

ПРИЧИНЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ
НЕОДНОРОДНОСТИ СИГОВ *Coregonus lavaretus sensu lato*
АРКТИЧЕСКОЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА р. ЛЕНЫ

© 2023 г. Н. А. Бочкарев¹, *, Д. С. Сендек², Е. И. Зуйкова¹, Л. А. Пестрякова³, Л. А. Ушницкая³,
Е. С. Захаров³, А. А. Эверстова³, Н. Н. Захарова³, Д. В. Политов⁴

¹Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, 630091 Россия

²Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства,
Санкт-Петербург, 199053 Россия

³Северо-Восточный федеральный университет, Якутск, 677980 Россия

⁴Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

*e-mail: nikson_1960@mail.ru

Поступила в редакцию 27.04.2023 г.

После доработки 05.06.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Представлены результаты морфологического и генетического анализа популяций/форм/видов пыжьяновидных сигов из среднего и нижнего течения р. Лены и сопредельных рек. Есть основания полагать, что несмотря на значительную неоднородность сига в Сибири в водоемах сибирского Заполярья обитает небольшое число *устойчивых* форм/видов. Это восточносибирский (*C. lavaretus pidschian* n. *brachymystax*), ледниково-равнинный (*C. lavaretus pidschian* n. *glacialis*) и юкагирский сиг (*C. lavaretus pidschian* n. *jucagiricus*), а также их гибридные популяции. Ледниково-равнинный сиг и его производные отличаются от восточносибирского сига по пластическим признакам, но по меристическим они идентичны. Молекулярно-генетические исследования показали, что в большинстве ледниково-равнинный сиг формирует обширные слабосвязанные сети гаплотипов, что соответствует длительному существованию популяций в благоприятных условиях. Гаплотипы восточносибирского сига тесно связаны с гаплотипами форм/видов сигов из водоемов Южной Сибири и имеющих радиальную структуру медианной сети. Подобная структура сетей свидетельствует о недавнем сокращении численности восточносибирского сига с последующей экспансией, что напрямую связано с событиями четвертичных оледенений.

Ключевые слова: *Coregonus lavaretus*, экологическая форма, гаплотипы, формообразование, Палеарктика, Плейстоцен, р. Лена, р. Енисей, р. Попига́й, р. Омолóй.

DOI: 10.31857/S0016675823110036, **EDN:** TNYIZN

Среди сиговых рыб рода *Coregonus* в Палеарктике наиболее распространены сиги комплекса *Coregonus lavaretus sensu lato* с множеством форм и подвидов, которым авторы часто придают статус вида. В основе их дифференциации обычно рассматривают различия по числу жаберных тычинок, хотя низкая таксономическая стоимость этого признака обсуждается уже длительное время [1–4]. Соответственно таксономическая структура пыжьяновидных сигов являлась предметом дискуссий, а устоявшихся взглядов на их разнообразие до сих пор не выработано [5–11]. По результатам морфологических исследований в водоемах Европы было описано до 100 морфологически дистантных форм/видов сигов [5–7, 9, 11]. Еще 20–25 форм/видов описано из водоемов Сибири, и об-

щее число форм/видов сигов достигло значительных величин, приближаясь к числу видов эндемичных цихлид, описанных из древних южноафриканских озер [12]. К концу XX в. стала доминировать точка зрения, согласно которой на территории Евразии обитает только один вид “настоящих” сигов, в его состав было включено шесть подвидов, два из которых обитают в сибирских водоемах. Это широко распространенный сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789) и узкоареальный баунтовский сиг *C. lavaretus baunti* или *C. baunti* Mukhomedyarov, 1948 [8, 13]. Однако такой “объединительский” подход не стал общепризнанным, и придание аллопатрическим и симпатрическим популяциям, формам сигов внутривидового или видового статуса продолжа-

ло находить поддержку. В современной научной литературе встречаются восточносибирский сиг (*C. lavaretus pidschian* n. *brachymystax* Smitt, 1886) и ледниково-равнинный сиг (*C. lavaretus pidschian* n. *glacialis* Kirillov, 1972), описанный Ф.Н. Кирилловым в водоемах Якутии. Упоминаются симпатрические сиги (*C. lavaretus pidschian* n. *taimyrensis* и *C. lavaretus pidschian* n. *logaschevi*), описанные из оз. Таймыр [14, 15]. Следует упомянуть особую форму сига из р. Оленёк (*C. lavaretus pidschian* n. *oleneki*), юкагирского сига (*C. lavaretus pidschian* n. *jucagiricus*) из р. Колыма, симпатрических сигов (*C. lavaretus pidschian* и *C. anaulorum*) из р. Анадырь. Продолжают использоваться названия сигов, описанных из водоемов Западной и Центральной Сибири: *C. lavaretus pidschian* n. *gydanus*, *C. lavaretus pidschian* n. *norilensis*, *C. lavaretus pidschian* n. *mokschevgor* [16–21].

Современный прогресс в изучении эволюционных и таксономических взаимоотношений сигов связан с использованием молекулярно-генетических методов. За относительно короткий период времени изучена изменчивость некоторых генов мтДНК в популяциях пыжьяновидных сигов из водоемов Фенноскандии и Южной Сибири [22–28]. В результате было показано, что ряд форм/видов пыжьяновидных сигов, обитающих на окраинах ареала, генетически отличаются от типичного сига-пыжьяна из р. Сось (бассейн р. Обь), другие формы/виды отличаются незначительно или вообще не отличаются от типичных сигов по структуре митохондриальных генов [26, 28]. Изучение генетической изменчивости многочисленных форм сигов из верхнего течения р. Лены (Баунтовская система озер) показало, что их современное разнообразие в большей степени обусловлено гибридизацией между несколькими филогенетическими линиями, произошедшей в связи с изменением гидрологической сети водоемов на фоне неравномерного поднятия и опускания суши в периоды активного горнообразования [24, 28]. На основании этих выводов было сделано предположение о том, что в основе всех баунтовских форм сигов лежит форма, близкая к реликтовому “ряпушковидному” сигу (в некоторых источниках описан как *C. sardinella baunti* или *C. karasjovi*), гибридизация которого с дистантными филогенетическими линиями пыжьяновидных сигов привела к образованию “букета” форм/видов. Аналогичные процессы формообразования были отмечены в р. Оленёк, где тоже была обнаружена гибридизация между двумя арктическими формами/видами сигов [27, 29].

Цель нашей работы — анализ филогенетических и филогеографических связей между современными формами/видами сигов из водоемов сибирской Арктики и в первую очередь из среднего и нижнего течения р. Лены. Привлечение дополнительных морфологических и генетиче-

ских данных по другим формам/видам пыжьяновидных сигов из водоемов Сибири позволило выявить некоторые аспекты их эволюционной истории в постледниковый период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика района исследований. В работе были использованы выборки сигов комплекса *C. lavaretus* sensu lato из бассейна р. Лены, а именно: 1) из р. Марха (включая приток р. Моркока, бассейн р. Вилюй); 2) из устья р. Буотама (правый приток р. Лены); 3) из р. Нюя (левый приток р. Лены); 4) из р. Олекма (правый приток р. Лены). Дополнительно в анализ включены морфологические и генетические данные по сигам из р. Амга и оз. Б. Токо (бассейн р. Алдан) (рис. 1), озер Кутарамакан и Хантайское (бассейн р. Курейка), оз. Каракуль и р. Б. Абакан (бассейн р. Абакан), рек Хатанга, Попигай, Анабар, Оленёк, Омоллой, Хрома и Яна (ледовитоморский бассейн в пределах сибирской части Субарктики). Полный список использованного материала приведен в табл. 1. В качестве внешней группы в работу были включены гаплотипы юкагирского сига *C. l. pidschian* n. *jucagiricus* из оз. Илирней (бассейн р. Малый Анюй, бассейн р. Колымы) и оз. Ичилях (бассейн р. Индигирки) [30].

Сбор материала и морфологический анализ. Лов большинства форм/видов сигов в реках и озерах проводили в летний период. В реках Марха, Моркока, устье р. Буотама, Вилюй, Оленёк, в озерах Б. Токо, Курейка, Хантайское, Кутарамакан, Ичилях, Илирней для лова применяли жаберные сети с ячейей 30–45 мм, при этом для проведения дальнейшего морфологического анализа рыб фотографировали сразу после вылова. Сигов из рек Яна, Хрома, Омоллой, Попигай, Оленёкская и Быковская протоки дельты р. Лены получали в замороженном виде и обрабатывали в лабораторных условиях. Рыбу сразу после лова (разморозки) с расправленными плавниками выкладывали на пенополиуретановый коврик и фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Nikon D500. Все измерения рыб проводил один оператор по фотографиям, согласно стандартной схеме в программе AxioVision v 3.1 (Carl Zeiss Vision GmbH) [31, 32]. В работе использовали 33 пластических признака [26]. Подсчет жаберных тычинок проводили одновременно с фотографированием. Число прободенных чешуй в боковой линии подсчитывали по фотографиям. Для выявления различий по числу прободенных чешуй в боковой линии и жаберных тычинок на первой жаберной дуге использовали однофакторный дисперсионный анализ для неравных по размеру выборок (критерий Тьюки). Поскольку в случае аллометрического роста форма тела зависит от размера, перед проведением анализа по пластическим

