

УДК 597.553.2.575.8

## МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДВУХ ФОРМ МУКСУНА *COREGONUS MUKSUN* (SALMONIDAE) БАССЕЙНА РЕКИ ХАТАНГА КАК КЛЮЧ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МУКСУНА И СИГА *C. LAVARETUS*

© 2020 г. Е. А. Боровикова<sup>1, 2, \*, 4</sup>, Ю. В. Будин<sup>3, 4</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

<sup>2</sup>Институт биофизики Сибирского отделения РАН – ИБФ, Красноярск, Россия

<sup>3</sup>Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – НИИЭРВ, Красноярск, Россия

<sup>4</sup>Красноярский государственный аграрный университет, Красноярск, Россия

\*E-mail: elena.ibiw@gmail.com

Поступила в редакцию 26.12.2019 г.

После доработки 06.02.2020 г.

Принята к публикации 06.02.2020 г.

Морфологический анализ муксуна *Coregonus muksun* бассейна р. Хатанга показал, что наряду с типичной многотычинковой его формой в этом регионе обитают и особи малотычинковой формы. Анализ генетического полиморфизма трёх маркерных участков митохондриальной (фрагменты *ND1* и *COI*) и ядерной (*ITS1*) ДНК свидетельствует о полифилетичном происхождении этих форм. Выявленный низкий уровень генетической дифференциации муксуна и сига *C. lavaretus* наряду с имеющимися данными об отсутствии чётких диагностических видовых признаков позволяет говорить о принадлежности их к одному биологическому виду *C. lavaretus*.

**Ключевые слова:** муксун *Coregonus muksun*, малотычинковая форма, многотычинковая форма, морфология, митохондриальная ДНК, *ITS1*, филогения, р. Хатанга.

DOI: 10.31857/S0042875220060016

Муксун *Coregonus muksun* – многочисленный и широко распространённый в Сибири вид подсемейства *Coregoninae* (Salmonidae). Морфология, экология и популяционная структура муксуна как основного компонента ихтиоценов практически во всех водоёмах Севера изучены довольно подробно (Берг, 1948; Кириллов, 1972; Решетников, 1980). Ряд ихтиологов отмечают существование в северных водоёмах многочисленных форм муксуна – малотычинковой, многотычинковой, большеротой и других (Александрова, Кузнецов, 1968, 1972; Кириллов, 1972; Дормидонтов, 1974; Романов, 1999). Морфологическая разнокачественность этого вида может свидетельствовать о высокой степени его адаптации к условиям среды обитания, что проявляется по-разному: в продолжительности жизни, времени полового созревания, размерном и половом составе популяций, плодовитости, питании.

Несмотря на значительную степень изученности биологии муксуна во многих крупных водоёмах Севера и их системах, данные для этого вида из бассейна Хатангского залива весьма скудны. В

редких публикациях муксун этого региона рассматривался лишь как основной объект промысла и никогда не был предметом специального изучения особенностей его морфологии и экологии (Михин, 1941; Подлесный, 1947; Берг, 1948; Лукьянчиков, 1967). Важно отметить, что во всех источниках литературы муксун бассейна р. Хатанга упоминается как популяция, представленная единой, широко распространённой формой с большим числом жаберных тычинок. В течение последних 50 лет целенаправленных ихтиологических исследований в районе р. Хатанга не проводили. Редкие публикации мало информативны и ограничиваются лишь описанием условий обитания муксуна, некоторых показателей структуры его популяций, а также характеристик промысла в Хатангском бассейне (Богданов, Богданова, 1999, 2003, 2006).

Цель данной работы – изучить особенности морфологии *C. muksun* бассейна р. Хатанга и оценить уровень морфологического разнообразия его популяции. Кроме того, впервые для муксуна данного региона проведён анализ генетического

**Таблица 1.** Объём выборок муксуна *Coregonus muksun* р. Хатанга, проанализированных с помощью разных методов молекулярно-генетического анализа

Форма муксуна	ПЦР–ПДРФ-анализ	Секвенирование		
		<i>NDI</i>	<i>COI</i>	<i>ITS1</i>
Малотычинковая	18	11	10	7
Многотычинковая	45	15	12	7
Всего	63	26	22	14

**Примечание.** ПЦР–ПДРФ-анализ – полимеразная цепная реакция–полиморфизм длин рестрикционных фрагментов.

полиморфизма с использованием разных молекулярно-генетических маркеров.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хатанга – средняя полноводная река в восточной части п-ова Таймыр, длина которой составляет 227 км. Образована она слиянием двух рек – Хета (604 км) и Котуй (1409 км). В системе р. Хатанга различают речной участок, дельту, губу и залив. Река протекает по Северо-Сибирской низменности в широкой долине, имеет множество рукавов, а в её русле находится большое число островов. Высота правого берега реки достигает 40 м, в то время как левый берег преимущественно низменный; лишь ближе к Хатангской губе он становится более выраженным (Ресурсы ..., 1964).

