

УДК 597.553.2.575.17

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ТРЁХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* (SALMONIDAE) В ОБЛАСТЯХ ИХ КОНТАКТА НА СЕВЕРЕ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. Н. В. Гордеева¹, С. С. Алексеев², *, А. Ф. Кириллов³, В. И. Романов⁴, М. Ю. Пичугин^{2,5}

¹Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

²Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

³Якутский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ЯкутскНИРО, Якутск, Россия

⁴Томский государственный университет, Томск, Россия

⁵Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alekseyev@mail.ru

Поступила в редакцию 27.07.2020 г.

После доработки 10.11.2020 г.

Принята к публикации 11.11.2020 г.

С целью изучить распространение выделенных по митохондриальной ДНК филогенетических линий арктического гольца *Salvelinus alpinus* в области их контакта на севере Восточной Сибири проанализированы нуклеотидные последовательности контрольной области мтДНК гольцов из десяти заполярных популяций на участке от Енисея до Лены. На плато Путорана отмечены гаплотипы атлантической и сибирской подгрупп евроазиатской филогенетической группы, в бассейне р. Хатанга – атлантической, в дельте Лены – сибирской подгруппы и берингийской группы. На Путоране и в дельте Лены найдены гаплотипы сибирской подгруппы, ранее отмечавшиеся в других районах Восточной Сибири. Новые данные вкрупне с литературными позволяют уточнить ареалы трёх филогенетических линий и границы областей их перекрытия, а также свидетельствуют о широкой симпатрии гаплотипов атлантической и сибирской подгрупп в водоёмах Таймырского района и подтверждают близкое родство гольцов сибирской подгруппы из всех основных областей её распространения.

Ключевые слова: арктический гольц *Salvelinus alpinus*, филогеография, филогенетические группы, контрольная область мтДНК, симпатрия, Восточная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0042875221050076

У арктического гольца *Salvelinus alpinus* и близких к нему видов/форм выделены пять филогенетических групп гаплотипов контрольной области митохондриальной ДНК (мтДНК) – атлантическая, сибирская, акадийская, арктическая и берингийская (Brunner et al., 2001). Первые две группы мы объединяем в евроазиатскую группу и рассматриваем в качестве её подгрупп (Гордеева и др., 2018). Гольцы с гаплотипами этих групп/подгрупп имеют викарирующие частично перекрывающиеся ареалы (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017; Гордеева и др., 2018; Salisbury et al., 2019). Области их перекрытия представляют особый интерес как зоны послеледниковых вторичных контактов и гибридизации этих плейстоценовых линий (Osinov et al., 2015, 2017). Были изучены зоны контакта берингийской и арктической групп на северо-западе Северной Америки (Moore et al., 2015) и на северо-востоке Евразии (Esin et al., 2017; Олейник и др.,

2017; Осинов и др., 2018); арктической, атлантической и акадийской на Лабрадоре и Ньюфаундленде (Moore et al., 2015; Salisbury et al., 2019). На севере Восточной Сибири известны области вторичного контакта атлантической и сибирской, сибирской и берингийской групп/подгрупп (Радченко, 2003, 2004; Alekseyev et al., 2009; Osinov et al., 2015, 2017; Гордеева и др., 2018). Генетические исследования гольцов из этих труднодоступных областей основываются на небольшом числе особей и популяций и нуждаются в значительном расширении.

Согласно первоначальному описанию (Brunner et al., 2001), атлантическая группа распространена в Евразии на восток до Кольского п-ова, а сибирская – на запад до Финляндии и Шпицбергена. Столь западное положение границы между ареалами групп было обусловлено тем, что авторы включали во вторую несколько описанных ими гаплотипов, которые позже были переведены в первую группу (Гордеева и др., 2018). С учё-

том этого перевода и новых данных уточнённый ареал сибирской подгруппы ограничен континентальными водоёмами Восточной Сибири; его западной границей на сегодняшний день является плато Путорана (Brunner et al., 2001; Osinov et al., 2017), а восточной границей ареала атлантической – бассейн Хатангской губы (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009). В промежутке между Хатангой и Кольским п-овом гольцы атлантической подгруппы найдены в бассейне Пясины, в том числе на Путоране (Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017; Гордеева и др., 2018), на Полярном Урале и на Новой Земле (Гордеева и др., 2018).