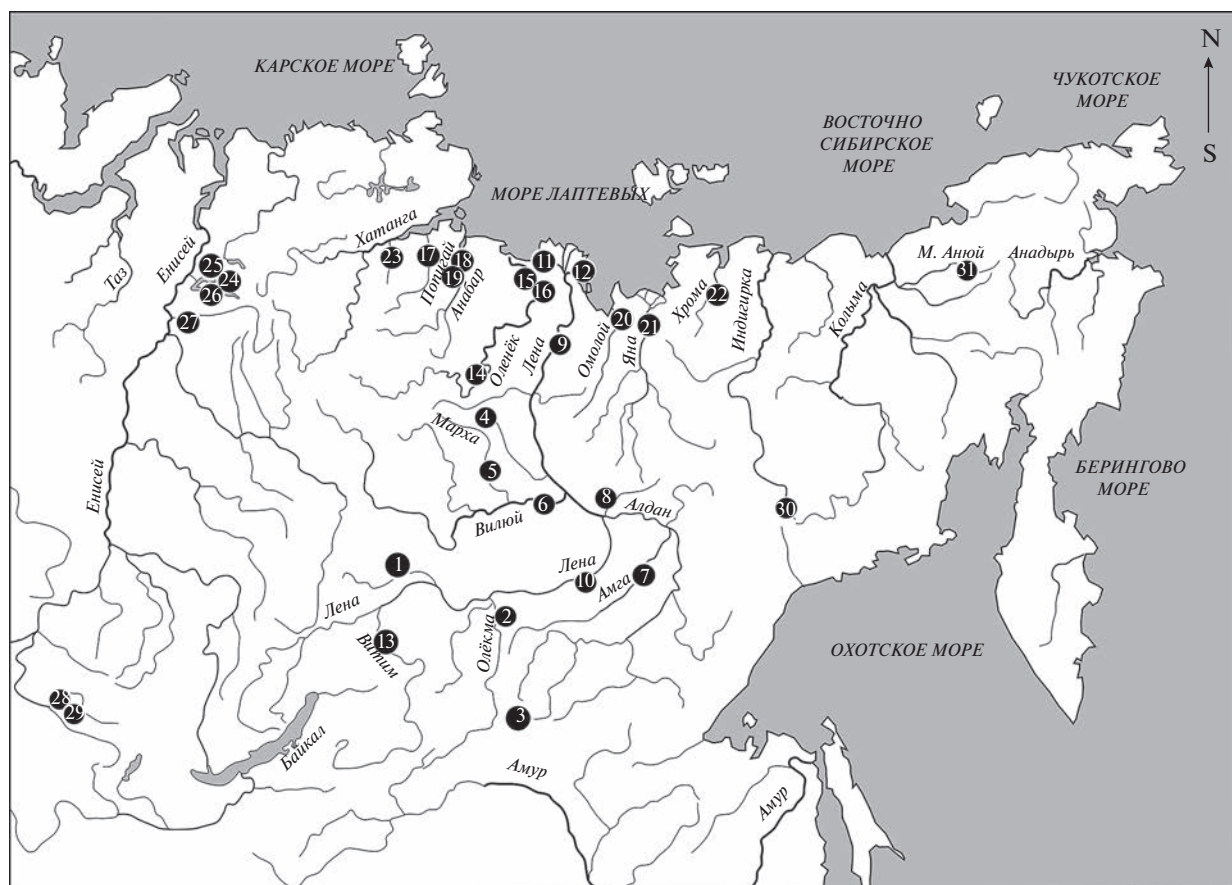


Рис. 1. Карта-схема сбора ихтиологического материала 1–31 (точки сбора соответствуют номерам в табл. 1).

признакам все данные были скорректированы с учетом размеров особей с последующим их логарифмированием [33, 34]. Кластеризацию средних популяционных величин по имеющимся 19 пригодным для анализа выборкам проводили методом UPGMA. Оценку достоверности различий между выборками проводили с помощью многомерного дисперсионного анализа MANOVA в программе PAST v 4.3 [35].

Анализ мтДНК. Геномную ДНК выделяли фенольно-хлороформным методом из фиксированной 96%-ным этанолом печени сига. Амплификацию митохондриального гена *ND1* проводили с использованием ранее разработанных праймеров [27]. Полученные продукты очищали с помощью набора реактивов “БИОСИЛИКА” (Новосибирск, Россия) и секвенировали как в прямом, так и в обратном направлении в компании “Синтол” (Москва, Россия, www.syntol.ru). В результате получены последовательности длиной в 1091 нуклеотидных оснований. Последовательности выравнивали с помощью алгоритма ClustalW, редактировали вручную и депонировали в базу данных GenBank (табл. 1).

Для анализа генетического полиморфизма числяли: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (H_d), нуклеотидное разнообразие (π), среднее число нуклеотидных различий (k), выполняли в программе DnaSP v 5.10 [35]. Оценку степени межпопуляционной дифференциации F_{ST} и числа мигрантов N_m между популяциями проводили в программе ARLEQUIN v 3.5 [36, 37]. Для оценки нейтральности эволюции были использованы тесты Таджимы (Tajima's, D) и Фу (Fu's, F_s) [38, 39]. Генеалогические связи между гаплотипами предполагаемых форм/видов сига установлены на основе медианной сети (алгоритм Median-Joining, MJ) в программе Network v 4.5 [38]. Географическое распределение гаплотипов реконструировано по результатам анализа медианной сети [40]. Для анализа гипотезы популяционной экспансии оценивали среднестатистическое отклонение (SSD) и индекс Харпендинга (r) [37, 41]. Достоверность модели оценивалась при сравнении сумм квадратов отклонений (SSD) между наблюдаемым распределением и распределением, полученным для каждого итерационного набора данных.

Таблица 1. Места и координаты лова рыб, вид/форма, объем выборок, номера нуклеотидных последовательностей мтДНК в международной базе данных GenBank (NCBI)

Место лова, вид/форма	Объем выборки	Широта	Долгота	Номера доступа в GenBank
Бассейн р. Лены				
1. р. Нюя (приток р. Лены), в/с	3	60°31′	116°18′	OQ606836–OQ606838
2. р. Олёкма (приток р. Лены), в/с	7	53°44′	117°20′	OQ606839–OQ606844
3. оз. Б. Токо (бассейн р. Алдан), в/с	11	56°07′	130°82′	KM013410–KM013417, MT862534
4. р. Моркока (приток р. Марха), в/с	7	65°10′	115°51′	OQ606845–OQ606848
5. р. Марха (приток р. Виллюй), в/с	9	65°06′	116°42′	KM013405–KM013409, MT862525
6. р. Виллюй, в/с	5	64°22′	126°24′	OQ606849–OQ606852
7. р. Амга (приток р. Алдан), в/с	15	62°37′	134°55′	OQ606853–OQ606857
8. р. Тумара (приток р. Алдан), в/с	3	64°53′	130°27′	OQ606858, OQ606859
9. р. Лена (с. Кюсюр), в/с	5	70°41′	127°21′	OQ606860–OQ606862
10. р. Лена (устье р. Буотама), в/с	10	61°14′	128°34′	MT862527–MT862533
11. Оленёкская протока (р. Лена), л/р	17	73°11′	122°14′	MT885382–MT885390
12. Быковская протока (р. Лена), л/р	—	72°34′	127°74′	—
13. р. Витим, в/с	11	57° 07′	116°42′	OK018185–OK018189
Реки арктического бассейна Сибири				
14. р. Оленёк (среднее течение), в/с	18	67°54′	105°16′	MT885362–MT885376
15. р. Оленёк (с. Таймылыр), в/с	11	72°37′	121°53′	MT885346, MT885348–MT885353
16. р. Оленёк (с. Таймылыр), л/р	12	72°37′	121°53′	MT885347–MT885361
17. р. Попигай, л/р	8	72°57′	106°09′	MT885377–MT885381
18. р. Анабар, в/с	17	70°46′	113°10′	KU948937–KU948951
19. р. Анабар, л/р	20	70°46′	113°10′	KU948952–KU948962
20. р. Омолой, л/р	6	71°13′	131°59′	MT862514–MT862516, MT862536
21. р. Яна, л/р	3	70°79′	136°21′	MT862505–MT862507
22. р. Хрома, л/р	9	70°84′	143°59′	MT862508–MT862513, MT862487, MT862498
Бассейн р. Хатанги				
23. р. Рассоха, л/р	5	72°07′	101°08′	KU948963–KU948966
Бассейн р. Енисей				
24. оз. Кутарамакан, в/с	20	68°42′	91°43′	MK777973–MK777976, MK777978
25. оз. Кутарамакан, л/р	15	68°42′	91°43′	MK777971–MK777973, MK777977
26. оз. Хантайское, ?	4	68°24′	91°28′	KU948967–KU948970
27. р. Курейка, ?	7	66°57′	88°15′	KU948985–KU948988
28. р. Б. Абакан, ?	24	52°00′	87°65′	KJ742910–KJ742918, HM538404, HM538405, JN628999, JN629000
29. оз. Каракуль, ? (бассейн р. Абакан)	11	52°10′	87°65′	HM538401–HM538403, KJ742909
Бассейны рек Колымы и Индигирки				
30. оз. Илirianей, Ju (Колыма)	9	67°36′	168°34′	MT862482–MT862484, MT862479, MT862493, MT862494, MT862496
31. оз. Ичилях, Ju (Индигирка)	10	62°36′3	142°46′	MT862483, MT862484, MT862493, MT862494

Примечание. в/с — восточносибирский сиг, л/р — ледниково-равнинный сиг, определенные по внешним морфологическим признакам; Ju — юкагирский сиг, ? — форма не установлена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология. Все изученные формы/виды из водоемов сибирской Арктики, как и группировки из среднего и нижнего течения р. Лены, относятся к малочешуйчатым ($lim = 77-85$) и малотычинковым ($lim = 17-25$) сигам (табл. 2). Попарное сравнение числа *прободенных чешуй* в боковой линии по критерию Тьюки в большинстве случаев не выявило достоверных различий (4.5%). Только восточносибирский сиг из устья р. Курейка ($ll = 84.16 \pm 0.43$) и восточносибирский сиг из оз. Кутарамакан ($ll = 85.86 \pm 0.65$) демонстрируют достоверные отличия от других популяций. Различия по числу жаберных тычинок встречаются значительно чаще (17.5%). Сравнения между объединенными выборками **восточносибирских** и **ледниково-равнинных** сигов (диагностированные визуально) выявили достоверные различия **по обоим признакам** ($p = 0.002$ и $p = 0.023$ соответственно). Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) по **пластическим** признакам показал, что большинство исследованных выборок сигов хорошо дифференцированы (Wilk's $\Lambda = 0.000092$, $F = 7.844$; $d.f.1 = 576$, $d.f.2 = 5599$) и достоверно отличаются друг от друга ($p < 0.001$). Сравнения, проведенные между выборками визуально определенных восточносибирских и ледниково-равнинных сигов, тоже выявили достоверные различия (Wilk's $\Lambda = 0.3707$, $F = 14.64$; $d.f.1 = 32$, $d.f.2 = 276$, $p = 7.697E-43$). Голова восточносибирского речного сига имеет простую конусообразную форму, плавно переходящую в туловище, тогда как голова ледниково-равнинного сига имеет более сложную форму и в затылочной части переходит в горб той или иной степени выраженности (рис. 2). Дендрограмма сходства, построенная на основе пластических признаков, демонстрирует структурированность массива (с высокой степенью поддержки) на два кластера (I и II), которые соответствуют дифференциации сигов по форме тела, т.е. на восточносибирских "востряков" и ледниково-равнинных "горбунов" (рис. 3). Кластер I объединяет выборки восточносибирских сигов из рек Оленёк, Лена (с. Кюсюр, устье р. Бутама), притоков Лены — реки Амга, Тумара, Марха, Витим, из оз. Б. Токо, а также р. Анабар, нижнего течения р. Оленёк (с. Таймылыр) и оз. Кутарамакан 1. Второй кластер сформирован выборками озерных сигов (ледниково-равнинных "горбунов") из бассейнов рек Омолой, Анабар, Яна, Рассоха, из Оленёкской и Быковской протоки дельты р. Лены и ледниково-равнинных сигов из оз. Кутарамакан 2. В основе кластера II расположен близкий по форме тела к ледниково-равнинным сигам *юкагирский сиг* из оз. Илirianей. Исключением стал сиг из нижнего течения р. Оленёк (с. Таймылыр), первоначально определенный как ледниково-равнинный, но по резуль-

татам данного анализа объединившийся с выборками восточносибирских сигов (кластер I).