Материалом для анализа морфологии муксуна послужили сборы 2013–2014 гг., которые проведены на участке р. Хатанга, расположенном в 20–25 км от её истока, в период нерестового хода (рис. 1). Рыб отлавливали ставными жаберными сетями длиной от 25 до 85 м, высотой 3 и 6 м и ячейей 50–65 мм. Сети устанавливали вдоль обоих берегов реки на глубине от 5 до 25 м. Проверку сетей проводили один раз в сутки в дневное время.

Объём выборки для морфологического анализа составил 42 особи, в том числе 17 самцов и 25 самок. Изучали изменчивость девяти меристических и 30 пластических признаков (Правдин, 1966; Романов и др., 2012). В работе используются следующие обозначения: *FL* – длина по Смитту; *D*, *A*, *P*, *V* – число лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *ll* – число прободённых чешуй в боковой линии, *sp.br.* – число тычинок на 1-й жаберной дуге, *vert.* – число позвонков без уростила. Математическую и статистическую обработку материала проводили общепринятыми методами (Майр и др., 1956; Правдин, 1966; Лакин, 1980). Достоверность различий значений морфологических признаков у разных форм муксуна оценивали с использованием *t*-критерия Стьюдента при  $p \leq 0.05$ .

Для генетического анализа использованы фиксированные 96%-ным этанолом пробы белых мышц 63 особей (соотношение ткани и

спирта 1 : 5), отловленных в р. Хатанга в 2016–2017 гг. на том же участке, что и для исследования морфологии. Выборка включает представителей малотычинковой (18 экз.) и многотычинковой (45 экз.) форм. Для сравнения в анализ включена выборка муксуна (13 экз.) из р. Пясины, собранная в 2017 г.

Тотальную геномную ДНК выделяли набором ДНК-Экстран-2 (“Синтол”, Россия). Первоначально генетический полиморфизм выборки муксуна р. Хатанга оценивали методом ПЦР–ПДРФ-анализа (полимеразная цепная реакция–полиморфизм длин рестрикционных фрагментов) участка митохондриальной ДНК (мтДНК) длиной 2052 пары нуклеотидов (п. н.), включающего ген 1-й субъединицы НАДН-дегидрогеназного комплекса (*NDI*-фрагмент). Методика проведения этого анализа подробно описана ранее (Боровикова, Малина, 2018). Значимость различий мало- и многотычинковой форм муксуна по частотам комплексных гаплотипов, определённых с помощью ПЦР–ПДРФ-анализа, оценивали с применением критерия  $\chi^2$  Пирсона (Ивантер, Коросов, 2003). Затем проводили секвенирование двух участков мтДНК – *NDI*-фрагмента и фрагмента гена 1-й субъединицы цитохромоксидазы (*COI*), являющегося инструментом штрихкодирования видов. Кроме того, был исследован полиморфизм маркера ядерной ДНК (ядДНК) – 1-го внутреннего транскрибируемого спейсера рДНК (*ITS1*). Пробы для секвенирования отбирали с учётом результатов ПЦР–ПДРФ-анализа: обязательно брали образцы с комплексными гаплотипами, выявленными у обеих форм, и образцы с уникальными для каждой формы гаплотипами. Объём материала, проанализированного с помощью разных методов молекулярно-генетического анализа и с использованием разных маркеров, приведён в табл. 1.

Для определения нуклеотидной последовательности *NDI*-фрагмента мтДНК ПЦР-продукты синтезировали с использованием четырёх пар праймеров, как описано в работе Бочкарева с соавторами (Bockharev et al., 2011). Однако в ряде случаев получить качественный ПЦР-продукт с использованием предложенных этими авторами



СТА GAG GAA GT-3' и 28S (обратный) 5'-АТА TGC TTA AAT TCA GCG GG-3' (Sajdak, Phillips, 1997). Реакционная смесь объемом 20 мкл содержала: 2 мкл 10-кратного буфера для амплификации (НПО "СибЭнзим", Россия); 0.6 мкл 50 mM MgCl<sub>2</sub> (конечная концентрация в смеси 1.7 mM), по 200 нмоль каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов, по 0.5 mM каждого праймера, 0.75 единиц активности *Taq*-ДНК полимеразы (НПО "СибЭнзим", Россия) и 100–300 нг тотальной клеточной ДНК. Сверху для предотвращения испарения в ходе ПЦР на смесь наслаивали минеральное масло. Программа амплификации включала следующие этапы: первоначальная денатурация 94°C – 5 мин; 36 циклов: 94°C – 1 мин 30 с, 50°C – 2 мин, 72°C – 3 мин; заключительный этап достройки цепей 72°C – 10 мин (Sajdak, Phillips, 1997, с модификацией). Полученный ПЦР-продукт использовали для секвенирования с праймеров KP2 (прямой) 5'-AAA AAG CTT CCG TAG GTG AAC CTG CG-3' и 5,8S (обратный) 5'-AGC TTG GTG CGT TCT TCA TCG A-3' (Sajdak, Phillips, 1997). Во всех случаях перед секвенированием ПЦР-продукт очищали методом прямого переосаждения смесью этанола с ацетатом аммония ([http://www.genome-centre.ru/downloads/NH4Ac\\_EtOH.pdf](http://www.genome-centre.ru/downloads/NH4Ac_EtOH.pdf)).

