки и не исключают возможности скрещивания. В оз. Камканда, где отмечена значительная морфологическая дифференциация карликовой и мелкой форм, различия в сроках больше – соответственно, сентябрь и середина ноября-декабрь. При этом отдельные текучие самцы мелкой формы попадаются уже в сентябре, когда имеют возможность скрещиваться с карликовыми самками.

В озёрах Токко, Даватчан, Тунэрндэ отмечен нетипичный летний нерест карликовой формы, а гольцы мелкой и, видимо, крупной форм нерестятся в них в октябре или ноябре, сроки нереста форм различаются на 3-4 месяца (Павлов и др., 1993; Алексеев и др., 2000а; Алексеев, Кириллов, 2001; Павлов, Осинов, 2008; наши данные). Уникальный симпатрическо-парапатрический комплекс осенне-, летне- и зимне/весенненерестующих форм отмечен в системе сообщающихся озер Лепринда (рис. 17). Исчезнувшая крупная форма нерестилась в оз. Мал. Лепринда в сентябре (Пронин, 1967; Алексеев и др, 2000а). Массовый нерест карликовой формы в оз. Бол. Лепринда происходит в июле-августе, хотя отдельные текучие особи встречаются до октября. В оз. Мал. Лепринда карлики нерестятся с января (возможно, с декабря) по май, единично – до июля. Массовых скоплений производителей не наблюдается, но наибольшая нерестовая активность отмечена в январе-марте. Начиная с сентября, попадаются текучие самцы, готовые принимать участие в следующем нересте. Это единственный известный случай зимне-весеннего нереста арктического гольца в России; столь растянутых сроков нереста в нашей стране у него также не отмечалось.

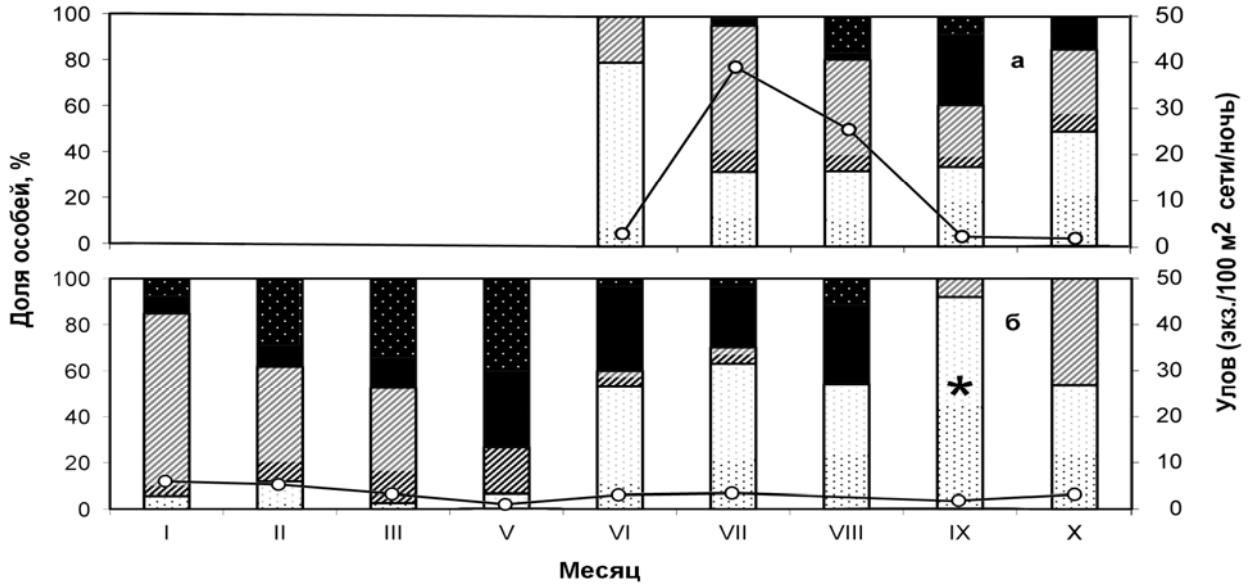


Рис. 17. Соотношение производителей карликовой формы арктического гольца с разным состоянием гонад из оз. Бол. Лепринда (а) и Мал. Лепринда (б) в разные месяцы. Белые секции столбцов с черными точками – созревающие и готовые к нересту самки, с серыми - самцы, с косой черной штриховкой – текучие самки, с серой - самцы, тёмные – отнерестившиеся самки, тёмные с белыми точками – самцы. Линиями с белыми кружками показаны уловы на нерестилищах (число экземпляров на 100 м^2 сети за ночь лова), звездочкой – время нереста крупной формы в оз. Мал. Лепринда.

Нерестилища крупной формы из оз. Мал. Лепринда и мелкой из оз. Даватчан расположены на глубине <20 м, где имеются участки каменистого грунта (Пронин, 1967; Павлов и др., 1993). Здесь икра развивается в щелях между камнями и недоступна

для питающихся ею рыб. Большинство гольцов из других озер также нерестится в литоральной зоне. В отличие от них, в озерах Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо карликовые гольцы нерестятся на глубине 20-50 м на илистом ложе озера, где круглый год сохраняется низкая температура воды, пригодная для нормального развития отложенной летом икры или вылупившихся к лету личинок от зимне-весеннего нереста. При этом икра лежит открыто и активно выедается, в первую очередь налимами. В озерах Токко и Тунэрндэ карлики, несмотря на летние сроки нереста, откладывают икру в литоральной, а не в профундальной зоне, т.к. эти озера расположены выше (>1300 м над ур. м.), чем Даватчан (1100 м) и Бол. и Мал. Леприндо (<1000 м), и даже летом температура воды в них на глубине 8-10 м не превышает 7-9° С, в то время как в Бол. Леприндо поднимается до 14°С. Гольцы, чья икра развивается вне укрытий (помимо карликов из озер Даватчан, Бол и Мал. Леприндо - также мелкие из оз. Леприндокан и, видимо, оз. Кирялта-4), имеют более мелкую икру (средний диаметр 3-4 мм против 4-5.5 мм) и бóльшую индивидуальную относительную плодовитость (в среднем, 3-4 икринки на грамм массы против 1-2) по сравнению с остальными, что, очевидно, связано с большей выедаемостью их икры.

Таким образом, в озёрах Сибири в результате конкуренции за нерестилища между симпатрическими формами происходила их сегрегация по срокам и местам нереста, разные стадии которой мы сейчас наблюдаем. Обычно гольцы крупной и мелкой форм занимают наиболее подходящие для нереста каменистые прибрежные участки и нерестятся в наиболее удобное осеннее время, так чтобы развитие икры происходило при низких температурах зимой. В ряде озер менее конкурентоспособные карликовые гольцы были вынуждены нереститься раньше (летом) или позже (зимой-весной) на большей глубине. Их нерест был связан с повышенной смертностью икры, которая компенсировалась увеличением плодовитости за счёт уменьшения размера икры. Так происходило формирование временнóй и пространственной репродуктивной изоляции, которая сопровождалась морфологической, экологической и генетической дивергенцией и привела к возникновению «пучков» форм, представленных различающимися по размерам глубоководными и прибрежными гольцами.

5.3. Генетическая дифференциация

5.3.1. Дифференциация по кариотипам

Цитогенетический анализ проведен у гольцов из оз. Бол. Намаракит (Алексеев и др., 1997). Между карликовой и мелкой формами обнаружены различия в 2 хромосомы и 4 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* complex. Полученные данные свидетельствуют о значительной, хотя, видимо, неполной репродуктивной изоляции форм в этом озере.

5.3.2. Дифференциация по нуклеотидным последовательностям контрольной области митохондриальной ДНК

Исследование нуклеотидной последовательности контрольной области мтДНК у гольцов из разных частей ареала (Brunner *et al.*, 2001) обнаружило высокую изменчивость их митохондриальной ДНК, было выделено пять основных филогенетических групп, три из которых соответствуют арктическому гольцу, одна гольцу Таранца и одна северной мальме. Эти данные, однако, были недостаточны для

анализа филогентических взаимоотношений гольцов внутри отдельных участков ареала, в частности, в Сибири. Последующие исследования мтДНК гольцов на территории России (Радченко 2003а,б, 2004; Олейник и др., 2003, 2004, 2005, 2007, 2010, 2011; Oleinik *et al.*, 2007, 2013; Шедько и др., 2007, Oleinik, Skurikhina, 2010; Senchukova *et al.*, 2013) главным образом основывались на рыбах из Тихоокеанского бассейна. Для определения филогенетических связей гольцов Сибири, путей их распространения и механизмов происхождения симпатрических форм нами было проведено исследование изменчивости последовательности контрольной области мтДНК (507 п.о.) арктического гольца, гольцов группы гольца Таранца *S. taranetzi* и северной мальмы *S. m. malma* из 56 сибирских и североамериканских популяций. (Alekseyev *et al.*, 2009a) (таблица, рис. 18,19).