Полиморфизм мтДНК. Большинство популяций сигов из бассейна р. Лена характеризуются высоким уровнем генетического полиморфизма митохондриального гена *ND1* (табл. 3). В бассейне р. Лены максимальные значения показателей зарегистрированы для популяции сигов из Оленёкской протоки дельты р. Лены ($H_d = 0.985$; $\pi = 0.004$; $k = 4.221$), а минимальные — для популяции сигов из р. Амга ($H_d = 0.629$; $\pi = 0.0013$; $k = 1.238$). За пределами Ленского бассейна наиболее низкие показатели генетической изменчивости выявлены в популяции сигов из оз. Каракуль ($H_d = 0.182$; $\pi = 0.0002$; $k = 0.182$) бассейна р. Енисей. Соседняя популяция из р. Б. Абакан, напротив, имеет очень высокие генетические показатели ($H_d = 0.906$; $\pi = 0.0032$; $k = 3.152$). Выборки юкагирского сига из бассейна рек Колымы и Индигирки (ограничивающие Ленский бассейн с востока) тоже имеют низкие показатели ($H_d = 0.222$; $\pi = 0.0007$; $k = 0.667$ и $H_d = 0.378$; $\pi = 0.0006$; $k = 0.600$ соответственно), сравнимые с показателями сига из оз. Каракуль (табл. 3).

Реконструкция генеалогических взаимоотношений между гаплотипами сигов из некоторых арктических водоемов Сибири, среднего и нижнего течения р. Лены и бассейна р. Енисей выявила структурирование медианной сети на четыре большие гаплогруппы (I–IV) (рис. 4). В основе гаплогруппы I лежит звездообразная структура (H26), сформированная гаплотипами сигов из р. Енисей, из р. Моркока, оз. Лангтибейто и р. Оленёк. В гаплогруппу I входит также множество уникальных, удаленных друг от друга гаплотипов, связанных с гаплогруппой II циклическими связями.

Гаплогруппа II связана с первой через три мутационных шага, один гипотетический и один уникальный гаплотип, принадлежащий ледниково-равнинному сигу. Основу второй звездообразной структуры (H16) с множеством минорных гаплотипов первого, второго и третьего порядка составляют гаплотипы сигов притоков р. Лены, Оленёкской протоки, оз. Кутарамакан и р. Курейка. Несколько небольших звездообразных структур, состоящих из гаплотипов сигов Оленёкской протоки и р. Анабар (H10, H84), тесно связаны с главной звездообразной структурой, с центральным гаплотипом H16. Кроме того, в гаплогруппу входят несколько слабо связанных с центральным гаплотипом структур (H14, 17, 48, 59, 96, 129) и множество уникальных гаплотипов. Третья гаплогруппа с центральным гаплотипом H108 связана со второй гаплогруппой через четыре мутационных шага, два гипотетических гаплотипа и один гаплотип ледниково-равнинного сига из оз. Кутарамакан. Гаплогруппа состоит из одной звездообразной структуры (H108), в состав которой входят

Таблица 2. Места лова, вид/форма, объем выборок, число прободенных чешуй в боковой линии (*ll*) и число жаберных тычинок (*Sp.br.*)

Место лова, вид, форма	Объем выборки		<i>ll</i>	<i>Sp.br.</i>
	по пластическим признакам	по меристическим признакам		
1. р. Нюя (приток р. Лены), в/с	—	—	—	—
2. р. Олёкма (приток р. Лена), в/с	—	—	—	—
3. оз. Б. Токо (бассейн р. Алдан), в/с	15	15	81.07 ± 0.64	21.20 ± 0.60
4. р. Моркока (приток р. Марха), в/с	—	—	—	—
5. р. Марха (приток р. Виллюй), в/с	10	18	80.89 ± 0.86	19.38 ± 0.37
6. р. Виллюй, в/с	—	—	—	—
7. р. Амга (приток р. Алдан), в/с	19	19	80.42 ± 0.58	20.05 ± 0.41
8. р. Тумара (приток р. Алдан), в/с	6	6	77.33 ± 0.76	19.66 ± 0.21
9. р. Лена (с. Кюсюр), в/с	12	12	79.17 ± 0.60	19.83 ± 0.41
10. р. Лена (устье р. Буотамы), в/с	26	26	80.96 ± 0.78	19.28 ± 0.22
11. р. Лена (Оленёкская протока), л/р	12	12	80.75 ± 0.73	22.08 ± 0.50
12. р. Лена (Быковская протока), л/р	10	8	82.00 ± 0.27	21.00 ± 0.74
13. р. Витим, в/с	25	25	81.12 ± 0.60	21.80 ± 0.45
14. р. Оленёк среднее течение, в/с	69	66	82.91 ± 0.42	22.98 ± 0.16
15. р. Оленёк (с. Таймылыр), в/с	—	5	81.60 ± 0.45	19.46 ± 0.40
16. р. Оленёк (с. Таймылыр), л/р	9	15	82.20 ± 0.37	21.60 ± 0.87
17. р. Попигай, л/р	—	8	81.25 ± 1.11	20.87 ± 0.85
18. р. Анабар, в/с	56	56	80.65 ± 0.71	20.08 ± 0.31
19. р. Анабар, л/р	25	23	82.14 ± 0.44	19.17 ± 0.19
20. р. Омолой, л/р	5	12	79.83 ± 0.51	19.67 ± 0.50
21. р. Яна, л/р	11	11	79.00 ± 0.74	19.54 ± 0.55
22. р. Хрома, л/р	—	9	81.11 ± 0.73	20.55 ± 0.47
23. р. Рассоха, л/р	4	8	79.75 ± 1.01	19.00 ± 0.60
24. оз. Кутарамакан, л/р	20	29	82.10 ± 0.63	22.32 ± 0.23
25. оз. Кутарамакан в/с	40	40	85.86 ± 0.65	21.93 ± 0.28
26. оз. Хантайское, ?	—	4	82.16 ± 0.68	21.37 ± 0.32
27. р. Курейка, ?	—	32	84.16 ± 0.43	—
28. р. Абакан, ?	—	26	82.83 ± 0.57	21.67 ± 0.21
29. р. Каракуль, ?	—	137	82.84 ± 0.30	25.34 ± 0.11
30. оз. Илirianей, Ju	31	22	78.82 ± 1.74	20.18 ± 0.48
31. оз. Ичилях, Ju	—	20	81.25 ± 0.53	20.80 ± 0.47

несколько уникальных гаплотипов, удаленных от центрального на разное число замен. Все гаплотипы (за исключением МТ86248 из р. Хрома) принадлежат сигам из оз. Илirianей бассейна р. Колымы и оз. Ичилях бассейна р. Индигирки. Четвертая гаплогруппа (IV) связана со второй через множество мутаций и гипотетических гаплотипов и представляет собой сеть слабо связанных друг с другом уникальных гаплотипов (вероятно, ледниково-равнинных сигов) из р. Анабар и дельты р. Лены (KU948941, KU948948, KU948949,

KU948952, МТ885363, МТ885366, МТ885375, МТ885376).

Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) показал, что при условном разделении популяций сигов из р. Лены на русловые группировки и сохранении остальных выборок без изменения значимых различий по генетическому разнообразию **между группами** не обнаруживается (19.30% от разнообразия), а внутрипопуляционные различия составляют 73.26%. При любых других вариантах анализа степень межгруппового разнообразия только уменьшается до 8%, при этом растет

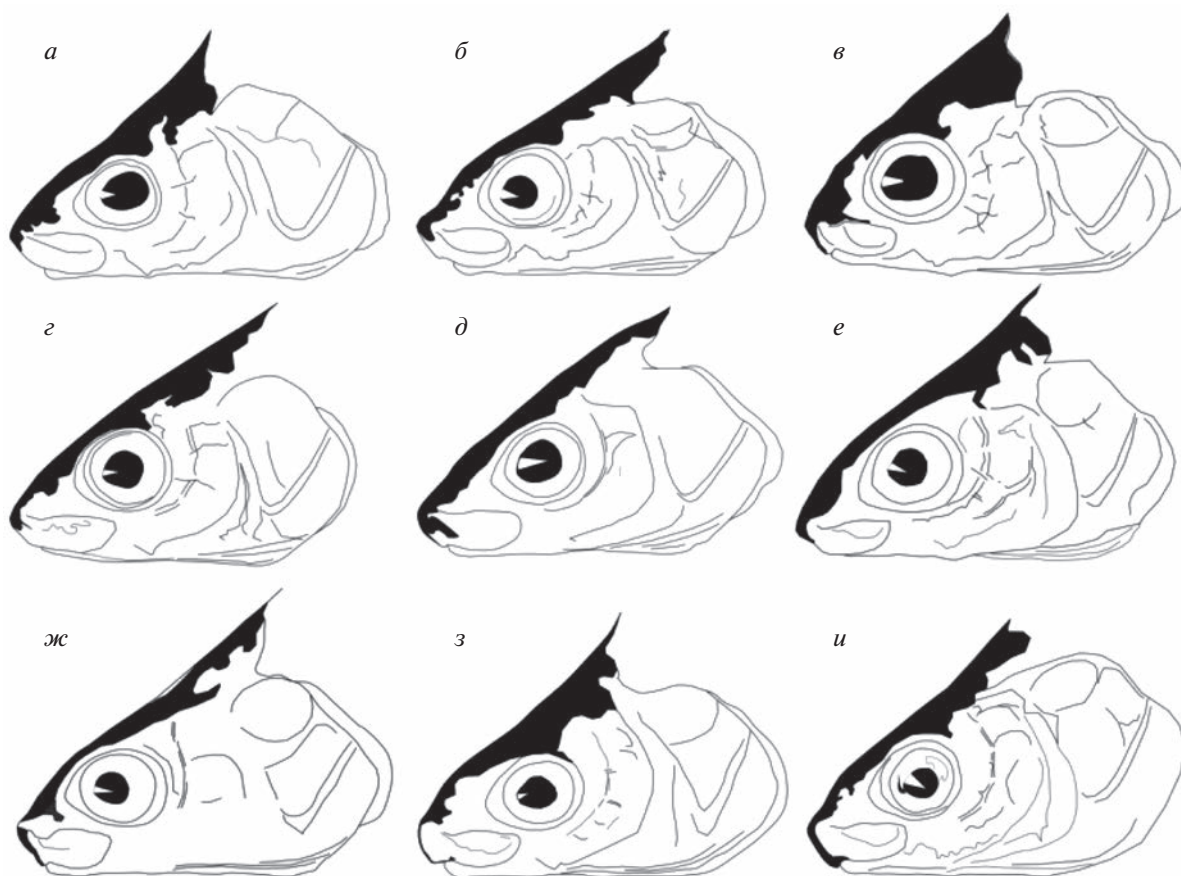


Рис. 2. Абрис голов некоторых восточносибирских (в, г, д, е) и ледниково-равнинных сигов (а, б, ж, з). а — Оленёкская протока р. Лены, б — Быковская протока р. Лены; в — с. Кюсюр, нижнее течение р. Лены; г — р. Амга, приток р. Алдан; д — р. Оленёк, среднее течение; е — с. Таймылыр, нижнее течение р. Оленёк; ж — р. Яна; з — р. Хрома; и — юкагирский сиг из оз. Илirianей (бассейн р. Колымы).