Секвенирование проводили на базе ИБВВ РАН с использованием набора BigDye Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit («Applied Biosystems», США) на автоматическом анализаторе ABI 3500 («Applied Biosystems», США/«Hitachi», Япония) согласно рекомендациям производителя.

Анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей осуществляли в программах MEGA6 (Tamura et al., 2013) и DnaSP v. 5 (Librado, Rozas, 2009). Поскольку длины полученных в ходе секвенирования последовательностей варьировали в связи с разным качеством образцов ДНК, для программной обработки и анализа полученных результатов использовали лишь ту часть последовательностей, которая была представлена у всех образцов. Так, для *NDI*-фрагмента длина анализируемого участка составила 1863 п. н. В полноразмерном митохондриальном геноме сига *C. lavaretus* (номер NCBI AV034824) анализируемый нами фрагмент расположен на участке 2063–3925 п. н. Длина фрагмента гена *COI*, который использовали для анализа полиморфизма, равна 494 п. н.; локализован фрагмент между 5651 и 6144 п. н. генома *C. lavaretus* (номер NCBI AV034824). Длина *ITS1*-участка, рассматриваемого нами после выравнивания последовательностей, составила соответственно 568 и 634 п. н. для вариантов без инсерции и с ней.

Кроме последовательностей, полученных нами в результате данной работы, дополнительно в ходе анализа полиморфизма *NDI*-фрагмента были использованы последовательности сига из

GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>. Version 10/2019) под номерами KM013424, KP123652, KP123653, KP123658, KP123662, KX010455, MG251330, MG251341, MN047157; муксуна – KX151797, KX151801, KX151803; сибирской ряпушки *C. sardinella* – KT267306; омуля *C. autumnalis* – KJ767526, KJ767527; нельмы *Stenodus leucichthys* – KX151784. С целью сравнения последовательности из GenBank также брали и при оценке уровня полиморфизма *COI*: для сига из разных водоёмов Европы и Сибири – AV034824, JQ661382–JQ661397, JQ661419–JQ661481, JX960897 и MN047157; для ряпушки Сибири – KT267305. В анализ полиморфизма *ITS1*-фрагмента были включены последовательности сига под номерами AJ417728, AJ417729, KJ742924, KJ742925, KP184423 и KR376138. Кроме того, при построении сетей гаплотипов мы использовали последовательности сига ряда водоёмов Сибири и Европы и муксуна из искусственно поддерживаемых популяций, имеющиеся в нашей базе данных, но не депонированные в NCBI.

Для оценки степени дифференциации гаплотипов, их групп, внутри- и межпопуляционной, а также межвидовой дифференциации рассчитывали *p*-дистанцию (среднее число нуклеотидных замен на сайт) в программе MEGA6. Стандартную ошибку для *p*-дистанции вычисляли с использованием бутстреп-процедуры (500 повторов). При расчётах *p*-дистанции как в случае *NDI*-фрагмента, так и *COI* моделью нуклеотидных замен являлась двухпараметрическая модель Кимуры (Kimura, 1980), которую определяли в этой же программе.

Для построения медианных сетей гаплотипов *NDI*-фрагмента и *COI* использовали программу Network 5.0.1.0 со следующими настройками:  $\epsilon = 0$ , уровень значимости для всех замен использовали равный 10, соотношение транзиций и трансверсий 1 : 1, вставки и делеции в исследованных фрагментах отсутствовали (Bandelt et al., 1999). В некоторых случаях для определения и уточнения комплексных гаплотипов *NDI*-фрагмента мтДНК секвенированных нами последовательностей проводили их виртуальную рестрикцию с использованием онлайн-ресурса RestrictionMapper, version 3 (<http://www.restrictionmapper.org>. Version 11/2019).

Выявленные нами в ходе работы варианты последовательностей муксуна рек Хатанга и Пясины депонированы в базу данных NCBI под номерами: для *NDI*-фрагмента – MN689096–MN689110, MN701618, MN701619, MN722637–MN722639; для *COI* – MN689111; для *ITS1* – MN661339, MN661340.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Морфологические особенности мало- и многотычинковой форм муксуна**

Исследование полученных материалов свидетельствует о наличии в бассейне р. Хатанга двух форм муксуна: много- и малотычинковой.

**Многотычинковая форма:** *D* III–IV 10–13 (в среднем 11.6), *A* III–IV 10–13 (11.7), *P* 13–16 (14.5), *V* 9–12 (10.1), *sp.br.* 55–70 (60.4), *ll* 86–100 (94.2), *vert.* 60–62 (61.1). Рот нижний, рыло тупое и вытянутое. Череп спереди сужается, большая верхняя челюсть заметно выдаётся над нижней. Рыло широкое, ширина рыльной площадки в два раза больше её высоты. Голова длинная (20.4–27.8% *FL*), низкая. Спина тёмно-серая, бока серебристо-белые, брюшко светлое, чешуя крупная, прочно сидящая.