Всего выявлено 33 изменчивых сайта и 29 гаплотипов, различающихся на 1-17 нуклеотидных замен (дивергенция последовательностей 0.2-3.4%). На филогенетическом NJ дереве имеются кластеры гаплотипов с высокой бутстрэп-поддержкой, соответствующие арктической, берингийской, атлантической и акадийской группам (Arctic, Bering, Atlantic, Acadia groups) *sensu* Brunner *et al.* (2001) (рис. 20). Две последние вместе с гаплотипами из Сибири образуют кластер, который соответствует супергруппе Atlantic+Siberia+Acadia (ASA), однако гаплотипы из Сибири не объединяются в одном кластере, соответствующем Сибирской группе (Siberia group) *sensu* Brunner *et al.* (2001). В сети гаплотипов супергруппы ASA (рис. 21) гаплотипы групп Siberia и Atlantic близки, несколько гаплотипов гольцов Сибири занимают промежуточное положение между ними. Гаплотипы группы Acadia отделяются от атлантических и сибирских, отличаясь минимум шестью мутациями (дивергенция 1.2%). Соответственно, мы не видим оснований для выделения Атлантических и Сибирских гаплотипов в две самостоятельные филогенетические группы, равноценные группам Bering и Arctic и считаем, что все гольцы супергруппы ASA из Евразии могут рассматриваться в пределах одной евроазиатской группы, которая включает атлантическую, евросибирскую и восточно-сибирскую подгруппы (рис. 21).

Среди четырех районов Сибири (Забайкалье - бассейны Байкала, Чаи, Витима, Олекмы; Таймыр - бассейны Пясины, Хатанги, Хатангской губы; горные районы Восточной Сибири за пределами Забайкалья - бассейны Алдана, верхнего и среднего течения Яны, Индигирки и Колымы; побережья Восточной Сибири - бассейны Оленекской губы, нижнего течения и дельт Лены, Яны, Индигирки) наибольшее число гаплотипов (16), максимальные значения гаплотипического разнообразия h (0.848) и нуклеотидного разнообразия π (0.0066) отмечены в Забайкалье. 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 в три раза (0.283), а нуклеотидного – более, чем в 10 (0.0005) (Brunner *et al.,* 2001). Наименьшие значения показателей (соответственно, 0.215 и 0.0042) – отмечены на сибирских побережьях. Результаты AMOVA показывают, что различия между четырьмя районами Сибири, между речными бассейнами внутри этих районов и внутри этих бассейнов объясняют примерно одинаковые доли общей генетической дисперсии - соответственно, 36%, 31% и 33%, во всех случаях $p<0.001$).

Гольцы с гаплотипами евроазиатской группы широко распространены в Сибири на восток до бассейна Индигирки в континентальных районах и до дельты Лены в районах арктических побережий (рис. 18). Из гаплотипов, найденных в Забайкалье, два обнаружены в бассейне верхней/средней Яны (таблица), это свидетельствует о северном

происхождении забайкальских гольцов. В верховьях бассейнов Алдана и Индигирки у гольцов обнаружен один общий гаплотип, что указывает на их распространение между этими бассейнами через водораздел.

Таблица. Гаплотипы контрольной области мтДНК, обнаруженные у арктических гольцов разных форм (1-52, 60), гольцов группы гольца Таранца (54-56) и мальмы (57-59) Сибири и Северной Америки и результаты анализа дифференциации между симпатрическими формами (теста на гомогенность p).

№	Озеро (река), форма гольца	Гаплотип	p	№	Озеро (река), форма гольца	Гаплотип
Забайкалье				Другие регионы Сибири		
1	Фролиха D	**SIB10**		31	Круглое	**SIB5**
2	Светлинское D,S	**SIB10,11**	>0.05	32	Рысь	**SIB5**
4	Номама S,L	**SIB10**		33	Кунгасалах	**SIB5,25**
5	Огиендо-1 S,L	**SIB10**		34	Р. Новая	**SIB5,25**
6	Огиендо-3 L	**SIB10**		35	Баганитта-Кюель	**SIB25, BER10**
7	Кудушкит D,L	**SIB10**		37	Тунэрндэ D,S.L	**SIB26**
8	Каларский Даватчан D	**SIB12,13,14**	>0.05	38	Джампа-Кюель L	**SIB27**
	S,L	**SIB13**		39	Гусинка L	**BER10**
9	Джело D,S	**SIB10**		40	Булкурка L	**BER10**
10	Лепринодокан S	**SIB15,16**	>0.05	41	Артист	**SIB25**
	L	**SIB15,17**		42	Улахан-Силян-Кюель D	**SIB8,28**
11	Большой Намаракит D,S	**SIB8, 18**	>0.05	44	Кегюлюк	**SIB10,28**
12	Падоринское S,L	**SIB14**		45	Куранах	**BER10**
13	Даватчанда S,L	**SIB14**		46	Кобюма-1	**SIB29**
14	Крестаки-1 D,S,L	**SIB14**		47	Кобюма-1а	**SIB29**
15	Ирбо S,L	**SIB19**		48	Кобюма-2 L	**SIB27,29**
16	Соли S,L	**SIB10**		49	Урасалах-Кюель	**SIB30**
17	Амудиса S,L	**SIB10**		50	Конгрэ L	**SIB29**
18	Озерное-1 L	**SIB10**		51	Малая Чашка	**BER10**
19	Озерное-4 L	**SIB10**		52	Черечень (Прозрачное) D	**BER11**
20	Лёша S,L	**SIB20**		Северная Америка		
21	Камканда D,S.L	**SIB20**		54	Александра	**ARC19**
22	Гольцовое D	**SIB21**		55	Р. Беверли (устье)	**ARC19**
23	Малое Лепринодо D	**SIB21**		56	Озеро 103	**ARC19**
24	Большое Лепринодо D	**SIB21**		57	Р. Каноэ (мальма)	**BER12**
25	Даватчан D,S,L	**SIB21**		58	Оз. Фрэйзер (мальма)	**BER12**
26	Кирялта-3 S,L	**SIB21**		59	Оз. Карлук (мальма)	**BER13**
27	Кирялта-4 S,L	**SIB21**		60	Оз. Фладз Понд	**ACD9**
28	Североничатское D,L	**SIB22,23**	>0.05			
29	Токко D,S,L	**SIB20**				
30	Усу S	**SIB24**				

Примечание: D – карликовая форма, S – мелкая, L – крупная. Номера выборок соответствует их номерам на рис. 1.

Гаплотипов, общих для Забайкалья или бассейна верхней/средней Яны с одной стороны и бассейнов верхней/средней Индигирки или Алдана – с другой, не отмечено. В бассейнах верхнего/среднего течения Лены, Яны и Индигирки с одной стороны и в дельтовых районах этих рек с другой общие гаплотипы отсутствуют, т.е. не прослеживается непосредственного родства гольцов из континентальных районов Сибири с современными гольцами ее арктических побережий. Несмотря на очевидные различия в наборах гаплотипов, обнаруженных в разных речных бассейнах, они не образуют кластеров, соответствующих этим бассейнам (рис. 21).