процент разнообразия между популяциями внутри групп (табл. 4).

Тест на нейтральность эволюции. Тесты Таджи-мы D и F_s для большинства исследованных популяций принимают отрицательные, и для четверти выборок достоверные значения (28.57%). Положительные недостоверные значения выявили для выборок сигов из нижнего течения р. Лены с. Кюсюр, р. Рассоха бассейна р. Хатанга и рек Омолдой, Хрома. По всей видимости, это обусловлено в выборках небольшим числом гаплотипов. После их объединения в одну группу получили отрицательные и достоверные величины ($D = -0.923$, $p = 0.178$; $F_s = -6.359$, $p = 0.005$). Объединенная выборка сигов из бассейна р. Лены и выборка ледниково-равнинных сигов (определенных по морфологическим признакам) характеризуются отрицательными и достоверными значениями обоих тестов. Тесты D и F_s для совокупной выборки сигов из бассейна р. Енисей тоже имели отрицательные достоверные значения (табл. 5).

Генетическая дифференциация. Оценка подразделенности полиморфизма мтДНК с помощью критерия F_{ST} подтвердила некоторую степень дифференциации между выборками (рис. 5). Анализ выявил низкие (редко средние и высокие) значения индекса F_{ST} (от 0.005–0.589) в пределах Ленского бассейна, до 0.939 при сравнении с выборками гаплотипов сигов бассейна р. Енисей. Максимально высокие показатели F_{ST} получены при сравнении выборки сигов из оз. Каракуль ($F_{ST} = 0.803–0.939$) с выборками гаплотипов сигов из притоков р. Лены (Вилуей, Марха, Амга, оз. Токо и др.). В своем большинстве оценки F_{ST} достоверны. Недостоверные оценки связаны с небольшими по размеру выборками. Оценка генетической дифференциации между популяциями сигов, выделенных по бассейновому признаку (кроме бассейна р. Енисей), выявила низкие статистически значимые показатели (0.06–0.20). Минимально существенные оценки F_{ST} наблюдаются между объединенными выборками гаплотипов сигов из бассейна р. Енисей и выборками из

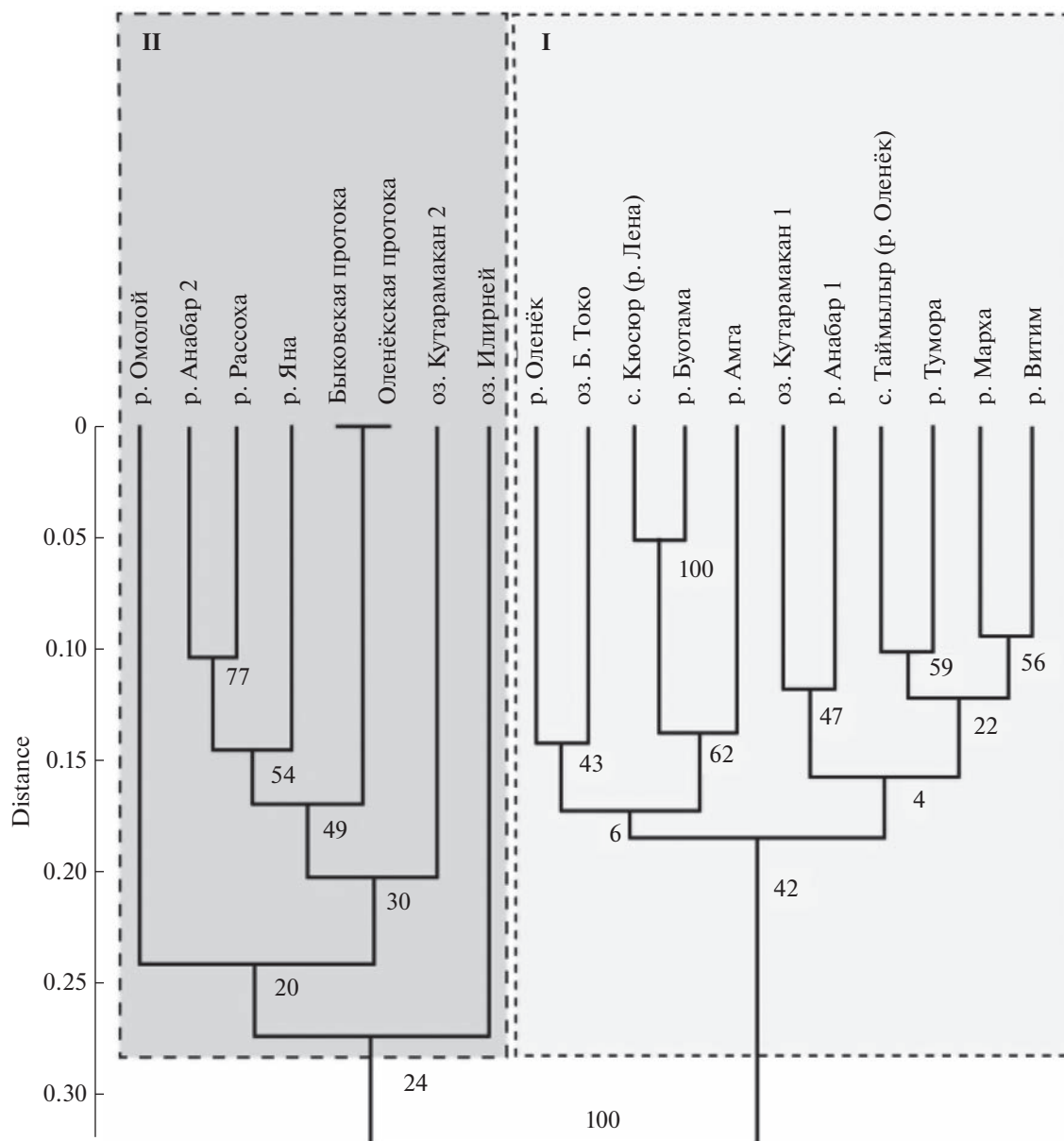


Рис. 3. UPGMA-дендрограмма выборок сигов из среднего и нижнего течения р. Лены и некоторых рек арктического бассейна Сибири по средневыворочным данным пластических признаков. I – ледниково-равнинный сиг; II – восточносибирский сиг. В узлах ветвления указано значение бутстреп-поддержки при числе репликаций 100000.

рек Яна, Хрома, Омолой ($0.2048, p < 0.001$). Среднее число мигрантов (N_m) в бассейне р. Лены за одно поколение сильно изменяется – от 0.350 до 71.360. Самые низкие числа мигрантов за одно поколение наблюдаются между популяциями из основных бассейнов рек (0.098–0.950). Внутри бассейна р. Оленёк (среднее и нижнее течение) $N_m = 71.36$.

Демографический анализ. Согласно значению показателей вероятности суммы квадратичного отклонения p (SSD_{obs}), вероятности индекса Хар-

пендинга p (r) модель пространственной экспансии сигов из бассейна р. Лены и рек Яна и Хрома оказалась более предпочтительной (рис. 6). Анализ распределения частот попарных нуклеотидных различий выявил унимодальный характер кривой для объединенной выборки гаплотипов сигов из среднего и нижнего течения р. Лена (табл. 6). Тогда как наличие двух пиков указывает на некоторую генетическую гетерогенность объединенных популяций сигов из рек Яна и Хрома, что позволяет предполагать вторичную интерградацию.

Таблица 3. Показатели полиморфизма по гену *ND1* митохондриальной ДНК в популяциях различных форм/видов сигов из водоемов Сибири

Место лова	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>H_d</i>	<i>π</i>	<i>k</i>
1. р. Нюя (приток р. Лены)	3	7	3	1.000	0.005	4.667
2. р. Олёкма (приток р. Лены)	7	7	6	0.952	0.003	2.571
3. оз. Б. Токо (бассейн р. Алдан)*	11	9	7	0.881	0.002	2.036
4. р. Моркока (приток р. Марха)	7	8	5	0.857	0.003	2.952
5. р. Марха (приток р. Виллой)*	9	6	5	0.722	0.002	1.889
6. р. Виллой	5	7	4	0.900	0.003	3.200
7. р. Амга (приток р. Алдан)	15	5	4	0.629	0.001	1.238
8. р. Тумара (приток р. Алдан)	3	1	2	0.667	0.001	0.667
9. р. Лена (с. Кюсюр), в/с	5	7	3	0.700	0.004	3.800
10. р. Лена (устье р. Буотамы), в/с	10	9	7	0.933	0.003	3.089
11. Оленёкская протока (р. Лена), л/р	17	17	15	0.985	0.004	4.221
12. Быковская протока (р. Лена), л/р						
13. р. Витим*	12	7	6	0.879	0.002	2.121
14. р. Оленёк (среднее течение)*	21	32	20	0.995	0.007	7.343
15. р. Оленёк (с. Таймылыр), в/с	20	20	13	0.953	0.004	3.821
16. р. Оленёк (с. Таймылыр), л/р						
17. р. Попигай	8	11	7	0.964	0.004	4.143
18. р. Анабар, в/с	35	31	24	0.976	0.006	5.644
19. р. Анабар, л/р						
20. р. Омолуй	6	7	4	0.800	0.003	2.800
21. р. Яна	3	12	3	1.000	0.008	8.000
22. р. Хрома	9	17	8	0.972	0.007	6.639
23. р. Рассоха*	5	9	4	0.900	0.005	4.600
24. оз. Кутарамакан, в/с*	31	12	8	0.733	0.003	3.187
25. оз. Кутарамакан, л/р*						
26. оз. Хантайское (бассейн р. Енисей)*	4	5	4	1.000	0.003	2.500
27. р. Курейка (бассейн р. Енисей)*	7	6	4	0.714	0.003	2.667
28. р. Б. Абакан (бассейн р. Енисей)*	24	13	12	0.906	0.0032	3.152
29. оз. Каракуль (бассейн р. Енисей)*	11	1	2	0.182	0.000	0.182
30. оз. Илирней (бассейн р. Колымы)*	9	3	2	0.222	0.001	0.667
31. оз. Ичилях (бассейн р. Индигирки)*	10	3	3	0.378	0.001	0.600
32. Бассейн р. Лены	94	47	53	0.968	0.004	3.583
33. Бассейн р. Енисей	77	27	25	0.883	0.004	3.995
34. Реки Арктики, кроме бассейнов рек Енисей, Лена	125	76	85	0.990	0.006	5.889

Примечание. *n* — число образцов, *S* — число полиморфных (сегрегирующих сайтов), *h* — число гаплотипов, *H_d* — гаплотипическое разнообразие, *π* — нуклеотидное разнообразие, *k* — среднее число нуклеотидных различий. * Данные, опубликованные ранее. № 11 — 11 + 12, № 15 — 15 + 16, № 18 — 18 + 19, № 24 — 24 + 25 — объединенные выборки (для табл. 3 и 5).