**Малотычинковая форма:** *D* III–IV 10–13 (11.4), *A* III–IV 10–12 (11.5), *P* 13–15 (14.3), *V* 10–11 (10.1), *sp.br.* 30–48 (42.9), *ll* 83–98 (90.0), *vert.* 64–65 (64.4). От многотычинковой малотычинковая форма отличается укороченным и более высоким телом, короткой нижней челюстью и более высокой рыльной площадкой. Голова короткая, высокая, позади головы хорошо заметен горб. Бока и брюшко золотисто-желтоватые.

В целом чётко выраженные различия внешней морфологии двух форм муксуна отсутствуют. При сравнении средних показателей девяти меристических признаков для статистически значимых выборок мало- и многотычинкового муксуна выявлена достоверная дифференциация по трём признакам (табл. 2). У многотычинковой формы по сравнению с малотычинковой больше значение *ll* ( $t = 3.77$ ) и *sp.br.* ( $t = 13.3$ ), но меньше *vert.* ( $t = 14.2$ ). Из 30 пластических признаков различия отмечены по 11 признакам. Наиболее существенная дифференциация выявлена в пропорциях головы и размерах плавников: многотычинковый муксун характеризуется длинной и низкой головой, меньшей высотой тела и короткими парными плавниками.

**Генетический полиморфизм муксуна**

ПЦР–ПДРФ-анализ *ND1*-фрагмента мтДНК выявил в выборке муксуна р. Хатанга 10 комплексных гаплотипов, три из них (P3, Hat1 и Hat2) являются общими для много- и малотычинковой форм (табл. 3). Отметим, что комплексный гаплотип P3 широко распространён не только у муксуна, но и у сига Сибири (Politov et al., 2000, 2004; Балдина и др., 2008).

Уникальными, обнаруженными только у малотычинкового муксуна, являются два гаплотипа (SM18 и SM34), в то время как у многотычинкового – пять (SM11, SM13, SM16, SM22 и SM24). Выборки много- и малотычинкового муксуна значительно различаются ( $p \leq 0.05$ ) по частотам встречаемости комплексных гаплотипов (табл. 3): у ма-

лотычинкового муксуна комплексный гаплотип Hat2 имеет более высокую частоту встречаемости, в то время как гаплотип Hat1 встречается чаще у представителей многотычинковой формы. При этом частоты уникальных гаплотипов и общего гаплотипа P3 у много- и малотычинкового муксуна отличаются незначимо. Гаплотипическое разнообразие (*H*) у обеих форм примерно одинаковое: 0.68 у многотычинковой формы и 0.71 – у малотычинковой. Для сравнения: в выборке муксуна из р. Пясины по частоте встречаемости преобладает вариант P3; гаплотипическое разнообразие в этой выборке низкое ( $H = 0.16$ ).

Учитывая данные ПЦР–ПДРФ-анализа, для секвенирования *ND1*-фрагмента мтДНК среди мало- и многотычинковой форм были отобраны носители общих комплексных гаплотипов P3, Hat1 и Hat2. Кроме того, в анализ были включены и носители уникальных гаплотипов. По итогам секвенирования у представителей обеих форм выявлены 17 вариантов последовательностей, информация о которых депонирована в базу данных NCBI (номера см. в табл. 3). Длины полученных сиквенсов *ND1*-фрагмента варьируют в пределах 1961–2051 п. н. Результаты секвенирования подтвердили отмеченную ранее ограниченность получаемой информации о генетическом разнообразии популяции при использовании ПЦР–ПДРФ-анализа (Боровикова, Махров, 2009а). Так, внутри комплексного гаплотипа P3 у муксуна рек Хатанга и Пясины методом секвенирования выявлены восемь вариантов последовательностей (P3-1–P3-8); две последовательности описаны для комплексного гаплотипа SM18 (SM18-1 и SM18-2) (табл. 3).

Поскольку ряд комплексных гаплотипов, обнаруженных методом ПЦР–ПДРФ-анализа, включает в себя несколько вариантов последовательностей, в дальнейшем мы будем называть их гаплогруппами, а варианты последовательностей, определённые с помощью секвенирования, – гаплотипами. Таким образом, для мало- и многотычинковой форм муксуна выявлены 10 гаплогрупп (равно числу комплексных гаплотипов), в составе каждой из которых число гаплотипов разное. Так, гаплогруппа P3 включает в себя, как было указано выше, восемь гаплотипов, гаплогруппа SM18 – два. Остальные гаплогруппы (Hat1, Hat2, SM11, SM13, SM16, SM22, SM24 и SM34) образованы всего лишь одним вариантом последовательности, или гаплотипом.