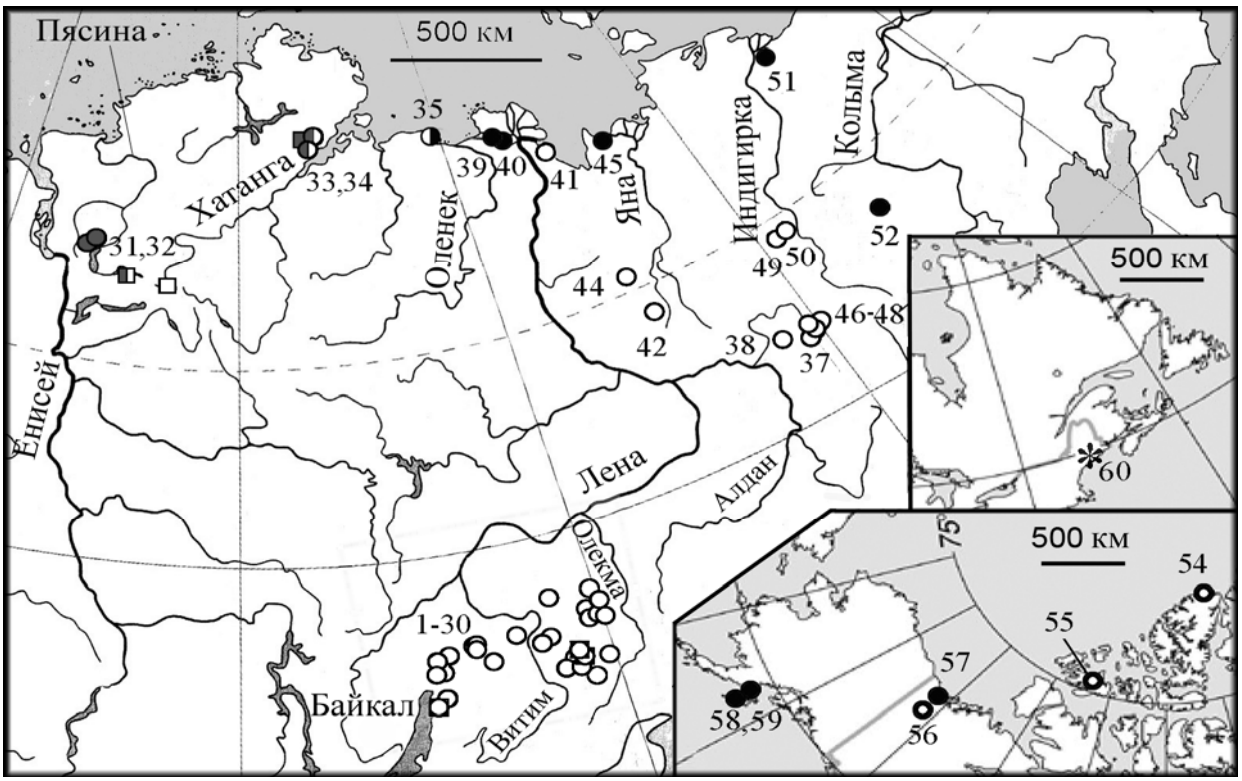


Рис. 18. Распространение групп гаплотипов контрольной области мтДНК арктических гольцов в Сибири и Северной Америке, врезки как на рис. 1. Кружки – популяции, изученные в настоящей работе, квадраты - забайкальские и таймырские популяции, изученные Бруннером и др. (Brunner *et al.*, 2001). Номера популяций соответствуют их номерам на рис. 1 и в таблице. Черные кружки – группа Bering, черные с белым центром – группа Arctic, белые и серые кружки и квадраты – группа Siberia, звездочка – группа Acadia *sensu* Brunner *et al.* (2001); белые кружки и квадраты – восточно-сибирская подгруппа, серые – евросибирская подгруппа евроазиатской группы (Alekseyev *et al.*, 2009a). Двуцветные фигуры соответствуют популяциям, в которых найдены гаплотипы двух филогенетических групп или подгрупп.

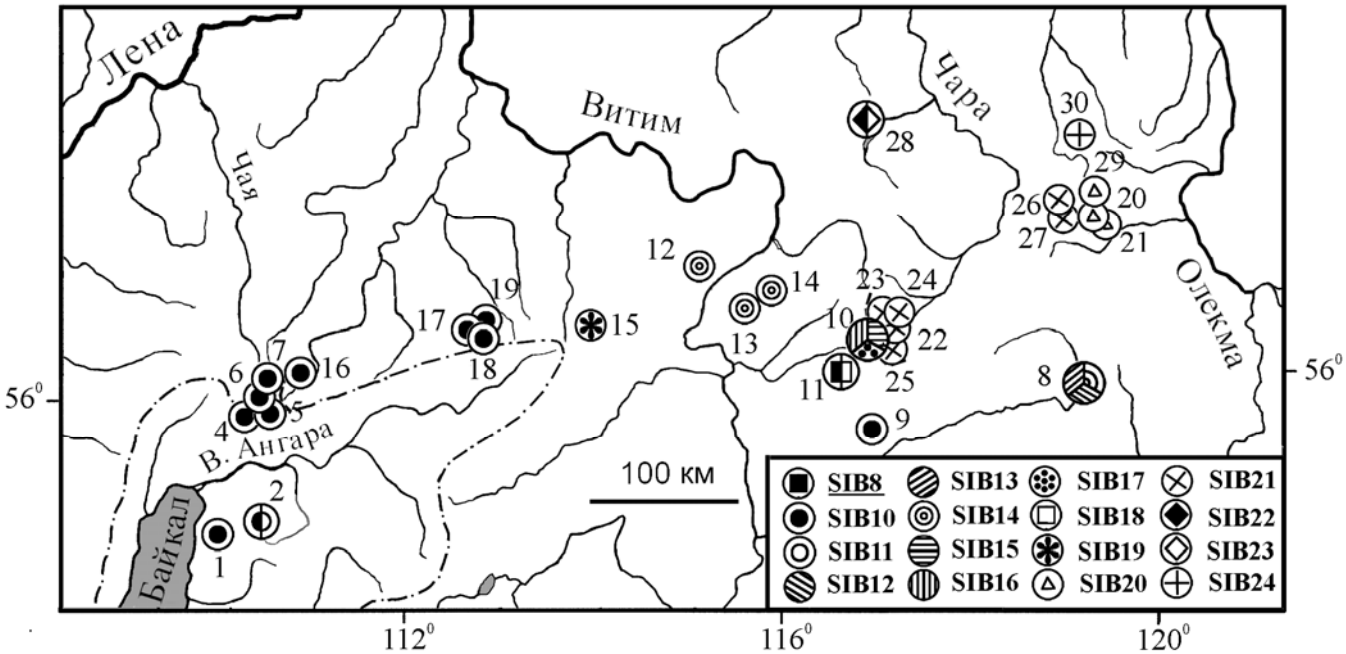


Рис. 19. Распространение гаплотипов контрольной области мтДНК арктических гольцов в Забайкалье. Неразделенные кружки, кружки с двумя и тремя секторами соответствуют популяциям, в которых найдены один, два и три гаплотипа. Пунктирная линия - граница между бассейнами Байкала и Лены. Номера популяций как на рис. 1 и в таблице.

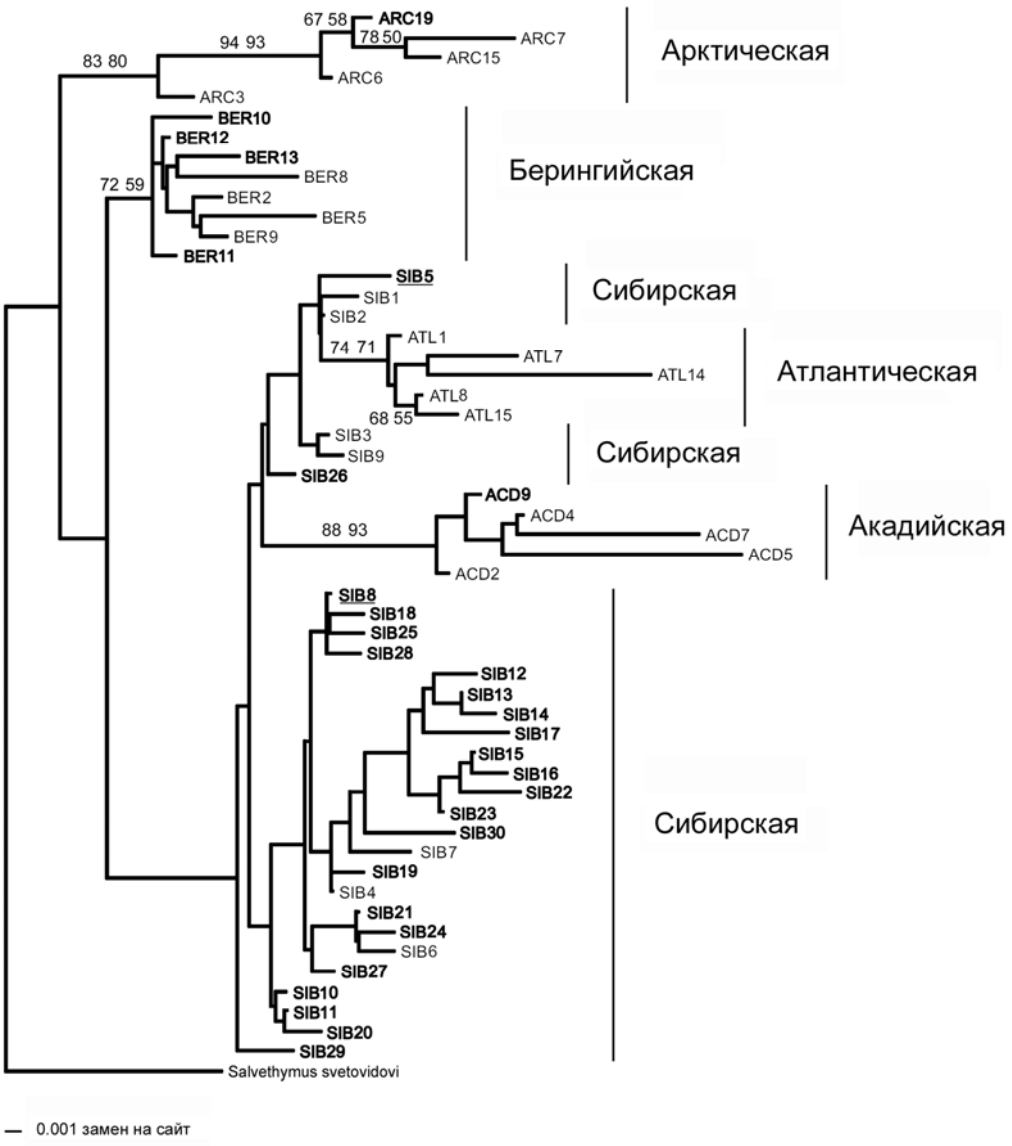


Рис. 20. Консенсусное NJ дерево гаплотипов контрольной области мтДНК, обнаруженных в настоящем исследовании (жирный шрифт) и некоторых гаплотипов, обнаруженных Бруннером с соавторами. (Brunner *et al.*, 2001, обычный шрифт). Показаны филогенетические группы гаплотипов гольцов, выделенные Бруннером с соавторами. На ветвях приведены бутстрэп оценки (>50%), полученные при кластерировании по алгоритмам neighbour joining (первая) и maximum parsimony (вторая). В качестве внешней группы использован *Salvethymus svetovidovi.*