Таблица 4. Иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) для изученных форм/видов сигов, объединенных согласно популяциям (1–23)

Уровень иерархии	<i>d.f.</i>	Процент изменчивости	Индекс фиксации (<i>p</i>)
Между группами	20	19.30	0.09219 (0.000)
Между популяциями в пределах групп	4	7.44	0.26737 (0.004)
В пределах популяций	267	73.26	0.19297 (0.002)

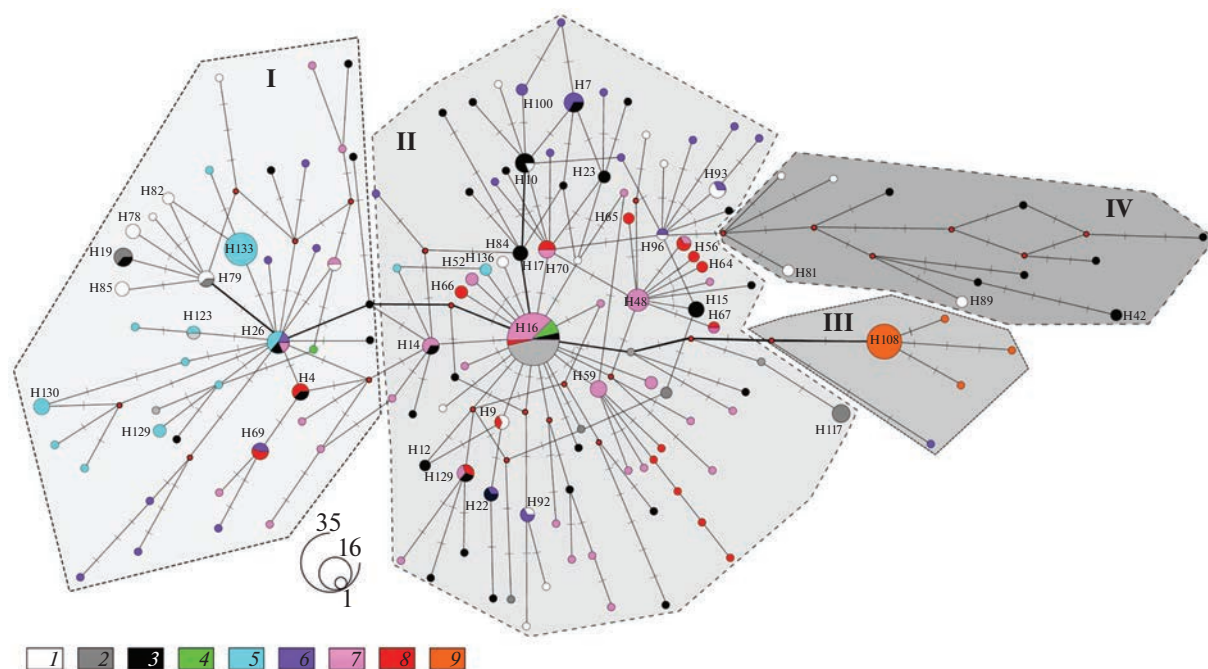


Рис. 4. Медианные сети гаплотипов (ген *ND1* мтДНК) сигов из нижнего и среднего течения р. Лены. Размер узла пропорционален частоте встречаемости гаплотипа. I–IV – гаплогруппы. 1 – р. Анабар; 2 – озера Кутарамакан, Хантайское; 3 – Оленёкская протока р. Лены, р. Оленёк; 4 – р. Курейка; 5 – р. Абакан, оз. Каракуль; 6 – реки Попигай, Омоллой, Яна, Хрома; 7 – реки Алдан, Виллой, Олекма; 8 – русло р. Лены, р. Витим; 9 – юкагирский сиг из озера Ичилях, Илirianей.

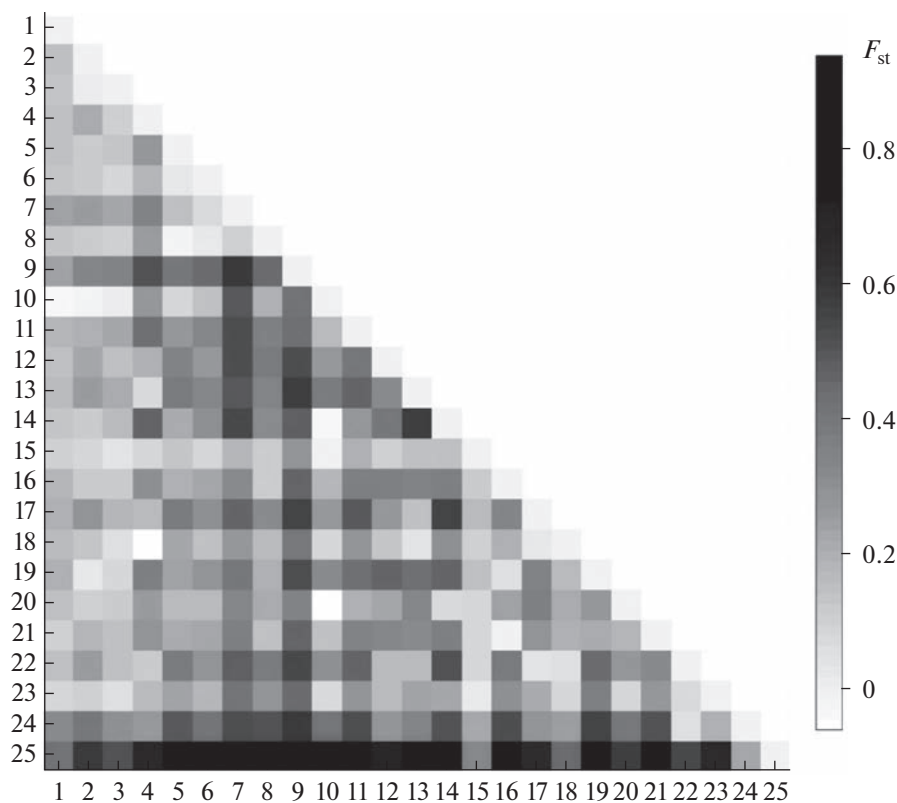


Рис. 5. Матрица F_{ST} для различных выборок гаплотипов сигов из бассейна р. Лены и сопредельных водоемов. 1 – р. Оленёк, 2 – с. Таймылыр (р. Оленёк), 3 – Оленёкская протока, 4 – с. Кюсюр (р. Лена), 5 – р. Буотама, 6 – р. Маркока, 7 – р. Марха, 8 – р. Виллой, 9 – р. Витим, 10 – р. Тумара, 11 – оз. Б. Токо, 12 – р. Олекма, 13 – р. Нюя, 14 – р. Амга, 15 – р. Анабар, 16 – р. Попигай, 17 – р. Яна, 18 – р. Хрома, 19 – р. Омоллой, 20 – оз. Кутарамакан, 21 – р. Рассоха, 22 – оз. Лангтибейто, 23 – р. Курейка, 24 – р. Абакан, 25 – оз. Каракуль.

Таблица 5. Тесты на селективную нейтральность по *NDI* мтДНК для исследованных популяций, групп популяций сигов

Место лова	Объем выборки	Тест Таджимы, (<i>D</i>)	<i>p</i>	Тест Φ_u , (F_s)	<i>p</i>
1. р. Нюя (приток р. Лены)	3	—	—	—	—
2. р. Олёкма (приток р. Лены)	7	−0.518	0.350	−2.613	0.026
3. оз. Б. Токо (бассейн р. Алдан)	11	−1.417	0.093	−2.818	0.017
4. р. Моркока (приток р. Марха)	7	−0.503	0.366	−0.737	0.234
5. р. Марха (приток р. Виллой)	9	−1.629	0.286	−0.976	0.186
6. р. Виллой	5	1.573	—	−3.304	—
7. р. Амга (приток р. Алдан)	20	−0.728	0.275	−2.198	0.087
8. р. Тумара (приток р. Алдан)	3	—	—	—	—
9. с. Кюсюр (нижнее течение р. Лены)	5	0.913	0.781	1.775	0.791
10. р. Буотама (приток р. Лены)	10	−0.127	0.468	−1.969	0.077
11. р. Лена (Оленёкская протока)	17	−0.627	0.305	−10.213	0.000
12. р. Лена (Быковская протока)					
13. р. Витим	12	−0.332	0.413	−1.177	0.182
14. р. Оленёк (среднее течение)	21	−0.679	0.273	−13.210	0.000
15. р. Оленёк (с. Таймылыр)	20	−1.224	0.104	−5.234	0.005
16. р. Оленёк (с. Таймылыр)					
17. р. Попигай	8	−0.117	0.479	−2.369	0.036
18. р. Анабар	36	−0.860	0.198	−12.247	0.000
19. р. Анабар					
20. р. Омолуй	6	−0.504	0.358	0.110	0.470
21. р. Яна	3	—	—	—	—
22. р. Хрома	9	0.299	0.679	−1.974	0.108
23. р. Рассоха	5	0.461	0.669	0.357	0.506
24. оз. Кутарамакан	31	0.198	0.643	0.350	0.591
25. оз. Кутарамакан					
26. оз. Хантайское (бассейн р. Енисей)	4	−0.798	0.168	−1.514	0.056
27. р. Курейка (бассейн р. Енисей)	7	0.452	0.643	0.426	0.573
28. р. Абакан (бассейн р. Енисей)	24	−0.328	0.399	−3.920	0.041
29. оз. Каракуль (бассейн р. Енисей)	11	−1.128	0.181	−0.410	0.122
30. оз. Илирней (бассейн р. Колымы)	9	−1.513	0.057	1.318	0.711
31. оз. Ичилях (бассейн р. Индигирки)	19	−2.046	0.002	−1.093	0.122
32. Бассейн р. Лены	94	−1.943	0.008	−26.106	0.000
33. Бассейн р. Енисей	77	−0.847	0.196	−9.592	0.004
34. Реки Арктики, кроме бассейнов рек Енисей и Лена	125	−1.993	0.004	−25.126	0.000
Для всех популяций	312	−2.253	0.010	4.898	0.020