В трёх водоёмах Таймырского Долгано-Ненецкого района у гольцов обнаружены гаплотипы обеих филогенетических линий: в оз. Лама (по данным рестрикционного анализа участка АТФаза6/ND4L: Радченко, 2003; по данным анализа последовательностей гена цитохрома *b*: Радченко, 2004; Osinov et al., 2015; контрольной области мтДНК: Osinov et al., 2017), в оз. Кунгасалах и в р. Новая (Alekseyev et al., 2009). Всё это показывает, что в Таймырском регионе находится зона вторичного контакта атлантической и сибирской подгрупп (Osinov et al., 2015, 2017), но её точные границы пока не очерчены.

Это же относится к расположенной восточнее, в прибрежных районах от Анабара до Лены, зоне контакта арктических гольцов с гаплотипами сибирской подгруппы и арктических гольцов с интрогрессированным от северной мальмы *S. malma malma* гаплотипом берингийской группы (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018). В ней гаплотипы обеих линий встречаются совместно в одном озере в бассейне Оленёкской губы; в бассейне Анабара и в районе дельты Лены они отмечены в разных озёрах. Аналогичные области, в которых происходил захват арктическим гольцом или близким к нему гольцом Таранца мтДНК северной мальмы, обнаружены в Колымско-Охотском регионе (Радченко, 2003, 2004; Alekseyev et al., 2009; Osinov et al., 2017; Осин и др., 2018), и на Камчатке (Esin et al., 2017).

Цель настоящей работы – привести новые данные о распространении арктических гольцов с мтДНК-гаплотипами трёх филогенетических линий в зонах их вторичных контактов на севере Восточной Сибири для уточнения границ этих зон и расширения сведений о филогеографии вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал (39 экз. арктического гольца) собран в десяти заполярных водоёмах Восточной Сибири (таблица; рис. 1а). Он включает сборы авторов в бассейне Хатанги, на плато Путорана (рис. 1б) и в дельте Лены (рис. 1в) в 1991 и 2018–2020 гг., а

также пробы из последних двух районов, собранные экспедициями кафедры ихтиологии МГУ в 1975–1976 гг. и при участии второго и последнего авторов в 1979 г.

Изученные водоёмы значительно различаются по своим характеристикам (таблица). Три включённых в настоящую работу озера в дельте Лены (Булкурка-2, Дальнее и Переходное), а также ранее обследованные озёра Гусинка и Булкурка (Alekseyev et al., 2009) – небольшие низко расположенные безымянные (названия даны нами и членами экспедиции МГУ) термокарстовые водоёмы, находящиеся на ~50-километровом участке вдоль Оленёкской протоки. В этих озёрах обитают мономорфные популяции арктического гольца, представленные крупной формой. Озеро в отрогах Хараулахского хребта (бассейн зал. Нелёлова), на топографических картах обозначаемое как Ладаннах-Кюеле, приводится в работе Савваитовой и Максимова (1980) под местным названием Форелевое. Приведённые в работе Борисова (1932) координаты и описание не оставляют сомнения в том, что это озеро Аранастах, гольца которого он на полвека раньше описал как отдельный вид – якутский голец *S. jacuticus*. В нём отмечены крупная и мелкая формы гольца (Савваитова, Максимов, 1980), но принадлежность изученного экземпляра к одной из них неизвестна.

Озёра плато Путорана – крупные глубокие горные водоёмы ледниково-тектонического происхождения, в сборах из них представлены разные формы гольца, совместно обитающие в озёрах региона: из оз. Хантайское – длиннотычиночный и “тыптушка”, из оз. Аян – “гигант”, озёрно-речной и “путоранчик”, из оз. Собачье – голец Дрягина и молодь “боганидской палии”. Последняя отнесена к этой форме потому, что пойманна на предустьевом участке притока озера р. Хоронен, в котором нерестится только она (у гольца Дрягина и третьей формы из оз. Собачье – пучеглазки – нерест озёрный; их заходы в реку не отмечены). К этой же форме принадлежат экземпляры из озёр Глубокое и Кета. Баяджяга (бассейн Хатанги) – небольшое озеро, населённое крупной формой гольца.