Гаплотипы берингийской группы характерны для северной мальмы *S. m. malma* Камчатки, Чукотки и Аляски (Brunner *et al.*, 2001; Taylor *et al.*, 2008; Alekseyev *et al.*, 2009a), но встречаются и у близких к гольцу Таранца североамериканских гольцов, симпатричных с мальмой на Аляске (Taylor *et al.*, 2008). Нами они найдены у морфологически типичных арктических гольцов далеко за пределами ареала мальмы - вдоль арктических побережий Сибири от дельты Индигирки на востоке до Оленекской губы на западе, а также в бассейне верхнего течения Колымы (рис. 18). Видимо, как и на Аляске, эти гаплотипы попали к ним от *S. malma* тихоокеанского бассейна в результате прошлой интрогрессивной гибридизации и маркируют их восточное происхождение. Ареалы гаплотипов евроазиатской и берингийской групп перекрываются в бассейне Оленекской губы и в дельте Лены (табл. 1, рис. 18).

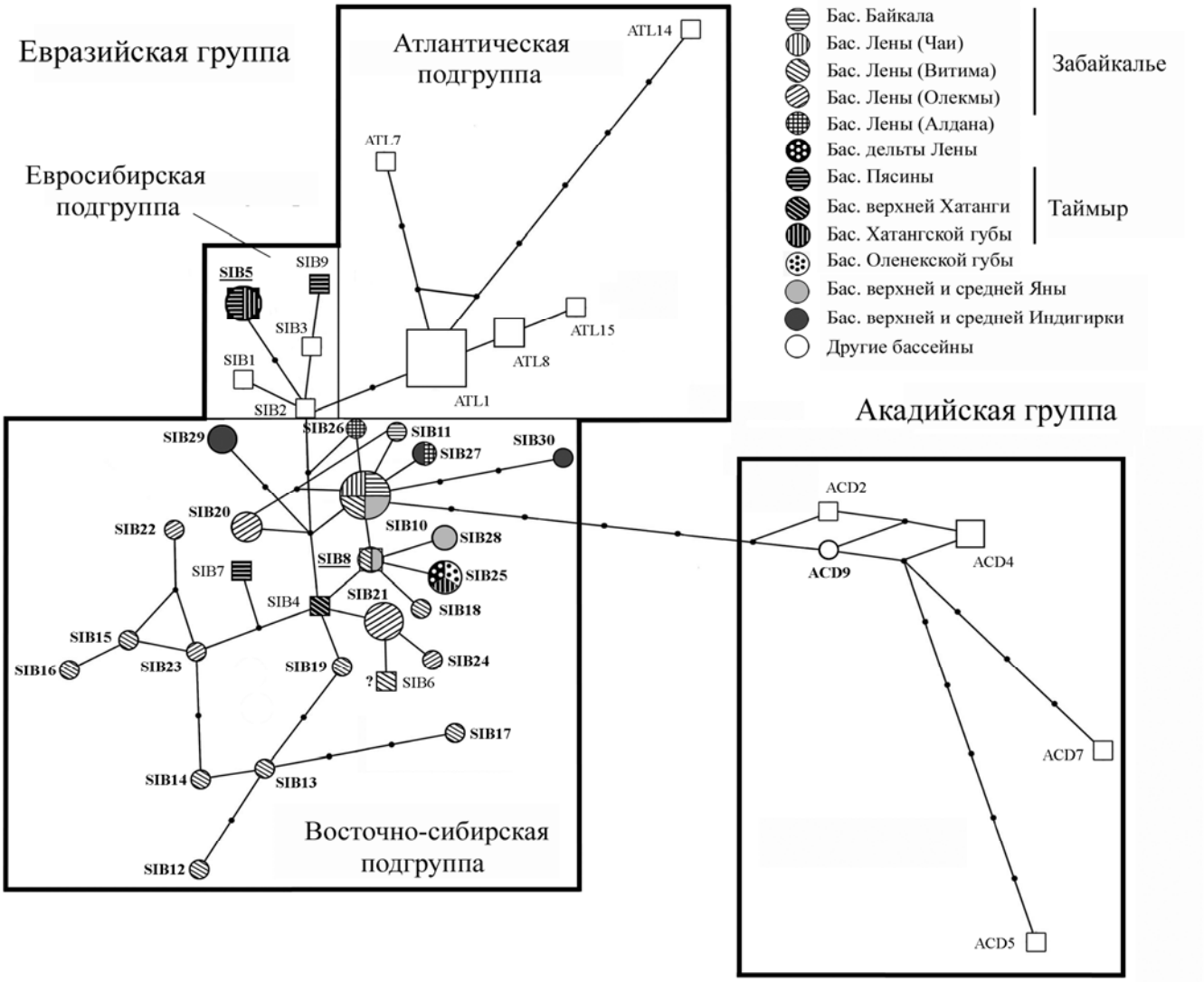


Рис. 21. Медианная сеть гаплотипов контрольной области мтДНК арктических гольцов супергруппы Atlantic-Siberia-Acadia. Кружки, жирный шрифт – гаплотипы, обнаруженные в данном исследовании, квадраты, обычный шрифт – обнаруженные Бруннером с соавторами (Brunner *et al.*, 2001); кружки, комбинированные с квадратами, жирный подчеркнутый шрифт – обнаруженные Бруннером и др. и нами. Прямоугольники ограничивают филогенетические группы и подгруппы.

Четыре из 16 отмеченных в Забайкалье гаплотипов имеют широкое распространение: **SIB10** в бассейнах Байкала, Чаи и нижнего Витима (Мамы), **SIB14** в бассейне верхнего Витима, **SIB21** – в бассейне верхней Чары (крупный приток нижней Олёкмы), **SIB20** – в бассейне р. Хани (приток верхней Олекмы) и приводораздельной части бассейна р. Токко (приток Чары). Каждый из остальных 12 гаплотипов отмечен только в одном озере. Во всех озерах симпатрические формы имеют общие гаплотипы, в семи из них - общие уникальные гаплотипы.

5.3.3. Дифференциация по микросателлитной ДНК

Для более детального исследования генетического разнообразия гольцов Забайкалья, механизмов формообразования и степени генетической дифференциации внутриозерных форм проведен анализ изменчивости микросателлитной ДНК (Самусенок и др., 2006; Гордеева и др., 2010; Alekseyev *et al.*, 2013; Gordeeva *et al.*, 2015). Полученные результаты указывают на очень высокую генетическую

дифференциацию гольцов. Оценки межпопуляционной дифференциации аллельных частот F_{ST} и R_{ST}, приходящиеся на различия между бассейнами Байкала, Чаи, Витима и Олекмы (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 (Wilson *et al.* 2004).