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология. Все обитающие в бассейне р. Лены и в менее крупных бассейнах рек сибирской Арктики пыжьяновидные сиги относятся к малочешуйчатым и малотычинковым формам/видам. В целом наши собственные данные не отличаются от данных литературы [9, 14, 18, 24–28, 42]. Не-

сколько большее число чешуй в боковой линии в популяциях сигов из оз. Кутарамакан и устья р. Курейка позволяет сделать предположение о гибридной природе этих популяций [42]. Близкими значениями этого показателя характеризуются некоторые популяции сигов из озер Тоджинской котловины и сига-мокчегора из Пясинских

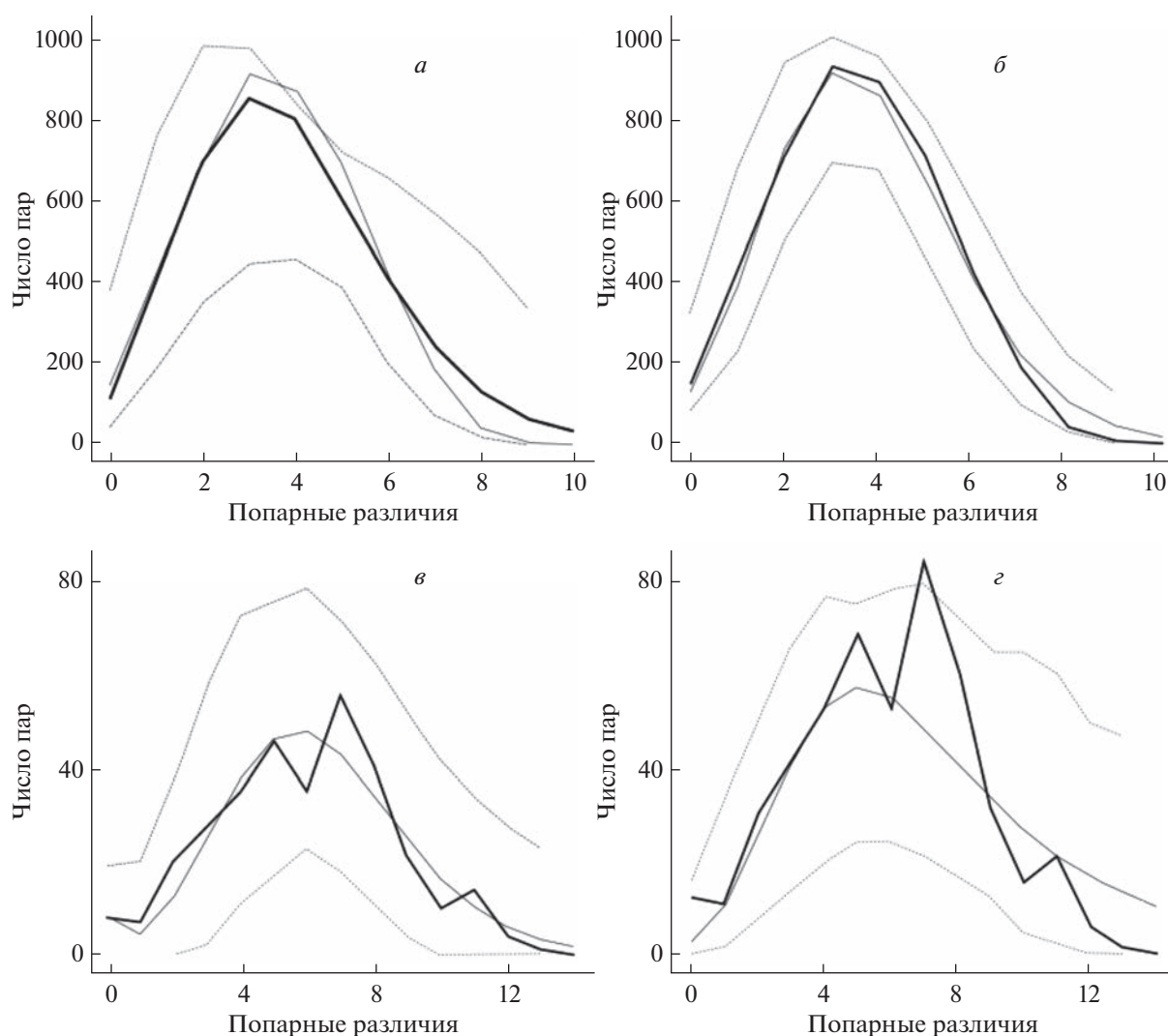


Рис. 6. График распределения числа попарных различий между нуклеотидными последовательностями в изучаемых популяциях сигов. *а, в* – *demographic expansion model*; *б, г* – *spatial expansion model*; черная линия – наблюдаемое распределение; серая линия – ожидаемое распределение; *а, б* – р. Лена с притоками; *в, г* – реки Яна и Хрома; пунктирные линии – 95%-ный доверительный интервал.

озер ($lim = 81.00–98.00$) [17, 42–45]. Несколько большее число прободенных чешуй в боковой линии зарегистрировано у озерного байкальского сига *C. lavaretus baicalensis* и сига Исаченко *C. fluviatilis*. В связи с тем, что мы уже обнаруживали обмен мтДНК между удаленными видами сигов, можно предполагать гибридизацию и вторичную интерградацию между сигом Исаченко и фоновыми популяциями сигов [46, 47]. Анализ популяций сигов по пластическим признакам подтвердил существование двух хорошо различных **морфологических** форм, идентифицируемых соответственно как восточносибирский и ледниково-равнинный сиги. Необходимо отметить, что в средних по размеру реках морфооблик сигов обеих форм/видов выражен более четко, чем в нижнем течении больших рек (р. Лена). Высокая кон-

трастность условий среды на относительно небольшом протяжении малых рек (в диапазоне от реки полугорного типа в среднем течении до лимана в нижнем течении) позволяет этим формам/видам существовать достаточно обособленно. Несмотря на то что выраженность видоспецифичных признаков (форма головы, горбатость) в некоторых случаях была незначительной, классификация UPGMA по пластическим признакам подтвердила морфологическую уникальность этих форм.

Сети гаплотипов и филогеография. Следует признать, что в отличие от юкагирского сига ледниково-равнинный сиг в целом не имеет видоспецифичной мтДНК. Гаплотипы сигов из разных локальностей исследованного региона сильно перемешаны. Гаплогруппа I, состоящая из гаплотипов сигов из

Таблица 6. Параметры *mismatch*-распределения для объединенных выборок сигов из р. Лены с притоками и рек Яна и Хрома

Популяция	Тестирование модели демографической экспансии			
	<i>SSD</i>	<i>p</i> (<i>SSD</i>)	<i>r</i>	<i>p</i> (<i>r</i>)
р. Лена с притоками	0.00162	0.09900	0.02038	0.19600
Реки Яна, Хрома	0.00277	0.24400	0.00780	0.28900
Популяция	Тестирование модели пространственной экспансии			
	<i>SSD</i>	<i>p</i> (<i>SSD</i>)	<i>r</i>	<i>p</i> (<i>r</i>)
р. Лена с притоками	0.00066	0.32900	0.02038	0.24600
Реки Яна, Хрома	0.00052	0.55300	0.00780	0.74100

бассейна р. Енисей и тесно связанная с гаплотипами восточносибирского сига из р. Анабар, отличается большей однородностью. В эту гаплогруппу входит и значительная часть *уникальных гаплотипов* сигов из арктических водоемов (реки Попигай, Омолой, Яна, Хрома). Гаплогруппа II сформирована гаплотипами сигов из бассейна р. Лена, оленекских, анабарских сигов, а также гаплотипами сигов из бассейна р. Енисей. Гаплогруппа III сформирована гаплотипами юкагирских сигов, относительно недавнее происхождение которых от одной из филогенетических линий ледниково-равнинных сигов обсуждалось ранее [30, 48, 49]. Кроме того, в медианной сети выделяется гаплогруппа IV, сформированная слабо связанными между собой гаплотипами сигов из рек Оленёк и Анабар. Подобные структуры характерны для арктических популяций ледниково-равнинных сигов, но редко встречаются в реконструкциях гаплотипов сигов для водоемов Южной Сибири. Данный факт косвенно подтверждает гипотезу о присутствии в арктических водоемах форм/видов сигов более древнего происхождения, чем **современные** дериваты филогенетических линий восточносибирских сигов из рек Обь и Анабар. Следует отметить, что восточносибирские сиги из р. Анабар генетически не тождественны сигам из русловой части р. Лены, хотя по внешним морфологическим признакам они слабо различимы и относятся к одной экологической группе [49, 50]. В отличие от медианных сетей, построенных для сигов Южной Сибири, в настоящей сети (рис. 4) доминируют слабо связанные цепи уникальных гаплотипов. Похожие структуры наблюдаются при анализе гаплотипов уссурийского *C. ussuriensis* сига из бассейна р. Амур, где следов четвертичного оледенения обнаружено не было [51–53]. Мы полагаем, что и популяции ледниково-равнинного сига (в отличие от восточносибирского) в последнее время не подвергались значительному сокращению численности, что подтверждается анализом на селективную нейтральность. Иерархический анализ молекулярной дисперсии AMOVA

показал, что большая часть генетической изменчивости приходится на внутривидовую составляющую (72%), что подтверждает высокую степень смешения гаплотипов сигов, очевидно вследствие их высокой миграционной активности в четвертичный период. Низкие значения индекса F_{ST} между популяциями свидетельствуют в пользу интенсивного потока генов между ними. В то же время поток генов между географически удаленными популяциями из бассейнов рек Енисей и Лена сильно ограничен.