Гольцов отлавливали жаберными сетями с ячейёй 10, 20, 25, 30 и 40 мм. ДНК выделяли из фиксированных 96%-ным этанолом жировых плавников, кусочков мышечной ткани или семенников с помощью коммерческого набора Diatom DNA Prep 100 (ООО “Лаборатория Изоген”). Секвенировали фрагмент 534–543 пар оснований (п.о.), включающий весь левый участок контрольной области мтДНК гольцов, используя праймеры и условия, описанные ранее (Alekseyev et al., 2009). Редактирование хроматограмм и выравнивание последовательностей проводили в программе Geneious

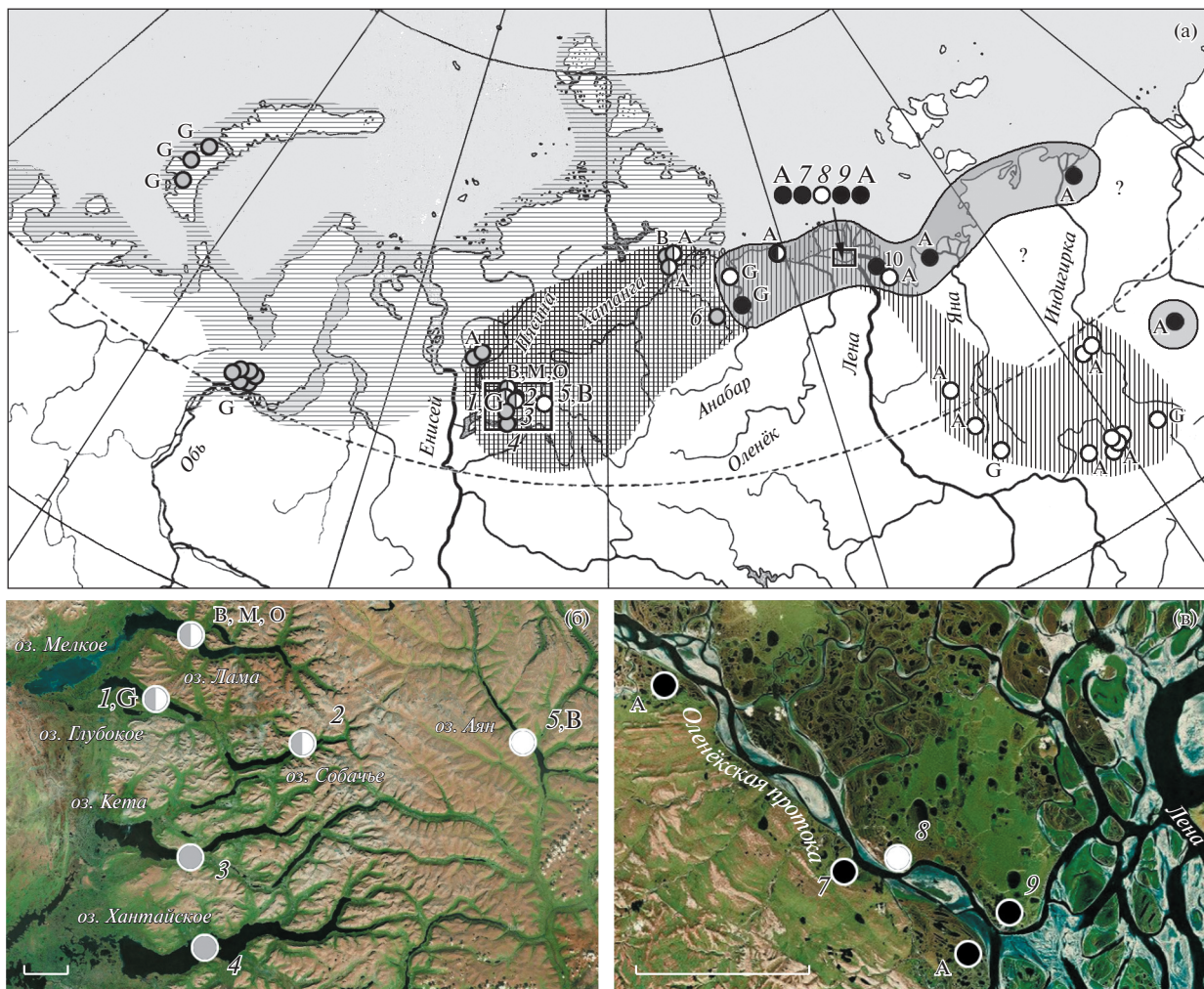


Рис. 1. Распространение трёх филогенетических линий гаплотипов контрольной области мтДНК арктического гольца *Salvelinus alpinus* на севере Сибири: а – карта-схема региона с ареалами групп и подгрупп гаплотипов мтДНК; б, в – спутниковые снимки западной части плато Путорана (б) и участка Оленёкской протоки дельты Лены (в). Местоположение популяций, в которых проводилось изучение мтДНК: 1–10 – наши данные; В – Brunner et al., 2001; А – Alekseyev et al., 2009; М – Moore et al., 2015; О – Osinov et al., 2017; G – Гордеева и др., 2018); (●) и (■) – атлантическая подгруппа евроазиатской группы (включая гаплотипы SIB1-3,5,9); (○) и (▨) – сибирская подгруппа евроазиатской группы; (●) и (□) – берингийская группа (арктические гольцы с гаплотипами, интрогрессированными от северной мальмы); “?” – нет данных. Водоёмы: 1 – оз. Глубокое, 2 – оз. Собачье и р. Хоронен, 3 – оз. Кета, 4 – оз. Хантайское, 5 – оз. Аян, 6 – оз. Баяджяга, 7 – оз. Дальнее, 8 – оз. Переходное, 9 – оз. Булкурка-2, 10 – оз. Ладаннах-Кюеле (Форелевое, Аранастах). Масштаб: 20 км.

(Kearse et al., 2012). Последовательности, изученные в настоящей, а также в нашей предыдущей работе (Гордеева и др., 2018) перекрываются с последовательностями, изученными в работах: Brunner et al. (2001), Alekseyev et al. (2009), Moore et al. (2015), Osinov et al. (2017) на 499–507 п.о. Последовательности, впервые выявленные в настоящем исследовании, помещены в базу GenBank под номерами MT586474 (BER24), MT586475 (ATL32) и MT586476 (SIB35). Поскольку в литературе встречаются одинаковые (в пределах перекрывающегося участка последовательности) гаплотипы с разными названиями и разные с одинаковыми,