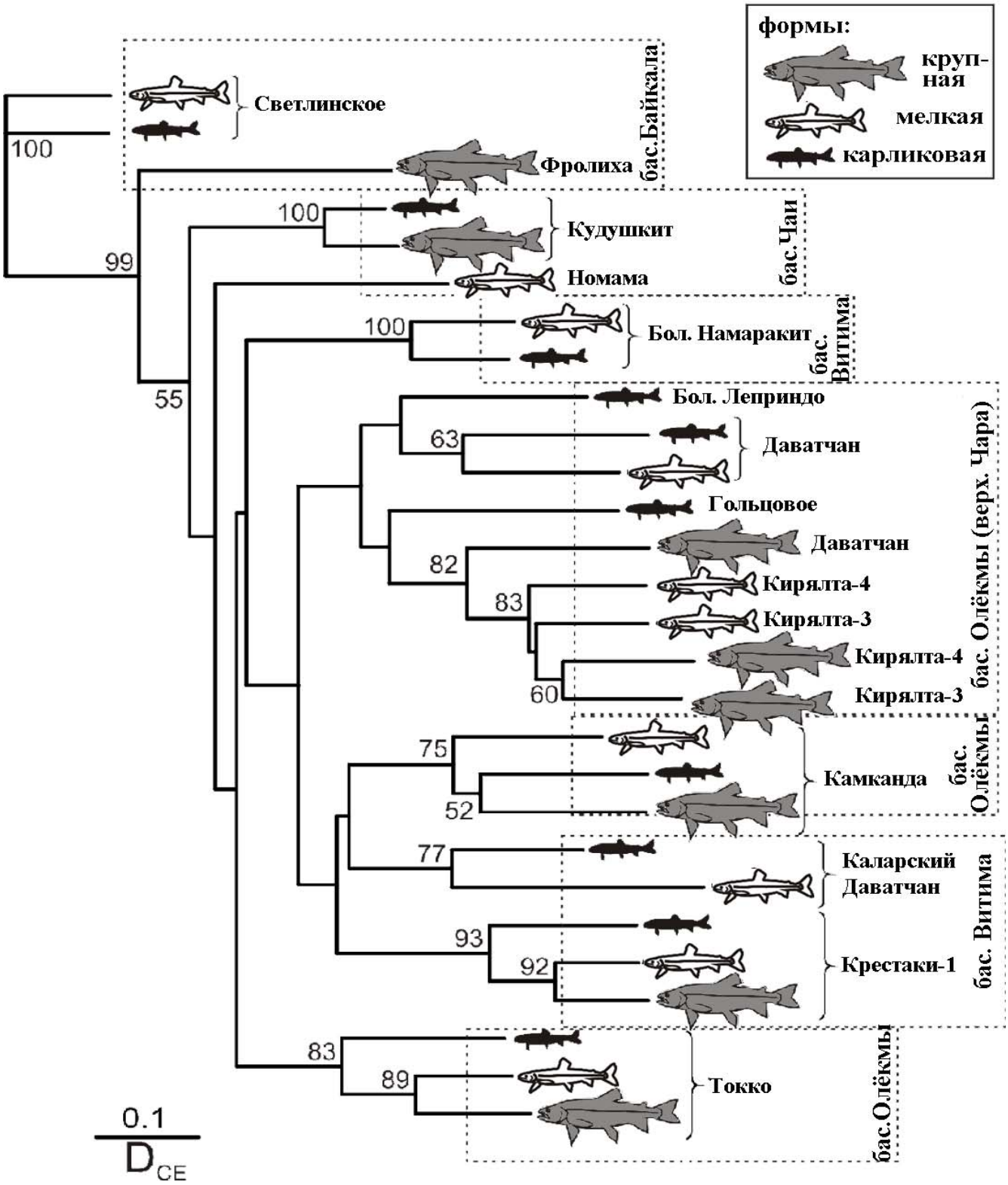


Рис. 23. Бескорневое консенсусное дерево арктических гольцов Забайкалья, построенное методом NJ по величинам хорд-дистанций, рассчитанных на основании данных по 8 микросателлитным локусам. Вдоль ветвей указаны индексы бутстрэпа (>50%) (из Gordeeva *et al.*, 2015).

Показатели генетической изменчивости (Â и H_E) в выборках гольцов положительно коррелированы с площадью озер и отрицательно – с их высотой над уровнем моря. Они также отрицательно коррелированы с модальной 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 трех форм (Gordeeva *et al.*, 2015).

На филогенетическом дереве, построенном по микросателлитным данным (рис. 23), симпатрические формы образуют монофилетические кластеры с высокой бутстрэп-поддержкой, что указывает на их независимую параллельную дивергенцию в разных озерах в результате симпатрического формообразования. Исключение составили крупная форма из оз. Даватчан, непосредственно не объединяющаяся с карликовой и мелкой формами из этого озера, и формы гольцов из соединенных короткой протокой озер Кирялта-3 и Кирялта-4. Последние образуют единый кластер, внутри которого наиболее близки парапатричные крупные гольцы из двух озер. Очевидно, что крупная и мелкая формы однократно дивергировали внутри системы озер Кирялта, после чего распределились по обоим озерам. Обособление крупных гольцов из оз. Даватчан от симпатрических форм оказалось весьма неожиданным, учитывая их большую морфологическую близость с мелкой формой.

Степень генетических различий симпатрических форм неодинакова в разных озерах. Попарные значения F_{ST} варьируют от 0.030 между карликами и мелкими гольцами в оз. Бол. Намаракит до 0.497 между карликами и крупными в оз. Даватчан, величины R_{ST} - от 0.011 между карликами и крупными в оз. Кудушкит до 0.440 между карликами и крупными в оз. Даватчан. На FCA диаграммах обращает на себя внимание заметная сегрегация мультилокусных генотипов разных форм практически во всех озерах (рис. 24). Наименьшая степень этой сегрегации отмечена между мелкими и крупными гольцами из оз. Токко, наибольшая – между карликовыми и мелкими из оз. Каларский Даватчан, где они разделяются с большим разрывом. 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 озер (F_{ST}: $r = 0.68$, $P < 0.01$; R_{ST}: $r = 0.50$, $P < 0.05$). В разных озерах и между разными формами отмечен разный уровень обмена генами (Gordeeva *et al.*, 2015).

5.4. Плейстоценовая история и пути расселения арктических гольцов Сибири

Представляется, что плейстоценовая история арктических гольцов Восточной Сибири, где не было сплошного ледникового покрова, а имелись отдельные горно-долинные оледенения, отличается от таковой гольцов Европы и Северной Америки, покрывавшихся ледниковыми щитами. Принято считать, что там во время последних оледенений арктические гольцы сохранялись в немногих периферийных ледниковых рефугиумах далеко за пределами современного ареала, откуда небольшие группы, в результате прохождения через «бутылочные горлышки» утратившие значительную часть предкового разнообразия, реколонизировали его после таяния ледника. Соответственно, современные европейские и североамериканские гольцы в основном представлены молодыми генетически обеднёнными популяциями постплейстоценового возраста; жилые популяции произошли в недавнее время от проходных.

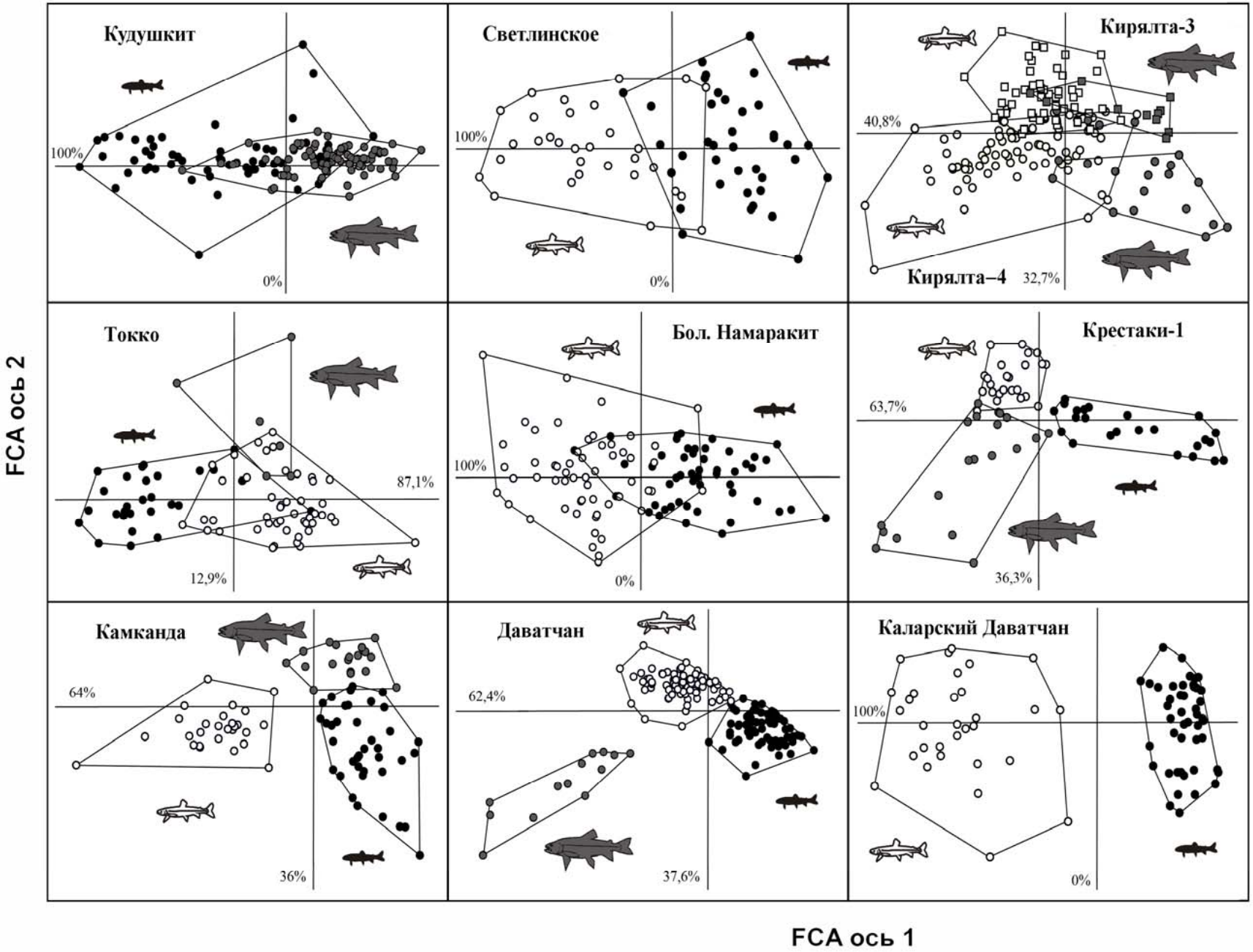
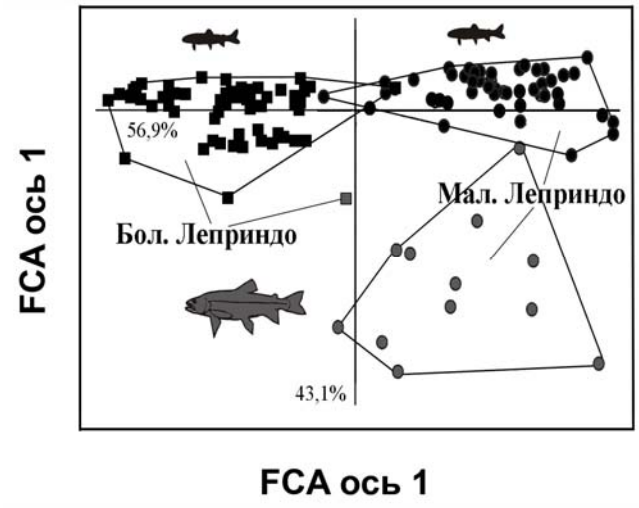