Важно отметить, что, несмотря на низкую информативность, данные ПЦР–ПДРФ-анализа о наличии одинаковых гаплотипов для двух форм муксуна верны, о чём свидетельствуют и результаты секвенирования: общие варианты последовательностей присутствуют внутри гаплогрупп P3, Hat1 и Hat2, хотя у обеих форм есть и уникальные варианты (табл. 3).

Для получения представления об уровне различий гаплогрупп и гаплотипов муксуна р. Хатанга предпринята оценка генетической дифферен-

Таблица 2. Морфологические признаки двух форм муксуна *Coregonus muksun* бассейна р. Хатанга

Признак	Многотычинковая форма				Малотычинковая форма				<i>t</i>
	lim	$M \pm m$	$\sigma$	<i>n</i>	lim	$M \pm m$	$\sigma$	<i>n</i>	
<i>FL</i> , мм	430–563	512 ± 6.97		20	392–523	466 ± 7.76		22	
<i>SL</i> , мм	410–534	487 ± 6.60		20	370–496	438 ± 7.34		22	
<i>W</i> , г	929–1980	1430 ± 66.10		20	650–1906	1243 ± 77.40		22	
<i>D</i> <sub>1</sub>	3–4	3.75 ± 0.10	0.10	20	3–4	3.7 ± 0.10	0.46	22	0.16
<i>D</i> <sub>2</sub>	10–13	11.6 ± 0.18	0.82	20	10–13	11.4 ± 0.15	0.73	22	0.98
<i>P</i>	13–16	14.5 ± 0.15	0.69	20	13–15	14.3 ± 0.12	0.57	22	0.93
<i>V</i>	9–12	10.1 ± 0.12	0.55	20	10–11	10.1 ± 0.07	0.35	22	0.25
<i>A</i> <sub>1</sub>	3–4	3.25 ± 0.10	0.44	20	3–4	3.2 ± 0.08	0.39	22	0.52
<i>A</i> <sub>2</sub>	10–13	11.7 ± 0.16	0.73	20	10–12	11.5 ± 0.14	0.67	22	0.92
<i>ll</i>	86–100	94.2 ± 0.77	3.42	20	83–98	90.0 ± 0.81	3.79	22	<b>3.77</b>
<i>sp.br.</i>	55–70	60.4 ± 0.77	3.45	90	30–48	42.9 ± 1.07	5.02	90	<b>13.30</b>
<i>vert.</i>	60–62	61.1 ± 0.20	0.91	20	64–65	64.4 ± 0.10	0.49	22	<b>14.20</b>
В % <i>FL</i>									
<i>H</i>	18.5–24.3	21.6 ± 0.38	1.72	20	18.4–26.5	23.2 ± 0.40	1.89	22	<b>2.83</b>
<i>h</i>	6.1–6.7	6.37 ± 0.05	0.20	20	5.94–7.45	6.9 ± 0.08	0.38	22	<b>5.18</b>
<i>aD</i>	40.4–44.1	42.3 ± 0.23	0.85	14	36.0–43.6	41.7 ± 0.45	1.81	16	1.20
<i>aV</i>	46.1–49.4	47.9 ± 0.23	0.86	14	39.8–48.6	46.5 ± 0.48	1.91	16	<b>2.66</b>
<i>aA</i>	69.2–74.3	71.9 ± 0.33	1.23	14	49.2–73.2	69.6 ± 1.51	6.03	16	1.50
<i>pD</i>	40.4–46.1	43.7 ± 0.41	1.52	14	39.2–47.0	44.4 ± 0.49	1.98	16	1.14
<i>P–A</i>	11.5–14.8	13.3 ± 0.20	0.81	16	12.3–14.9	13.4 ± 0.15	0.68	20	0.56
<i>P–V</i>	25.8–30.8	27.9 ± 0.30	1.32	20	23.1–30.8	28.0 ± 0.33	1.56	22	0.32
<i>V–A</i>	24.0–49.4	38.2 ± 2.51	11.2	20	24.0–48.6	38.0 ± 2.15	10.10	22	0.07
<i>lD</i>	10.5–13.3	12.0 ± 0.18	0.79	20	10.1–13.2	11.6 ± 0.18	0.83	22	1.31
<i>hD</i>	12.7–16.4	14.2 ± 0.18	0.79	20	12.7–16.7	14.7 ± 0.22	1.02	22	1.85
<i>lA</i>	8.74–12.1	10.4 ± 0.18	0.83	20	8.50–11.9	10.1 ± 0.15	0.70	22	1.53
<i>hA</i>	9.26–11.7	10.4 ± 0.16	0.73	20	10.2–13.1	11.2 ± 0.14	0.68	22	<b>3.58</b>
<i>lP</i>	12.8–15.6	14.0 ± 0.17	0.75	20	12.3–16.9	14.8 ± 0.22	1.04	22	<b>2.74</b>
<i>lV</i>	12.5–15.2	13.4 ± 0.15	0.68	20	10.6–15.7	14.4 ± 0.26	1.22	22	<b>3.26</b>
<i>c</i>	20.4–27.8	22.0 ± 0.36	1.59	20	17.5–22.2	20.3 ± 0.21	1.00	22	<b>4.12</b>
<i>l</i>	71.7–76.6	74.9 ± 0.31	1.37	20	66.7–80.1	75.6 ± 0.59	2.75	22	1.04
В % <i>c</i>									
<i>ao</i>	24.6–35.5	31.5 ± 0.51	2.30	20	26.0–37.2	30.4 ± 0.51	2.40	22	1.53
<i>o</i>	12.4–34.6	16.3 ± 1.01	4.51	20	15.4–17.9	16.6 ± 0.15	0.69	22	0.33
<i>po</i>	46.1–58.5	55.3 ± 0.59	2.66	20	48.3–68.5	56.3 ± 0.77	3.63	22	1.03
<i>lmx</i>	25.1–34.4	30.6 ± 0.46	2.05	20	16.9–35.8	30.7 ± 0.77	3.59	22	0.09
<i>lmd</i>	31.5–47.5	43.1 ± 0.90	4.04	20	36.3–43.6	39.2 ± 0.42	1.98	22	<b>3.91</b>
<i>hmx</i>	7.80–13.6	10.2 ± 0.27	1.22	20	9.8–13.5	11.4 ± 0.19	0.91	22	<b>3.48</b>
<i>e</i>	16.0–23.5	20.6 ± 0.41	1.83	20	16.2–23.0	20.2 ± 0.41	1.90	22	0.59
<i>f</i>	7.60–11.4	8.95 ± 0.22	1.00	20	9.5–13.3	10.9 ± 0.23	1.07	22	<b>6.18</b>
<i>io</i>	18.7–36.1	25.0 ± 0.69	3.06	20	23.6–28.8	26.2 ± 0.28	1.30	22	1.63
<i>cH</i>	46.9–68.9	60.5 ± 1.09	4.88	20	49.9–71.3	64.5 ± 0.98	4.57	22	<b>2.72</b>