мы используем названия, первыми размещённые в базе GenBank/NCBI, и в случаях дублирующихся названий указываем в скобках первую букву фамилии первого автора. Для проверки принадлежности ранее не изучавшихся гольцов из озёр Баяджяга и Булкурка-2 к *S. alpinus* у них оценили диагностически важные меристические признаки – число жаберных тычинок (*sp.br.*) и пилорических придатков (*pc*). Морфоэкологические данные по гольцам из остальных изученных озёр приведены в ряде работ (Борисов, 1932; Савваитова, Максимов, 1980; Романов, 1983, 1996, 2003; Савваитова, 1989; Павлов и др., 1994; Павлов, 1997; Пичугин, 2009).

Характеристика водоёмов, объём исследованного материала и обнаруженные гаплотипы контрольной области мтДНК у гольца *Salvelinus alpinus*

№	Водоём	Район	Бассейн	Координаты		Длина*, км	Ширина*, км	Глубина*, м	Высота над уровнем моря, м	Год	Форма гольца	Гаплотип	n, экз.
				с.ш.	в.д.								
1	Оз. Глубокое	П	Глубокая → оз. Мелкое → Норильская → оз. Пясино → Пясино	69°16'	90°10'	44.5	6.0	185	49	1975	“Боганидская палия”	SIB10	1
2	Оз. Собачье	П	Муксун → оз. Глубокое → ... → Пясино	69°02'	91°15'	46.0	3.7	162	69	1991	Голец Дрягина	ATL32	1
	Р. Хоронен (приток оз. Собачье)			69°08'	91°55'	—	—	—	—	1991	“Боганидская палия”	SIB20	2
3	Оз. Кета	П	Рыбная → Норильская → оз. Пясино → Пясино	68°41'	90°26'	96.0	13.3	180	93	1976	То же	ATL21(M)	1
4	Оз. Хангайское	П	Хангайка → Енисей	68°17'	90°30'	110.0	18.0	420	73	2019	Длиннотычи-ночный	ATL21(M)	9
5	Оз. Аян	П	Аян → Хета → Хатанга	69°10'	94°00'	55.0	3.2	256	470	2020	“Гылушка”	ATL21(M)	2
											“Гигант”	SIB4	2
											Озёрно-речной	SIB4	1
											“Путоранчик”	SIB4	7
6	Оз. Баяджяга	Х	Попигай → Хатанга	72°11'	110°51'	1.1	0.9	—	—	2018	Крупная	ATL32	5
7	Оз. Дальнее	ДЛ	Оленёвская протока	72°20'45"	125°40'	1.0	0.6	~3	~7	1979	То же	BER10	1
8	Оз. Переходное	ДЛ	То же	72°20'30"	125°50'	0.4	0.3	~15	~6	1979	»	SIB10	1
											»	SIB35	1
9	Оз. Булкурка-2	ДЛ	»	72°18'	126°10'	1.2	1.1	—	~5	2018	»	BER10	4
10	Оз. Ладаннах-Кюеле (Форелевое, Аранастах)	ДЛ	зал. Неёлова	71°48'	128°36'	1.2	0.7	4.5	68	1979	Крупная или мелкая	BER24	1
	Всего												39

Примечание. Районы: П – плато Путорана, Х – район Хатанги и Хатангской губы, ДЛ – район дельты Лены; *приведены максимальные значения; название гаплотипа ATL21 дано по: Moore et al., 2015 (обозначено буквой М в скобках), он соответствует гаплотипу ATL20 по: Osipov et al., 2017; SIB4 соответствует SIB31 по: Moore et al., 2015 и SIB34 по: Алексеев и др., 2019; n – число особей.