Рис. 24. Результаты факторного анализа матриц мультилокусных генотипов (8 микросателлитных локусов) арктических гольцов из озер Забайкалья, демонстрирующие генетические различия между симпатрическими и парапатричскими формами. Чёрные фигуры – карликовая форма, светлые – мелкая, серые – крупная (из Gordeeva *et al.*, 2015).

Окончание рис. 24 (из Alekseyev et al, 2013).



Высокое морфологическое и генетическое (мтДНК, микросателлиты) разнообразие арктических гольцов внутренних районов Сибири, не соответствующее низкому уровню такового у рыб, недавно колонизировавших районы последнего оледенения, может рассматриваться как свидетельство их большего возраста и позволяет полагать, что заселение этих районов гольцами евроазиатской группы произошло в один из ледниково-межледниковых циклов не позднее конца среднего-начала верхнего плейстоцена. В межледниковье холодолюбивые гольцы распространялись вдоль северных побережий, а во время последовавшего оледенения в связи с похолоданием климата смогли проникнуть по сибирским рекам в глубь материка. В ледниковые эпохи они могли обитать в равнинных и предгорных озерах континентальной Сибири, как сейчас обитают в низкорасположенных озерах арктических побережий. С потеплением климата они поднимались в освобождающиеся от ледников холодноводные горные озера, где образовывали изолированные популяции, а в прежних местообитаниях исчезали.

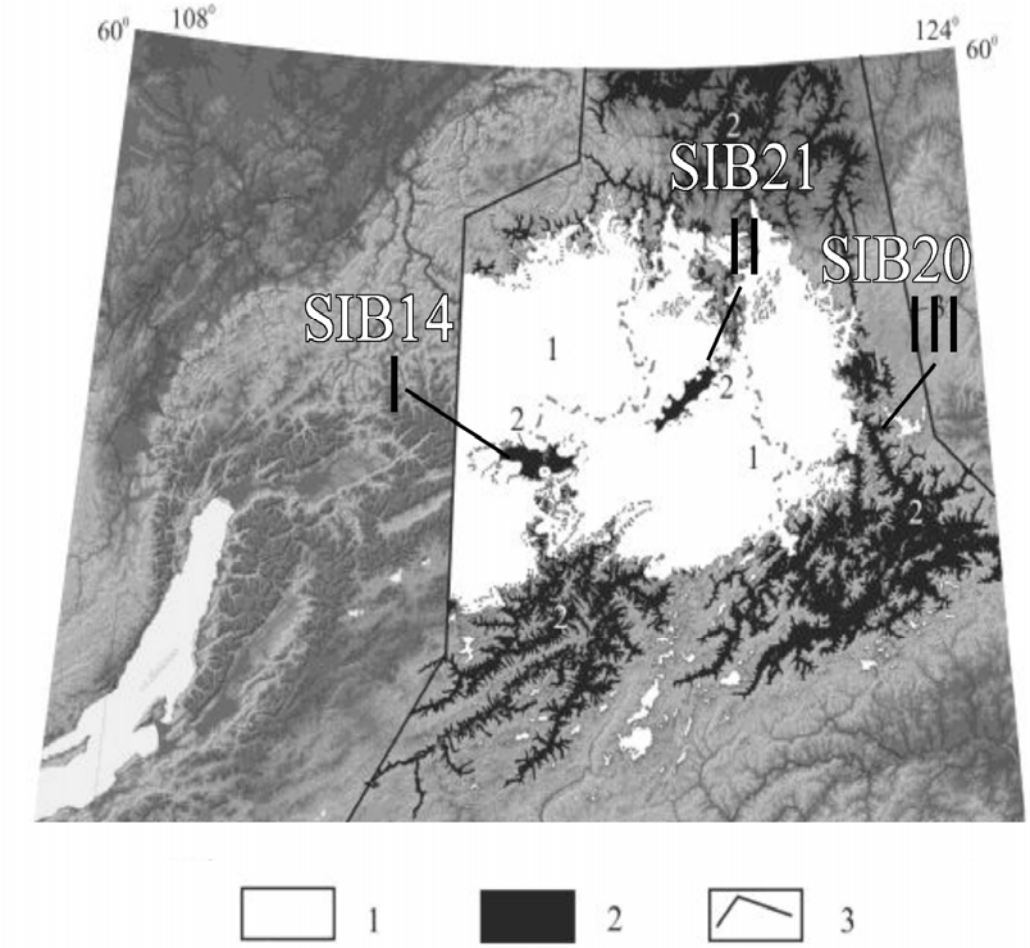


Рис. 22. Палеогеография тазовского оледенения в Забайкалье (160-130 тыс. лет назад) (по Еникееву, 2009, с изменениями). 1 – ледники, 2 – ледниково-подпрудные озера, 3 – границы характеризуемой территории. Ледниково-подпрудные озера: I – Верхневитимское, II – Чарское, III – Верхнеолёкминское. Указаны гаплотипы мтДНК арктического гольца, предположительно возникшие в этих озерах.

Бóльшая часть арктических гольцов континентальной Сибири близка к гольцам Европы. Несмотря на явную географическую структурированность разнообразия мтДНК

евроазиатской группы в Сибири, в разных бассейнах наблюдаются неперекрывающиеся или частично перекрывающиеся, но не монофилетичные наборы гаплотипов, а уровни генетического разнообразия на разных уровнях географической шкалы сходны. Эти факты свидетельствуют о том, что континентальная Сибирь заселялась одной группой, близкой к предку европейских и сибирских гольцов и имевшей высокое генетическое разнообразие, но в разных районах и речных бассейнах в связи с изоляцией сохранялись разные митохондриальные клоны. После заселения горных озер в них возникали уникальные гаплотипы, что увеличивало локальное разнообразие мтДНК.

На сибирских арктических побережьях, судя по генетической обеднённости арктических гольцов, они предположительно исчезали в ледниковые эпохи, включая последнюю. Соответственно, эти области были ими реколонизированы в голоцене. Наличие в северных сибирских популяциях гаплотипов евросибирской и восточно-сибирской подгрупп евроазиатской группы и гаплотипов берингийской группы указывает на то, что заселение шло с запада, востока и, возможно, с юга и что в районе северных побережий Сибири происходил вторичный контакт между гольцами разных потоков.

Более детальное сопоставление полученных филогеографических данных с палеогеографическими можно провести для северо-восточного Забайкалья. Особености распространения гаплотипов мтДНК у гольцов этого района можно связать с данными о существовании в нем во время трех последних оледенений - тазовского (160-130 тыс. лет назад), муруктинского (зыряновского) (100-55 тыс. лет назад) и сартанского (25-10 тыс. лет назад) - трех крупных ледниково-подпрудных озер, занимавших, соответственно, верховья Витима, Чары и Олёкмы (последнее - только в тазовское и муруктинское оледенения) (Еникеев, 2009). В них, видимо, и возникли гаплотипы **SIB14, SIB21** и **SIB20,** распространенные в современных популяциях, основанных гольцами из этих озер (рис. 22). При этом низовья Витима были отделены ледником от его верховий и от Верхневитимского озера, и в них, как и в других озерах верхней Лены (Чаи), а также Байкала, получил распространение гаплотип **SIB10.** Этот гаплотип имеет наибольшую частоту встречаемости (в 12 из 49 сибирских популяций); в сети гаплотипов он является центром для наибольшего числа ветвей (8 – рис. 21) и, видимо, является предковым для забайкальских гаплотипов. Наличие этого гаплотипа в бассейне оз. Байкал и в прилежащей части бассейна Лены позволяет сделать вывод о заселении гольцами первого из последнего - скорее всего, через водораздел за счет перехвата речных верховий. Обнаружение нами популяции гольца в оз. Амут (бас. Верхней Ангары-Байкала) на слабо выраженном водоразделе с Леной указывает на вероятное место, где гольцы могли проникнуть в бас. Байкала. Наши данные также указывают на перехват между притоками Олекмы: принадлежащее в настоящее время к бассейну р. Чары оз. Токко было перехвачено этой рекой у бассейна Хани вместе с гольцами, у которых обнаружен характерный для бассейна Хани гаплотип **SIB20**.