**Примечание.** *FL* – длина по Смитту, *SL* – стандартная длина, *W* – масса тела; *D*<sub>1</sub>, *D*<sub>2</sub> – число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике; *P*, *V* – число ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках; *A*<sub>1</sub>, *A*<sub>2</sub> – число неветвистых и ветвистых лучей в анальном плавнике; *ll* – число чешуй в боковой линии, *sp.br.* – число тычинок на 1-й жаберной дуге, *vert.* – число позвонков без уростыля; *H*, *h* – наибольшая и наименьшая высота тела; *aD*, *aV*, *aA*, *pD*, *P–A*, *P–V*, *V–A* – антедорсальное, антевентральное, антеанальное, постдорсальное, пектроанальное, пектровентральное и вентроанальное расстояния; *lD*, *hD* – длина основания и высота спинного плавника; *lA*, *hA* – то же анального плавника; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавников; *c* – длина головы, *l* – длина туловища (от конца головы до конца чешуйного покрова), *ao* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *po* – глазничная часть головы; *lmx*, *lmd* – длина верхней и нижней челюстей, *hmx* – ширина верхней челюсти; *e*, *f* – ширина и высота рыльной площадки, *io* – ширина лба, *cH* – высота головы на уровне затылка; lim – пределы варьирования признака,  $M \pm m$  – среднее значение и его ошибка,  $\sigma$  – стандартное отклонение, *n* – число особей, экз., *t* – критерий Стьюдента; полужирным шрифтом выделены показатели достоверной дифференциации при  $p \leq 0.05$ .

**Таблица 3.** Частоты гаплогрупп и информация о разнообразии внутри них у разных форм муксуна *Coregonus muksun* р. Хатанга и муксуна р. Пясины

Комплексный гаплотип (ПЦР–ПДФ) или гаплогруппа	Гаплотип*	Номер NCBI	Частота гаплогруппы, %		
			р. Хатанга		р. Пясины
			малотычинковый	многотычинковый	
P3	P3-1	MN689097	50.0	42.3	92.3
		MN722637	+		+
	P3-2	MN689096	+		
	P3-3	MN689100	+		
	P3-4	MN689105		+	
	P3-5	MN689106		+	
	P3-6	MN689107	+	+	
	P3-7	MN689109	+	+	
	P3-8	MN722639			+
Hat1	Hat1	MN689108	11.1	37.8	
Hat2	Hat2	MN689110	22.2	2.2	
CM18			11.1		
	CM18-1	MN689098	+		
	CM18-2	MN689101	+		
CM34	CM34	MN689099	5.6		
CM11	CM11	MN689102		2.2	
CM13	CM13	MN689103		8.9	
CM16	CM16	MN689104		2.2	
CM22	CM22	MN701618		2.2	
CM24	CM24	MN701619		2.2	
CMР117	CMР117	MN722638			7.7

**Примечание.** \*Вариант последовательности *ND1*-фрагмента мтДНК, определённый по результатам секвенирования; “+” – вариант последовательности в выборке отмечен.