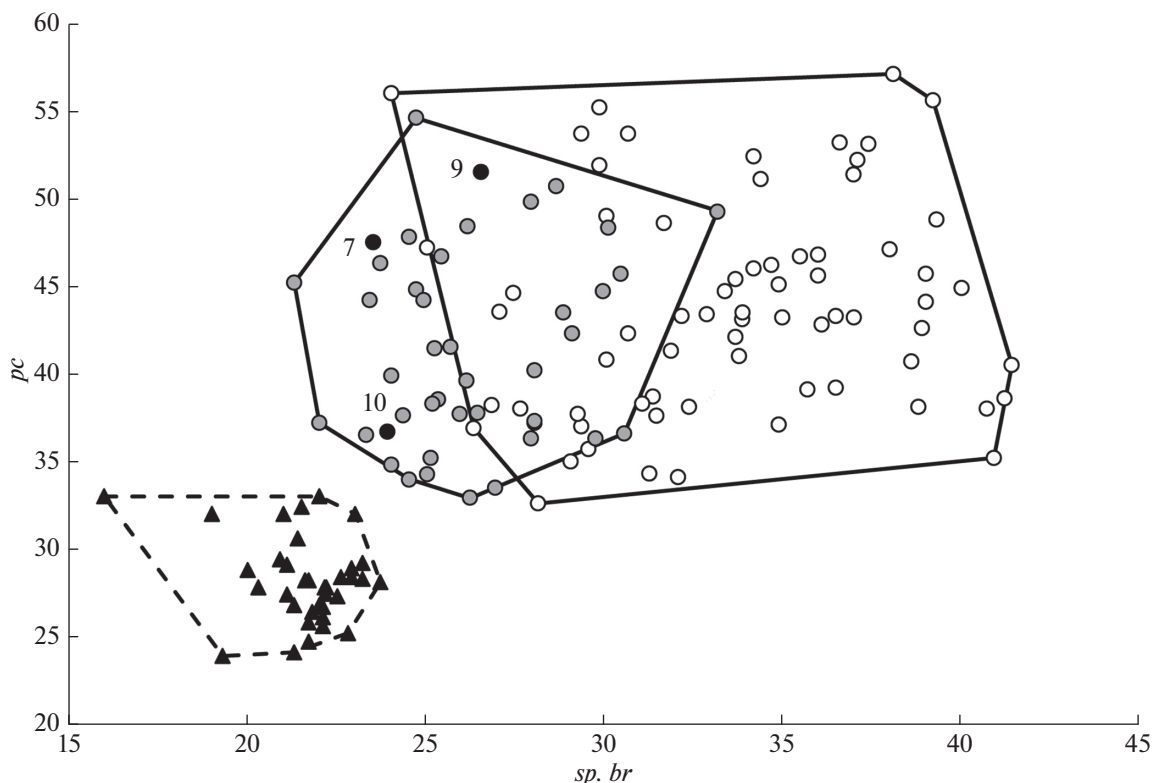


Рис. 2. Соотношение среднего числа жаберных тычинок (*sp.br.*) и среднего числа пилорических придатков (*pc*) в разных популяциях и у разных форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* Европы и Сибири ((—○—) — атлантическая, (—○—) — сибирская подгруппа евроазиатской группы гаплотипов; (●) — берингийская группа гаплотипов, гольцы из озёр (см. на рис. 1) 7, 9 и 10 в районе дельны Лены) и северной мальмы *S. malma malma* Чукотки и Камчатки ((-▲-) — берингийская группа гаплотипов), по собственным данным и данным литературы: Борисов, 1932; Есипов, 1952; Колюшев, 1967; Nilsson, Filipsson, 1971; Balon, Penczak, 1980; Савваитова, Максимов, 1980; Черешнев, 1982; Klemetsen, 1984; Черешнев и др., 1989; Первозванский, Шустов, 1999; Есин, Маркевич, 2017.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлено 16 изменчивых сайтов, включая одну делецию, и восемь гаплотипов — три новых (ATL32, SIB35 и BER24) и пять опубликованных ранее: ATL21(M) (Moore et al., 2015), SIB4 (Brunner et al., 2001), SIB10, SIB20 и BER10 (Alekseyev et al., 2009). ATL21(M) соответствует гаплотипу ATL20(O) (Osinov et al., 2017), SIB4 — гаплотипам SIB31 (Moore et al., 2015) и SIB34 (Алексеев и др., 2019).