Таким образом, в то время как сценарий колонизации и реколонизации побережий Сибири гольцами в плейстоцене, видимо, был близок к европейскому и североамериканскому, в ее внутриконтинентальной части в ледниковые эпохи складывались условия для распространения гольцов по обширным территориям, которые вряд ли можно называть ледниковыми рефугиумами (убежищами). Скорее можно рассматривать современную горную область распространения гольцов как межледниковый рефугиум, в котором им предстоит пережить тёплый период до следующего оледенения. Хотя проходная форма играла важную роль в первоначальном заселении гольцами Сибири, непосредственным предком современных популяций

гольцов сибирских гор была не она, а жилые формы из соседних палеоозер. Также можно полагать, что при постплейстоценовом перемещении из них гольцов на короткие расстояния в современные горные озера они не проходили столь узких «бутылочных горлышек», как в Европе и Северной Америке. От жилых предков из палеоозер могла быть унаследована часть генетического разнообразия, а также увеличенное по сравнению с северными популяциями число жаберных тычинок.

5.5. Происхождение симпатрических форм

Результаты морфологического анализа симпатрических форм не дали возможности однозначно судить о путях их происхождения в силу параллельной изменчивости морфологических признаков, однако могли рассматриваться как косвенное указание на то, что в изученных озерах они возникали преимущественно в результате симпатрического формообразования, что нуждалось в проверке генетическими методами.

По данным анализа мтДНК, дифференциация между симпатрическими формами по частотам гаплотипов не выявлена (таблица). Наибольшая доля генетической дисперсии (93%) распределена между озерами с симпатрическими формами, и только 1.5% – между симпатрическими формами внутри озер. Не обнаружено гаплотипов, которые бы маркировали аналогичные формы (крупную, мелкую или карликовую) из разных озер. В 7 озерах (Светлинское, Каларский Даватчан, Леприндокан, Бол. Намаракит, Ирбо, Североничатское, Тунэрндэ) симпатрические формы имеют один или два общих уникальных (встречающихся только в данном озере) гаплотипа. Хотя наличие общих уникальных гаплотипов у симпатрических форм может быть не только результатом их происхождения от общего предка, но и результатом интрогрессии, трудно предположить, что одновременно в нескольких озерах такая интрогрессия привела к замещению гаплотипов у одной из форм гаплотипами другой формы. Эти результаты свидетельствуют о том, что карликовая, мелкая и крупная формы – это не три монофилетические линии, которые независимо распространялись по региону, а, напротив, они полифилетичны и неоднократно возникали *de novo* в разных озерах.

Анализ изменчивости микросателлитных локусов показал, что почти все включенные в него симпатрические формы генетически ближе друг к другу, чем к каким-либо аллопатрическим гольцам и образуют монофилетические кластеры, соответствующие разным озерам. Таким образом, и данные этого анализа указывают на независимое симпатрическое происхождение форм гольцов в большинстве изученных озер. Они также свидетельствуют о разных стадиях их симпатрической дивергенции в разных озерах – от генетически близких до полностью обособленных и репродуктивно изолированных форм.

ВЫВОДЫ

1. Помимо районов северных побережий Сибири, арктические гольцы широко распространены в её континентальных горных областях - в Байкальской горной стране в бассейнах Байкала, Чаи, Витима и Олекмы, на территории хребтов Сунтар-Хаята, Верхоянского, Черского и др. в бассейнах Алдана, Яны, Индигирки и Колымы. Эта часть ареала является остатком более широкого древнего ареала, включавшего в периоды плейстоценовых похолоданий как ледниково-подпрудные горные озера, так и предгорные и равнинные водоемы свободных от оледенений зон.

2. Арктические гольцы, обитающие в большинстве внутренних районов Сибири, родственны гольцам Европы (имеют мтДНК евроазиатской филогенетической группы). Они заселили эти районы не позднее конца среднего-начала верхнего плейстоцена, мигрируя вдоль арктических побережий в межледниковья и поднимаясь по сибирским рекам до их верховий в периоды похолоданий. В верховьях они распространялись через водоразделы - в частности, Байкало-Ленский и Алдано-Индигирский. На побережьях арктические гольцы, видимо, исчезли во время последнего оледенения и реколонизировали их в позднем плейстоцене-голоцене с запада, востока и, возможно, юга. При этом восточные побережья заселили арктические гольцы с мтДНК северной мальмы (берингийской филогенетической группы), попавшей к их предкам в результате прошлой интрогрессивной гибридизации с нею.

3. Арктические гольцы континентальных гор Сибири отличаются высокой морфологической и генетической межпопуляционной изменчивостью, а Забайкалье является одним из основных центров разнообразия арктических гольцов на всем 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.

4. В большинстве озер Сибири совместно обитают две или три формы арктического гольца, различающиеся по темпу роста, морфологии, экологическим особенностям, параметрам жизненного цикла и генетическим характеристикам. В изученной части ареала эти формы возникали независимо в разных озерах на основе симпатрического формообразования.

5. В озерах Сибири наблюдаются разные уровни различий симпатрических форм арктических гольцов – от морфологически близких эпигенетических форм до полностью морфологически обособленных, генетически различных и репродуктивно изолированных. Эти уровни соответствуют последовательным этапам эволюционной дивергенции форм.

6. Симпатрические формы возникают в результате разделения изначально единой популяции на основе сегрегации пищевых ресурсов и различий в темпе роста и возрасте созревания. На ранней стадии их дивергенции возможны горизонтальные трансформации между формами в течение жизни в результате ускорения роста в позднем онтогенезе. Дальнейшая дивергенция связана с биотопической сегрегацией, расхождением по срокам и местам нереста, накоплением генетических различий и формированием репродуктивной изоляции.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах из перечня ВАК МОН РФ

1. **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) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 5. С. 588-602.

2. **Алексеев С.С.**, Пичугин М.Ю. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. №. 3. С. 328-337.
3. **Алексеев С.С.**, Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 48-56.
4. **Алексеев С.С.**, Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П., Шевелева Н.Г. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озер водораздела рек Куанда и Чара (северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977-1999 гг.) // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. 2000. Т. 105. Вып. 4. С. 22-41.
5. **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 // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 3. С. 293-311.
6. **Алексеев С.С.** О редукции скелетных элементов у гольцов *Salvelinus alpinus* Забайкалья и путях формирования морфологических особенностей длинноперой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi* // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 4. С. 446-456.
7. **Алексеев С.С.**, Кириллов А.Ф. 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и ее значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т.41. №. 4. С. 465-480.
8. **Alekseyev S.S.**, Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. 2002. V.64. № 1-3. P. 97-114.
9. Froufe E., **Alekseyev S.**, Knizhin I., Alexandrino P., Weiss S. Comparative phylogeography of salmonid fishes (Salmonidae) reveals late to post-Pleistocene exchange between three now-disjunct river basins in Siberia // Diversity and Distributions. 2003. V. 9. P. 269-283.
10. **Алексеев С.С.**, Макарова О.Л., Смирина Э.М. Озерный арктический голец *Salvelinus alpinus* complex с острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 6. С. 842-846.
11. Гудков П.К., **Алексеев С.С.**, Кириллов А.Ф. Морфо-экологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озер Охотско-Колымского региона // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 5. С. 639-646.
12. Осинов А.Г., **Алексеев С.С.**, Кириллов А.Ф. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Силян-Кюель (бассейн реки Яна): биология, морфология, генетика, филогения // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 1. С. 58-72.
13. Froufe E., **Alekseyev S.**, Knizhin I., Weiss S. Comparative mtDNA sequence (control region, ATPase 6 and NADH-1) divergence in *Hucho taimen* (Pallas, 1773) across four Siberian river basins // J. Fish Biol. 2005. V. 67. № 4. P. 1040-1053.
14. Самусенок В.П., **Алексеев С.С.**, Матвеев А.Н., Гордеева Н.В., Юрьев А.Л., Вокин А.И. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 5. С. 616-629.
15. Froufe E., **Alekseyev S.**, Alexandrino P., Weiss S. The evolutionary history of sharp- and blunt-snouted lenok (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)) and its implications for the paleo-hydrological history of Siberia // BioMed Central Evolutionary Biology. 2008. V. 8. № 40 (47 pp.) http: //www.biomedcentral.com/1471-2148/8/40.
16. Conejeros P., Phan A., Power M., **Alekseyev S.**, O'Connell M., Dempson B., Dixon B. MH class IIα polymorphism in local and global adaptation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) // Immunogenetics. 2008. V. 60. P. 325-337.
17. **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. V. 75. P. 368-392.
18. **Alekseyev S.S.**, Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environ. Biol. Fish. 2009. V. 86. P. 487-505.
19. Гордеева Н.В., Осинов А.Г., **Алексеев С.С.**, Матвеев А.Н., Самусенок В.П. Генетическая дифференциация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья, выявленная по