Эволюционная история. Общие генетические показатели популяций сигов из бассейна р. Лены в целом уменьшаются от верхнего течения (по всем гаплотипам сигов из Баунтовской системы озер) к среднему течению реки [28]. В популяциях из нижнего течения показатели генетического полиморфизма значительно выше. Самые высокие значения π отмечены в популяциях арктических рек – Оленёк, Яна, Хрома и Оленёкской протоке дельты р. Лены. Самые низкие генетические показатели обнаружены в популяции сигов из относительно изолированного оз. Б. Токо. Близкие показатели были обнаружены в популяциях сигов из горных озер, Доронг, Б. Капылюши [28]. Эти озера лежат в пределах верхнего течения р. Ципа – одного из главных притоков р. Витим бассейна р. Лены. Наиболее контрастно (по показателям генетического полиморфизма) относительно ленских популяций сигов выглядят популяции сигов из оз. Каракуль бассейна р. Абакан (приток р. Енисей). В популяции из оз. Каракуль выявлены крайне низкие значения общих генетических показателей, указывающие на их недавнее происхождение (что подтверждается и геологической историей региона). Тесты на нейтральность (особенно F_u F_s), проведенные для большого числа популяций сигов из водоемов Сибири, показали, что они почти всегда принимают отрицательные и частично достоверные значения. Учитывая значительную долю достоверных отрицательных значений F_u F_s и то, что этот тест считается более чувствительным для выявления недавней экс-

пансии популяции, можно предполагать, что в недавнем прошлом эти популяции существенно отклонились от равновесного состояния. Подобные результаты тестов предполагают расширение, очищающий отбор, или генетический хитчайкинг в недавнем прошлом. Положительные значения в наших исследованиях почти всегда связаны с незначительными по объему выборками. Для некоторых популяций бассейна р. Лены зафиксированы положительные, но недостоверные, значения F_s , предполагающие недавнее прохождение популяции “бутылочного горлышка” либо ее фрагментацию.

Анализ распределения частот гаплотипов в популяциях показал, что модель пространственной экспансии сигов из бассейна р. Лены и рек Яны и Хрома оказалась более предпочтительной. Однако недостоверные значения среднеквадратичного отклонения и индексов не позволяют отдать предпочтение той или иной демографической модели, что отмечалось ранее и для других арктических популяций сигов [27, 28, 42]. *Mismatch*-распределение близкое к унимодальному соответствуют модели исторической “взрывной” демографической экспансии или пространственной экспансии с высоким уровнем миграции между соседними популяциями. Пространственной экспансии, как правило, предшествует демографическая экспансия, что и накладывает отпечаток на результаты MMD-анализа [51–53]. Аналогичная тенденция ранее была отмечена и для популяций сигов из бассейна р. Енисей и некоторых других арктических водоемов. Паттерн распределения частот попарных нуклеотидных различий, полученный для исследованных популяций из меньших по размеру рек, характеризуется наличием двух ярко выраженных максимумов значений, т.е. является бимодальным, что, по-видимому, определяется наличием пары удаленных гаплотипов. Такое распределение свидетельствует в пользу предположения, что исследованные структуры сформировались в результате слияния генетически дистантных, конспецифичных популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В отличие от верхнего течения р. Лены (Баунтовская система озер) морфологическое разнообразие сигов в среднем и нижнем течении р. Лены значительно ниже. В русле р. Лены доминирует низкотелый восточносибирский сиг. В дельте реки преобладают высокотелые ледниково-равнинные сиги. Сходная картина наблюдается во всех рассмотренных нами арктических реках, где восточносибирский сиг доминирует в верхнем и среднем течении, а ледниково-равнинный сиг тяготеет к приустьевым участкам рек и лиману [27,

49]. Наличие популяций ледниково-равнинного сига во всех изученных нами бассейнах рек и озер дает основания для предположения о *доминировании данной формы/вида в лиманах* всей сибирской Арктики. Поскольку ареал пыжьяновидных сигов не ограничен Сибирью, уместно предположить, что в основе множества ранее описанных внутривидовых форм сигов из водоемов Северо-Западной Европы лежат сибирские филогенетические линии, тождественные ледниково-равнинному сигу.

Отрицательные значения большинства тестов на нейтральность эволюции свидетельствуют о недавней пространственной экспансии популяций сигов, что согласуется с другими рассмотренными характеристиками. Однако такая гипотеза не исключает и вероятности прохождения через бутылочное горлышко или “эффекта основателя” для сигов более изолированных от основной (оз. Кутарамакан, Илирней) популяции.

Анализ распределения частот гаплотипов свидетельствует о том, что в различных по гидрологическим характеристикам водоемах популяции сигов могут претерпевать разнонаправленные эволюционные процессы. MMD-анализ для выборок сигов из *средних по размерам рек* арктического бассейна выявил мультимодальное распределение частот гаплотипов, что может свидетельствовать о смешанной выборке. Тогда как унимодальное распределение частот гаплотипов для сигов из нижнего течения р. Лены, наряду с тестами на селективную нейтральность и радиальную структуру медианной сети, вернее служит свидетельством экспансии ледниково-равнинных сигов глубоко в русло р. Лены, где экологические условия для этой формы продолжают быть оптимальными. Подобное расселение и гибридизацию ледниково-равнинных сигов мы уже наблюдали в р. Оленёк [27].

Учитывая в целом относительно невысокие различия в структуре исследованного фрагмента мтДНК между сигами из четырех основных гаплогрупп, можно констатировать, что ледниково-равнинный сиг, как и муксун, не имеет видоспецифичной мтДНК. Аналогичные закономерности наблюдаются и для пеляди, чья мтДНК тождественна ряпушковой. При этом хорошо диагностируемые по морфологическим и экологическим свойствам виды могут достаточно надежно различаться по другим генетическим признакам. Например, аллель локуса идитолдегидрогеназы *sIDDH**^f, встречающийся в популяциях ледниково-равнинного сига и юкагирского сига, совсем не отмечается в популяциях восточносибирского сига и у *разных экологических форм муксуна* [51]. На основании этого наблюдения можно сделать предположение о регулярных заменах мтДНК малочисленных аллопатрических линий и форм на мтДНК видов, домини-

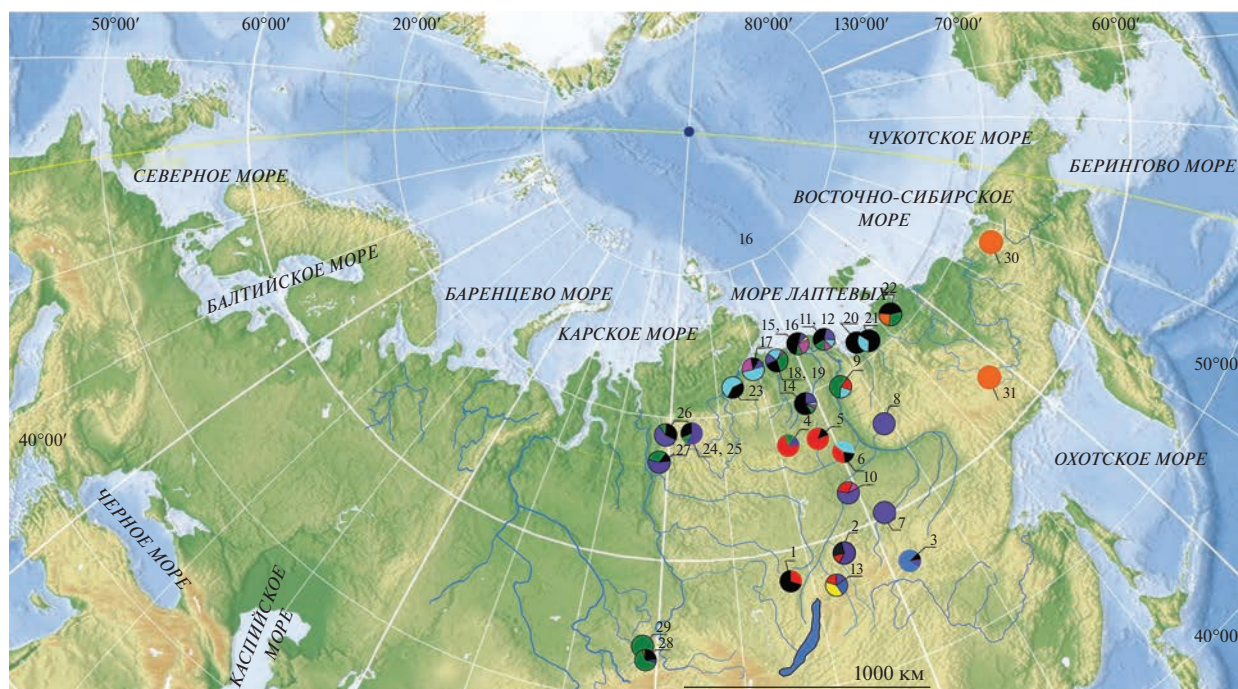


Рис. 7. Географическое распределение гаплотипов (*ND1* мтДНК) сигов в некоторых водоемах Сибири. Точки 1–31 соответствуют номерам в табл. 1.

рующих на ареалах в определенные временные отрезки. В связи с проявлением подобного эффекта “омоложения” по мтДНК в филогенетическом анализе может возникать путаница, маскирующая часть хороших видов под “экологические формы” и приводящая к неверным выводам. Комплексный анализ экологических, морфологических и разнокачественных генетических признаков у исследуемых популяций/форм, относящихся к комплексным видам, позволит решить эту проблему.