В районе дельты Лены в области контакта сибирской подгруппы и берингийской группы в оз. Переходное найдены сибирские гаплотипы SIB10 и новый SIB35; в озёрах Дальнее и Булкурка-2 — берингийский гаплотип BER10; в оз. Ладаннах-Кюеле — новый берингийский гаплотип BER24. Следует подчеркнуть, что ранее в северных прибрежных районах Восточной Сибири отмечался только один сибирский (SIB25) и один берингийский (BER10) гаплотипы (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018). Оз. Переходное находится в близком соседстве с озёрами, в которых отмечен гаплотип BER10, — в частности, всего в 6 км от оз. Дальнее. Фенотипически гольцы из озёр Даль-

нее, Булкурка-2 и Ладаннах-Кюеле являются арктическими гольцами, а не северной мальмой, поскольку в отличие от неё имеют в среднем не менее 23.5 жаберных тычинок и 34 пилорических придатков и укладываются в пределы варьирования этих диагностических признаков у арктического гольца (рис. 2).

В области перекрытия ареалов атлантической и сибирской подгрупп в оз. Баяджяга (бассейн Хатанги) обнаружен атлантический гаплотип ATL32, в оз. Хантайское у двух форм гольца (длиннотычиночного и “тыптушки”) — гаплотип ATL21(M), отмеченный в оз. Лама (Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017). Это соответственно самая восточная и самая южная точки распространения атлантической подгруппы в Восточной Сибири. Оз. Баяджяга находится вблизи границы ареала гольцов с гаплотипами берингийской группы, отмеченными в соседнем бассейне Анабара (Гордеева и др., 2018). Длиннотычиночные гольцы Хантайского озера имеют наибольшее число жаберных тычинок среди всех арктических гольцов атлантической подгруппы (*sp.br.* 30–38 (33.1): Ро-

манов, 2003) и сходны по этому признаку с гольцами из некоторых забайкальских популяций, принадлежащими к сибирской подгруппе, например, с гольцами мелкой формы из оз. Токко (*sp.br.* 31–37 (33.6): Алексеев и др., 2021). В свете полученных данных это сходство можно квалифицировать как случай параллелизма, хотя нельзя исключить возможность замещения мтДНК гольцов сибирской группы на мтДНК атлантической в результате интрогрессивной гибридизации.

В оз. Собачье у 1 экз. гольца Дрягина найден гаплотип ATL32, а у 2 экз. “боганидской палии” – сибирский SIB20, ранее отмечавшийся только в Забайкалье (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018). В оз. Глубокое у “боганидской палии” обнаружен гаплотип SIB10. Учитывая, что ранее (Гордеева и др., 2018) в этом озере отмечен атлантический гаплотип ATL22(M), список водоёмов с симпатрическими гаплотипами двух подгрупп пополняется ещё двумя озёрами. Важно отметить, что в этих трёх озёрах Норило-Пясинской системы (Лама, Собачье и Глубокое) и их притоках сибирские гаплотипы отмечены у “боганидской палии”, а атлантические (включая SIB9) – у других форм (голец Дрягина, пучеглазка, горный голец (Brunner et al., 2001; Osinov et al., 2017; Гордеева и др., 2018; настоящая работа)). Соответствие этих форм двум филогенетическим линиям, пока выявляемое у единичных особей, представляет большой интерес, но нуждается в проверке на более представительном материале. В оз. Кета такое соответствие не прослеживается, поскольку у изученного экземпляра “боганидской палии” обнаружен атлантический гаплотип ATL21(M). Впрочем, нельзя исключить ошибку в определении формы гольца, которую, к сожалению, невозможно проверить, поскольку экземпляр не сохранился.

В оз. Аян у всех форм нами отмечен сибирский гаплотип SIB4, ранее найденный у 2 экз. “путоранчика” из этого озера Бруннером с соавторами (Brunner et al., 2001) и Муром с соавторами (Mooge et al., 2015). В последней работе он обозначен как SIB31, хотя полностью идентичен участку длиной 499 п.о. в последовательности, изученной Бруннером и его соавторами (550 п.о.). SIB4 соответствует гаплотипу SIB34 крупной формы гольца из оз. Малое Леприндо в Забайкалье (Алексеев и др., 2019). Таким образом, на сегодняшний день у гольцов Таймыра и Забайкалья известно три общих гаплотипа (SIB4, SIB10, SIB20).