микросателлитным маркерам // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 3. С. 293-304.
20. Conejeros P., Power M., **Alekseyev S.**, Dixon B. Global major histocompatibility Class II β (mh-IIβ)-polymorphism in Arctic charr *Salvelinus alpinus* // J. Fish Biol. 2012. V. 81. P. 1158–1174.
21. **Alekseyev S.S.**, Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yur'ev 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. Ichthyology. 2013. V. 53. №. 10. P. 792-803.
22. Glubokovskiy M.K., **Alekseyev S.S.** Charr studies across countries, continents and decades: aspects of ecology, evolution, genetics and management // J. Ichthyology. 2013. V. 53. №. 10. P. 779–780.
23. **Алексеев С.С.**, Гордеева Н.В., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Вокин А.И., Юрьев А.Л. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. № 4. С. 387-412.
24. Conejeros P., Phan A., Power M., O'Connell M., **Alekseyev S.**, Salinas I., Dixon B. Differentiation of sympatric Arctic charr morphotypes using major histocompatibility class II genes. // Trans. Amer. Fish. Soc. 2014. V. 143. P. 586–594.
25. Marić S., **Alekseyev S.**, Snoj S., Askeyev O., Askeyev I., Weiss S. First mtDNA sequencing of Volga and Ob basin taimen: European populations stem from a late Pleistocene expansion of *H. taimen* out of western Siberia and are not intermediate to *H. hucho* // J. Fish Biol. 2014. V. 85. № 2. P. 530–539.
26. 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. V. 72. P. 96-115.

Статьи в других изданиях и сборниках

1. **Alekseyev S.S.**, Power G. Ontogenetic changes in skull morphology of *Salvelinus fontinalis* and *S. namaycush* with comments on heterochronies in evolution of salmonids. Nord. J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 128-149.
2. **Alekseyev S.S.**, Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // F.W. Kircheis (ed.) Proceedings of the eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998. ISACF Information Series N.7, Univ. Maine, 1999. P. 71-86.
3. **Алексеев С.С.** Возраст и рост симпатрических и аллопатрических группировок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья // Труды кафедры зоологии позвоночных (под ред. П.Я.Тугариной). Т. 1. Иркутск: Изд-во ИГУ, 2001. С. 66-90.
4. **Алексеев С.С.**, Савваитова К.А. Арктический голец *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) (популяции Забайкалья) // Красная Книга Российской Федерации. Т. 1. Животные. М.: Астрель, 2001. С. 275-277.
5. **Алексеев С.С.**, Кириллов А.Ф. К вопросу о реликтовом ареале арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) в Восточной Сибири: новые находки в бассейнах Индигирки и Яны // Прикладная экология севера : Междунар. науч.-практич. конф. Якутск, 20-21 марта, 2003. Материалы. 2003. С. 72-78.
6. **Алексеев С.С.**, Кириллов А.Ф. Арктический голец (популяции Забайкалья) *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга республики Саха (Якутия). Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных (насекомые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие)/ Департамент биол. Ресурсов МОП РС (Я), ГУП НИПК «Сахаполиграфиздат», 2003. С. 35-37.
7. Самусенок В.П., **Алексеев С.С.**, Матвеев А.Н., Пронин Н.М. Арктический голец – *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды животных. - 2 изд., перераб. и доп. Улан-Удэ: изд. дом «Информполис», 2005. С. 224-225.
8. **Алексеев С.С.**, Самусенок В.П., Матвеев А.Н. Арктический голец // Красная книга Иркутской области. Под ред. О.Ю. Гайковой. Иркутск: Изд-во "Время странствий", 2010. С. 341.
9. Самусенок В.П., **Алексеев С.С.**, Матвеев А.Н., Пронин Н.М. Арктический голец *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды животных. - 3 изд., перераб. и доп. Улан-Удэ: Изд-во Бурятск. научн. центра СО РАН, 2013. С. 113.

Монография

1. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., **Алексеев С.С.** Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Высшая школа, 1994. 334 с.

Тезисы докладов

1. **Alekseyev S.S.**, Power G. Ontogenetic factors of morphological evolution in *Salvelinus* with particular reference to *S. fontinalis* and *S. namaycush*. Procceedings of the International Charr Symposium, 13-18 June, Trondheim, Norway, 1994.

2. **Алексеев С.С.**, Пичугин М.Ю. Глубоководный карликовый голец - третья форма *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из забайкальского озера Даватчан // Первый конгресс ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997 г.) : тез. докл. М. : Изд-во ВНИРО, 1997. С. 33.

3. **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.

4. **Алексеев С.С.**, Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. Морфо-экологическая характеристика и кариотипы симпатрических форм гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Большой Намаракит (бассейн Витима, Забайкалье) // Первый конгресс ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997 г.) : тез. докл. М. : Изд-во ВНИРО, 1997. С. 32-33.

5. **Alekseyev S.S.**, Kirillov A.F., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. Distribution and diversification of charrs (*Salvelinus alpinus* complex) from the interior regions of East Siberia, with special reference to Transbaikalia // 4-th International Charr Symposium, Trois-Rivieres, Quebec, Canada, Summer 2000, Abstracts, 2000. P. 26.

6. **Alekseyev S.S.** Paedomorphic origin of *Salvethymus svetovidovi*: evidence from the study of skeletal morphology of *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia // 4-th International Charr Symposium, Trois-Rivieres, Quebec, Canada, Summer 2000, Abstracts, 2000. P. 73.

7. Рожкова Н.А., Кравцова Л.С., Бондаренко Н.А., Шевелева Н.Г., Ситникова Т.Я., Слугина З.В., Самусенок В.П., Матвеев А.Н., Книжин И.Б., Богданов Б.Э., **Алексеев С.С.** Биоразнообразие высокогорных озер северного Забайкалья // Международная конференция “Озера холодноводных регионов” (июнь 2000). Доклады, Ч. II. Якутск : Изд-во Якутского ун-та, 2000. С. 152-163.

8. Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V., Reist J.D., Power M., Samusenok V.P., Matveev, A.N. Sympatric speciation and phylogeographic patterns in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, from Transbaikalia revealed by mtDNA sequence analysis // 5th International Charr Symposium, 2-5 August 2006 - Reykjavik, Iceland, 2006. P. 12.

9. **Alekseyev S.S.**, Smirina E.M., Sokolov A.A. Transitions from small to large charr forms during lifetime demonstrated by growth patterns in fin ray cross sections of *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia // 5th International Charr Symposium, 2-5 August 2006 - Reykjavik, Iceland, 2006. P. 44.

10. Power M., **Alekseyev S.S.**, Reist J.D, Samusenok V.P., Matveev A.N. Yur'ev A.L., Vokin A.I. Trophic polymorphisms among Transbaikalian Arctic charrs as revealed by stable isotope analysis // 5th International Charr Symposium, 2-5 August 2006 - Reykjavik, Iceland, 2006. P. 32.

11. Samusenok V.P, **Alekseyev S.**S, Matveev A.N., Gordeeva N.V. Yur’ev A.L., Vokin, A.I. A new population of Arctic charr in the Baikal basin: second record over two centuries // 5th International Charr Symposium, 2-5 August 2006 - Reykjavik, Iceland, 2006. P. 44.

12. Gordeeva N.V., Osinov A.G., **Alekseyev S.**S, Matveev A.N., Samusenok V.P. Sympatric speciation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) from Transbaikalia: the results of microsatellite analysis // Book of abstracts. XII European Congress of Ichthyology. Cavtat (Dubrovnik), Croatia, 9-13 September 2007, 2007. P. 29.

13. **Алексеев С.С.**, Байно Р., Гордеева Н.Г., Матвеев А.Н., Рейст Дж., Самусенок В.П., Смирина Э.М., Соколов А.А. Формообразование у арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) Забайкалья // Материалы конференции «Современные проблемы биологической эволюции». К 100-летию государственного Дарвиновского музея. 17-20 сентября 2007. М., 2007. С. 76.

14. Gordeeva N.V., **Alekseyev S.S.**, Matveev A.N., Samusenok, V.P. Microsatellite DNA variability among allopatric populations and sympatric forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex from lakes of Transbaikalia // 6th International *Salvelinus* Symposium, June 15-18, 2009, Stirling, Scotland, 2009. P. 38.

15. Gordeeva N.V., **Alekseyev S.S.**, Andreev R.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. Genetic differentiation of extant and extinct Arctic charr forms in lakes Bol’shoe Leprindo and Maloe Leprindo // 7th International Charr Symposium, 3-6 September 2012 Yuzhno-Sakhalinsk, Russia, 2012. P. 54.

16. **Alekseyev S.S.**, Pichugin M.Yu., Samusenok V.P., Matveev A.N., Gordeeva N.V., Andreev R.S., Yur’ev A.L., Khlystov V.S., Pomazkin V.K. Summer and winter/spring spawning of Arctic charr in Transbaikalia: implications for speciation // 8th International Charr Symposium, June 14th-18th 2015, Tromso, Book of Abstracts, 2015. P. 4.