циации между ними. Оказалось, что значительно все дифференцированы от остальных гаплогруппы CM18 и CM22, а также CM11. Между вариантами CM11 и CM22 многотычинковой формы муксуна отмечены максимальные значения *p*-дистанции, равные 0.7% (табл. 4). Дифференциация гаплотипов малотычинковой формы варьирует от 0.1 до 0.5%. Внутри гаплогрупп последовательности различаются незначительно: разница составляет один–четыре нуклеотида (*p*-дистанция = 0.1%). Отметим, что подобные значения *p*-дистанций между гаплотипами выявлены и для муксуна р. Пясины.

Если рассматривать уровень генетического разнообразия внутри форм, то генетические дистанции между гаплотипами малотычинковой формы несколько выше, чем многотычинковой, – соответственно 0.3 и 0.2% (табл. 5). Для муксуна р. Пясины этот показатель составил 0.1%.

Дифференциация между формами равна 0.3%, в то время как дистанция обеих форм от муксуна р. Пясины – 0.2%. С сигом уровень дифференци-

ации варьирует в пределах 0.2–0.5%, в то время как с такими видами, как ряпушка, омуль, нельма, – 1.9–2.9%.

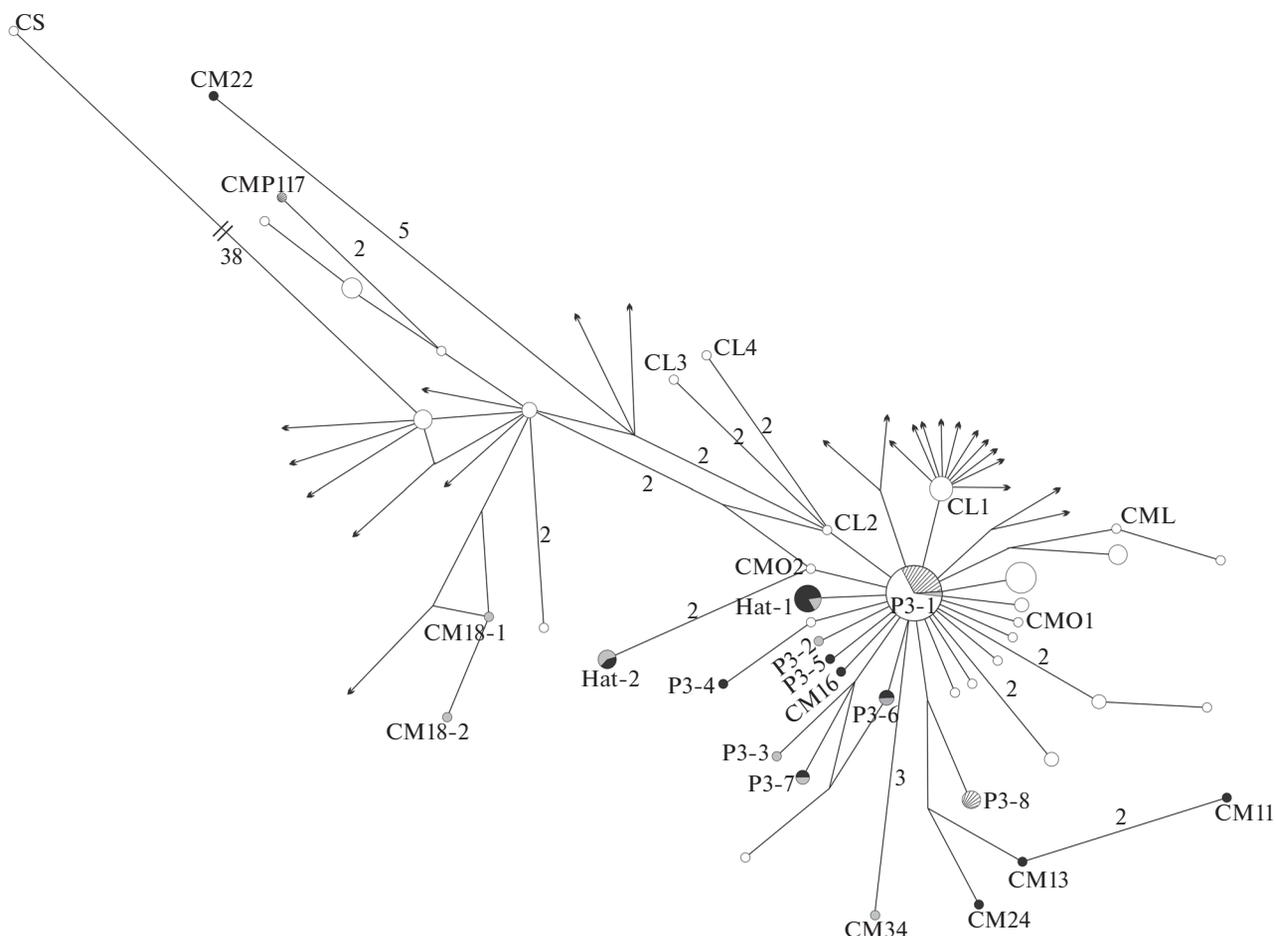
Анализ сети вариантов последовательностей *ND1*-фрагмента муксуна р. Хатанга выявил, во-первых, наличие у его малотычинковой формы общего с сигом гаплотипа P3-1 (рис. 2). Вариант последовательности, определённый нами, идентичен последовательности сига Балтийского моря (NCBI KP123658). Отметим, что и муксун р. Пясины характеризуется преобладанием в выборке носителей именно этого гаплотипа (табл. 3). Важным также является тот факт, что четыре варианта последовательностей муксуна р. Хатанга из 17 оказались общими для обеих его форм (P3-6, P3-7, Hat1, Hat2). Специфичными для малотычинковой формы оказались шесть вариантов (P3-1, P3-2, P3-3, CM18-1, CM18-2, CM34), а для многотычинковой – семь (P3-4, P3-5, CM11, CM13, CM16, CM22, CM24).