Гаплотип SIB10 теперь обнаружен во всех основных районах распространения сибирской подгруппы: в Забайкалье, в бассейнах верхне-среднего течения Яны и Индигирки, в дельте Лены и на Таймыре (Путоране). По-видимому, этот наиболее широко распространённый гаплотип сибирской подгруппы является для неё предковым (Гордеева и др., 2018). Полагаем, что сибир-

ская подгруппа сформировалась в первой половине неоплейстоцена в гигантском Лено-Вилуйском палеозере (оз. Лена, Якутское “море”), которое возникло на территории Восточной Сибири в периоды плейстоценовых оледенений в результате перекрытия северного стока Лены сползавшим с Верхоянского хребта ледником (Еникеев, 2009). Озеро имело сток в бассейн Енисея через Вилуй–Нижнюю Тунгуску и подходило близко к основным внутренним горным районам Восточной Сибири, в настоящее время населённым арктическим гольцом (Становое и Оймяконское нагорья, хребты Верхоянский, Сетте-Дабан, Сунтар-Хаята), а также к северным прибрежным районам. Связь его с Путораной осуществлялась через бассейн Нижней Тунгуски и низовья Енисея. Расселяясь по огромному озеру, гольцы имели возможность быстро и беспрепятственно достичь этих районов и обосноваться в них. Распространение сибирской подгруппы, очевидно, происходило практически исключительно за счёт пресноводных гольцов, и в этом состоит её отличие от атлантической, распространявшейся преимущественно за счёт проходных. Гаплотип SIB10, видимо, возник и распространился именно в Лено-Вилуйском озере, а в разных районах от него произошли уникальные для этих районов гаплотипы.