Очевидно, что становление современных популяций сигов в Сибири в четвертичное время связано с событиями кардинальных изменений водных связей в периоды похолоданий и потеплений климата, морских трансгрессий и регрессий. Высокая перемешанность гаплотипов в наиболее крупных гаплогруппах из водоемов сибирского Заполярья указывает на то, что именно в районах, приуроченных к низовьям рек и их приустьевым морским участкам, генетический обмен между представителями разных филогенетических линий на разных временных отрезках происходил наиболее интенсивно. Например, в стадию Каргинского оледенения около 50–60 тыс. лет назад значительный обмен элементами пресноводной фауны между сибирскими реками мог происходить на осушенных шельфовых участках Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского морей [54]. Кроме того, в приустьевых речных участках распресненных арктических морей с до-

статочно разнообразной и богатой кормовой базой сига, принадлежащие к экологической группе ледниково-равнинных сигов, обитали в условиях экологического оптимума, и их популяции не подвергались значительным колебаниям численности в связи с изменением внешних факторов среды. В отличие от них генетический обмен между изолированными популяциями сигов из верхних и средних течений смежных речных систем в четвертичное время мог происходить в связи с гидрологическими перестройками из-за локальных покровных оледенений, масштаб которых в нижнем плейстоцене в Центральной Сибири был ограничен по сравнению с севером Западной Сибири и Европы. Именно поэтому популяции сигов, приуроченные к средним и верхним течениям рек, сохраняют большую генетическую обособленность, крайний случай которой проявляется в виде формирования аллопатрических юагирских сигов в бассейнах рек Колымы и Индигирки [30]. Все отмеченные выше закономерности в выявлении родственных отношений сигов разных форм/видов и их распределении на исследуемом ареале хорошо иллюстрируются картой распределения гаплотипов в современных популяциях (рис. 7).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ FSRG–2020–0019 и частичной поддержке гранта РФФИ (Монг_а) 20-44-20-54-44017.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gasovska M. Genus *Coregonus* L. discussed in connection with a new systematic feature that of shape and proportion of os maxillare and os supramaxillare // *Annal. Zool. Warszawa*. 1960. V. XVIII. № 26. P. 471–513.
2. Kahilainen K. Ecology of Sympatric Whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) Forms in a Subarctic. Finland, 2004. 44 p.
3. Bitner D., Excoffier L., Largiadèr C.R. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: A role for eutrophication? // *Mol. Ecol.* 2010. V. 19. P. 2152–2167
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04623.x>
4. Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Особенности строения и функционирования жаберно-челюстного аппарата сига Правдина *Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit // *Вопр. ихтиологии*. 2008. Т. 48. № 6. С. 767–776.
5. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 468 с.
6. Бозуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. 389 с.
7. Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В. и др. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука, 1981. 159 с.
8. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
9. Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 230 с.
10. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European Freshwater Fishes. Cornol. Switzerland; Berlin, Germany, 2007. 640 p.
11. Подлесный А.В., Лобовикова А.А. Рыбы Таймырского озера // *Вопросы географии Сибири*. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1951. № 2. С. 269–292.
12. Seehausen O. Explosive speciation rates and unusual species richness in haplochromine cichlid fishes: effects of sexual selection // *Adv. Ecol.* 2000. V. 31. P. 237–274.
13. Мухомедияров Ф.Б. Ряпушка – *Coregonus sardinella baunti* subsp. nova из системы Ципа–Ципиканских озер бассейна реки Витим // *Докл. на 1-й науч. сессии Якутской базы АН СССР*. Якутск, 1948. С. 270–280.
14. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972.
15. Романов В.И., Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических видов рода *Coregonus* из оз. Таймыр // *Сиб. экол. журн.* 2016. № 3. С. 343–351.
16. Михин В.С. Сиг-пыжьян реки Оленёк // *Вопр. ихтиологии* 1959. Вып. 13. С. 71–74.
17. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // *Тр. Поляр. Комиссии*. 1937. Вып. 30. 115 с.
18. Шапошникова Г.Х. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian natio gydanus* nova) Гыданского залива // *Труды Ин-та полярного земледелия. Серия Промысловое хоз-во*. 1941. Вып. 15. С. 63–82.
19. Новиков А.С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 1966. 134 с.
20. Кагановский А.Г. Промысловые рыбы р. Анадыря и Анадырского лимана // *Вестник ДВ филиала АН СССР*. 1933. № 1/2. С. 137–139.
21. Карантонис Ф.Э., Кириллов Ф.Н., Мухомедияров Ф.Б. Рыбы среднего течения р. Лены // *Тр. Ин-та Биологии Якутского филиала АН СССР*. 1956. Вып. 2. С. 3–144.
22. Østbye K. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 4371–4388.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2005.02737.x>
23. Østbye K., Næsje T.F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // *J. Evol. Biol.* 2004. V. 18. P. 683–702.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00844.x>
24. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.С. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 246 с.
25. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei rivers // *Evol. Ecol.* 2011. V. 25. P. 557–572.
<https://doi.org/10.1007/s10682-010-9437-7>
26. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A. et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt lake system (the Vitim river basin) // *Adv. Limnology*. 2013. V. 64. P. 257–277.
<https://doi.org/10.1127/1612-166x/2013/0064-0025>
27. Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Зуйкова Е.И. и др. Популяционная структура и происхождение некоторых экологических форм *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оленёк // *Генетика*. 2021. Т. 57. № 7. С. 797–809.
<https://doi.org/10.1134/s1022795421070048>
28. Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Катохин А.В. и др. Морфологическая, экологическая и генетическая изменчивость сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* из верхнего и среднего течения р. Лены // *Генетика*.

2022. Т. 58. № 11. С. 1292–1310.
<https://doi.org/10.31857/S0016675822110030>
29. Bogdanov B.E., Knizhin I.B. The Salmonid fishes of Lake Baikal and its adjacent water systems: Annotated checklist with new taxa description // *Limnology and Freshwater Biology*. 2022. V. 6. P. 1688–1704.
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2022-A-6-1688>
30. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Pestryakova L.A. et al. Intraspecific structure of the *Coregonus lavaretus* complex in water bodies of Siberia: A case of postglacial allopatric origin of Yukagirian whitefish // *Can. J. Zool.* 2021. V. 99. P. 1040 – 1053.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0045>
31. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб // *Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб* / Под ред. Литвиненко А.И., Решетникова Ю.С. Тюмень: ФГУП Госрыбцентр, 2013. С. 32–36.
32. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
33. Darroch J.N., Mosimann J.E. Canonical and principal components of shape // *Biometrika*. 1985. V. 72. № 2. P. 241–252.
34. Mosimann J.E. Size allometry: size and shape variables with characteristics of the log normal and generalized gamma distributions // *J. Am. Stat. Association*. 1970. V. 65. P. 930–945.
35. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4(1) P. 1–9.
36. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
37. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Mol. Ecol. Res.* 2010. V. 10. P. 564–567.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
38. Fu Y.-X., Li W.-H. Statistical tests of neutrality of mutations // *Genetics*. 1993. V. 133. P. 693–709.
39. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. V. 123. № 3. P. 585–595.
40. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 37–48.
41. Rogers A.R., Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pair-wise genetic differences // *Mol. Biol. Evol.* 1992. V. 9. № 3. P. 552–569.
42. Бочкарёв Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И. и др. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутармакан Хантайской гидро- системы (п-ов Таймыр) // *Генетика*. 2020. Т. 56. № 5. С. 571–583.
<https://doi.org/10.31857/S0016675820050033>
43. Шапошникова Г.Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus* (Gmelin) водоемов Советского Союза // *Вопр. ихтиологии*. 1974. Т. 14. Вып. 5(88). С. 749–768.
44. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789) (Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и верхнем течении реки Большой Енисей (Тува) // *Зоол. журн.* 2009. Т. 88. № 1. С. 47–60.
45. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в Додотских озерах Тоджинской котловины // *Сиб. экологический журн.* 2010. Т. 1. С. 41–55.
46. Крозиус Ф.В. Материалы по систематике и биологии сига оз. Байкал // *Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР*. 1933. Т. 5. С. 5–154.
47. Исаченко В.Л. Новый вид сига из бассейна р. Енисей // *Тр. Сибирской ихтиол. лаб.* 1925. Т. II. Вып. 2. 18 с.
48. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Соловьев М.М. Вторичная интерградация различных форм сигов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной страны // *Экол. генетика*. 2017. Т. 15. № 2. С. 31–43.
<https://doi.org/10.17816/ecogen15231-43>
49. Бочкарев Н.А., Пестрякова Л.А., Захаров Е.С. и др. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) р. Анабар: морфогенетическая структура популяций // *Генетика*. 2018. Т. 54. № 9. С. 1057–1067.
<https://doi.org/10.1134/S0016675818090047>
50. Сендек Д.С., Иванов Е.В. О причинах генетической неоднородности сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* реки Анабар // *Экол. генетика*. 2017. Т. 15. № 3. С. 20–26.
<https://doi.org/10.17816/ecogen15320-26>
51. Sendek D.S., Ivanov Ye.V., Khodulov V.V. et al. Genetic differentiation of coregonids populations in Subarctic areas // *Adv. Limnology*. 2013. V. 64. P. 223–246.
52. Готванский В.И., Махинов А.Н. Новые данные о распространении четвертичного оледенения на Сихоте-Алине // *Изв. Всесоюз. геогр. об-ва*. 1983. Т. 115. Вып. 2. С. 154–159.
53. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A. et al. The sympatric whitefishes *Coregonus ussuriensis* and *C. chadary* from the Amur river basin: morphology, biology and genetic diversity // *Fundam. Appl. Limnol.* 2017. V. 189. № 3. P. 193–207.
<https://doi.org/10.1127/fal/2016/0801>
54. Excoffier L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model // *Mol. Ecol.* 2004. V. 13. P. 853–864.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02004.x>

Causes of Morphological and Genetic Heterogeneity of White Fish *Coregonus lavaretus* sensu lato in the Arctic Part of the Lena River Basin

N. A. Bochkarev^{a, *}, D. S. Sendek^b, E. I. Zuikova^a, L. A. Pestryakova^c, L. A. Ushnitskaya^c,
E. S. Zakharov^c, A. A. Everstova^c, N. N. Zakharova^c, and D. V. Politov^d

^aFederal Research Center, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

^bState Research Institute of Lake and River Fishery, Saint Petersburg, 199053 Russia

^cAmmosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677980 Russia

^dVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: nikson_1960@mail.ru

The results of the morphological and genetic analysis of populations/forms/species of tanned whitefish from the middle and lower reaches of the river are presented. Lena, and adjacent rivers. There are reasons to believe that, despite the significant heterogeneity of whitefish in Siberia, a small number of stable forms/species inhabit the water bodies of the Siberian Arctic. These are East Siberian (*C. lavaretus pidschian* n. *brachymystax*), glacial plain (*C. lavaretus pidschian* n. *glacialis*), and Yukagir whitefish (*C. lavaretus pidschian* n. *jucagiricus*), as well as their hybrid populations. The glacier-plain whitefish and its derivatives differ from the East Siberian whitefish in plastic features, but they are identical in meristic ones. Molecular genetic studies have shown that in most glacier-plain whitefish form extensive loosely connected networks of haplotypes, which corresponds to the long-term existence of populations in favorable conditions. The East Siberian whitefish haplotypes are closely related to the whitefish haplotypes from the water bodies of Southern Siberia and have a radial structure. Such a structure of median networks indicates a recent decline in the number of East Siberian whitefish followed by expansion, which is directly related to the events of the Quaternary glaciations.

Keywords: whitefish, mtDNA, haplotypes, evolution, morphogenesis, Siberia, Palearctic, Pleistocene, Lena river, B. Yenisei river.