Таким образом, в северной части ареала арктического гольца на участке от Енисея до Лены выявлены новые митохондриальные гаплотипы трёх филогенетических линий – берингийской группы, атлантической и сибирской подгрупп евроазиатской группы, а также новые популяции гольцов с гаплотипами этих линий; продемонстрированы более широкие границы распространения атлантической подгруппы и зоны перекрытия её ареала с ареалом сибирской в бассейне Хатанги и в районе плато Путорана. Получены новые свидетельства того, что в Норило-Пясинских озёрах (возможно, за исключением оз. Кета) сибирская подгруппа представлена “боганидской палией”, а атлантическая – другими отмеченными в них формами. Обнаружение на севере трёх южных гаплотипов сибирской группы подтверждает ранее сделанный вывод (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018) об общем происхождении и близких филогенетических связях арктических гольцов сибирской подгруппы из разных областей Восточной Сибири.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны К.А. Савваитовой, В.А. Максимова, В.Р. Филину и С.Ш. Багрян-Михайловой (МГУ) за организацию и проведение экспедиций МГУ по сбору материала в 1975–1979 гг.; А.А. Ломову (МГУ) за его хранение и передачу авторам; С.В. Максимова, С.Д. Павлову и Ю.В. Чеботаревой (МГУ) за помощь в полевых работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00092), Н.В. Гордеевой – в рамках раздела государственного задания ИОГен РАН № 0112-2019-0001, С.С. Алексеевым – в рамках раздела государственного задания ИБР РАН № 0088-2021-0019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В. и др. 2019. Репродуктивные стратегии и происхождение парapatрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 4. С. 430–447. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040015>
- Алексеев С.С., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2021. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Токко (северное Забайкалье) // Там же. Т. 61. № 1. С. 65–87. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010021>
- Борисов П.Г. 1932. Новый вид гольца – *Salvelinus jacuticus* n. sp. // *Материалы к ихтиофауне бассейна р. Лены*. М.: Изд-во АН СССР. С. 1–42.
- Гордеева Н.В., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. и др. 2018. Распространение, состав и родственные отношения филогенетических групп арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) (Salmonidae) в европейской части России и Сибири по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 6. С. 659–669. <https://doi.org/10.1134/S0042875218050107>
- Еникеев Ф.И. 2009. Плейстоценовые оледенения восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // *Геоморфология*. Т. 2. С. 33–49. <https://doi.org/10.15356/0435-4281-2009-2-33-49>
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части северной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.
- Есинов В.К. 1952. Рыбы Карского моря. Л.: Изд-во АН СССР, 147 с.
- Колюшев А.И. 1967. К морфологии и систематическому положению палии озера Кольского п-ова // *Тр. Карел. отд. ГОСНИОРХ*. Т. 5. Вып. 1. С. 269–273.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. 2017. Вторичный контакт между двумя дивергентными линиями гольцов рода *Salvelinus* в Северо-Западной Пацифике // *Генетика*. Т. 53. № 11. С. 1297–1310. <https://doi.org/10.7868/S001667581711008X>
- Осинов А.Г., Павлов Д.А., Волков А.А. 2018. К вопросу о происхождении озёрных гольцов *Salvelinus alpinus* complex из бассейнов Колымы и Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 3. С. 313–330. <https://doi.org/10.7868/S0042875218030086>
- Павлов С.Д. 1997. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 37. № 4. С. 465–474.
- Павлов С.Д., Савваитова К.А., Максимов В.А. 1994. О взаимоотношениях симпатрических группировок арктических гольцов в озере Собаچه (Норило-Пясинская водная система) // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб*. СПб.: Изд-во ГОСНИОРХ. С. 148–151.
- Первозванский В.Я., Шустов Ю.А. 1999. Карликовая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Верхний Нерис (Паанаярвский национальный парк, Карелия) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 1. С. 131–132.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собаچه (Таймыр) // Там же. Т. 49. № 2. С. 240–253.
- Радченко О.А. 2003. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озерных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // Там же. Т. 43. № 4. С. 553–561.
- Радченко О.А. 2004. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // *Генетика*. Т. 40. № 3. С. 322–333.
- Романов В.И. 1983. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера // *Вопр. географии Сибири*. Вып. 14. С. 73–88.
- Романов В.И. 1996. К вопросу о популяционной структуре гольцов (р. *Salvelinus*) озера Кета // *Матер. конф. “Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири”*. Томск. С. 97–98.
- Романов В.И. 2003. Морфологические особенности массовых форм гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского // *Вестн. ТГПУ. Сер. естеств. и точные науки*. Вып. 4 (36). С. 66–72.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1980. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озёр дельты Лены // *Зоол. журн*. Т. 59. № 12. С. 1820–1830.
- Черешнев И.А. 1982. К вопросу о таксономическом статусе симпатрических проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) восточной Чукотки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 22. Вып. 6. С. 922–936.
- Черешнев И.А., Гудков П.К., Нейман М.Ю. 1989. Первые данные по биологии проходной мальмы бассейна р. Чегитунь (арктическое побережье восточной Чукотки) // Там же. Т. 29. Вып. 1. С. 68–83.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // *J. Fish Biol.* V. 75. № 2. P. 368–392. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>
- Balon E.K., Penczak T. 1980. The dwarfed charr of Dösener See, an alpine lake in Austria // *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus. Perspectives in vertebrate science 1* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 773–794.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Evolution*. V. 55. № 3. P. 573–586.

- [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0573:hpoacs\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0573:hpoacs]2.0.co;2)
- Esin E.V., Bocharova E., Mugue N.S., Markevich G.N.* 2017. Occurrence of sympatric charr groups, *Salvelinus*, Salmonidae, in the lakes of Kamchatka: a legacy of the last glaciations // *J. Fish Biol.* V. 91. № 2. P. 628–644. <https://doi.org/10.1111/jfb.13378>
- Kearse M., Moir R., Wilson A. et al.* 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // *Bioinformatics.* V. 28. № 12. P. 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>
- Klemetsen A.* 1984. The Arctic charr speciation problem as seen from northern Norway // *Proc. Int. Symp. "Biology of the Arctic charr"*. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 65–77.
- Moore J.-S., Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B.* 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // *J. Biogeogr.* V. 42. № 11. P. 2089–2100. <https://doi.org/10.1111/jbi.12600>
- Nilsson N.-A., Filipsson O.* 1971. Characteristics of two discrete populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in a north Swedish lake // *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drott.* V. 51. P. 90–108.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al.* 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // *Biol. J. Linnean Soc.* V. 116. P. 63–85. <https://doi.org/10.1111/bij.12559>
- Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S. et al.* 2017. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // *Polar Biol.* V. 40. P. 777–786. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2000-4>
- Salisbury S.J., McCracken G.R., Keefe D. et al.* 2019. Extensive secondary contact among three glacial lineages of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Labrador and Newfoundland // *Ecol. Evol.* V. 9. № 4. P. 2031–2045. <https://doi.org/10.1002/ece3.4893>