**Таблица 4.** Уровень дифференциации последовательностей внутри гаплогрупп муксуна *Coregonus tuksin* рек Хатанга и Пясины и между гаплогруппами (р-дистанция, %)

Гаплогруппа	Гаплогруппа											
	P3 Khat	P3 Pjas	Hat1	Hat2	CM11	CM13	CM16	CM18	CM22	CM24	CM34	CMPI17
P3 Khat	0.1 ± 0.05											
P3 Pjas	0.1 ± 0.06	0.1 ± 0.05										
Hat1	0.1 ± 0.06	0.1 ± 0.08	–									
Hat2	0.2 ± 0.10	0.2 ± 0.11	0.2 ± 0.11	0								
CM11	0.3 ± 0.12	0.3 ± 0.11	0.3 ± 0.13	0.4 ± 0.15	–							
CM13	0.2 ± 0.09	0.2 ± 0.08	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.13	0.1 ± 0.07	–						
CM16	0.1 ± 0.06	0.1 ± 0.08	0.1 ± 0.07	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.13	0.2 ± 0.11	–					
CM18	0.4 ± 0.14	0.4 ± 0.15	0.4 ± 0.15	0.4 ± 0.14	0.6 ± 0.17	0.5 ± 0.16	0.4 ± 0.15	0.1 ± 0.06				
CM22	0.5 ± 0.15	0.5 ± 0.16	0.1 ± 0.16	0.6 ± 0.18	0.7 ± 0.19	0.6 ± 0.17	0.5 ± 0.16	0.5 ± 0.16	–			
CM24	0.2 ± 0.10	0.2 ± 0.08	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.14	0.2 ± 0.11	0.1 ± 0.08	0.2 ± 0.11	0.5 ± 0.17	0.6 ± 0.17	–		
CM34	0.2 ± 0.10	0.2 ± 0.11	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.14	0.4 ± 0.15	0.3 ± 0.13	0.2 ± 0.11	0.5 ± 0.17	0.6 ± 0.18	0.3 ± 0.14	–	
CMPI17	0.5 ± 0.16	0.5 ± 0.17	0.5 ± 0.17	0.5 ± 0.17	0.7 ± 0.20	0.6 ± 0.17	0.5 ± 0.17	0.3 ± 0.13	0.5 ± 0.17	0.6 ± 0.19	0.5 ± 0.16	–

**Примечание.** Khat – подгруппа гаплогруппы P3 муксуна из р. Хатанга, Pjas – то же из р. Пясины; по диагонали – средние значения и их ошибки для гаплогрупп; под диагональю – между гаплогруппами; “–” – значение не может быть рассчитано, поскольку группа образована одной последовательностью.





**Рис. 2.** Сеть гаплотипов *NDI*-фрагмента митохондриальной ДНК муксуна *Coregonus muksun*: (■) – многотычинковая форма р. Хатанга, (▣) – малотычинковая форма р. Хатанга, (▨) – р. Пясины, (□) – муксун и сиг *C. lavaretus* водоёмов Европы и Сибири. При построении сети использованы последовательности из GenBank и не депонированные в NCBI последовательности нашей базы данных. P3-1–P3-8, Hat-1, Hat-2, CM11, CM13, CM16, CM18-1, CM18-2, CM22, CM24, CM34, CMP117 – гаплотипы муксуна рек Хатанга и Пясины; CML – муксун р. Лена (номер NCBI KX151797), CMO1 и CMO2 – муксун р. Обь (соответственно KX151801 и KX151803), CL1 – сиг Балтийского моря (KP123662), оз. Ладожское (KX010455 и MG251341), оз. Чудское (MG251330); CL2 и CL3 – сиг Балтийского моря (соответственно KP123652 и KP123653), CL4 – сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* бассейна р. Лена (KM013424), CS – сибирская ряпушка *C. sardinella* (KT267306). К варианту P3-1 относится последовательность сига Балтийского моря KP123658. Диаметр круга соответствует частоте варианта. Число нуклеотидных замен между вариантами указано рядом с отрезками, их соединяющими; если число не указано, то расстояние между вариантами равно одной нуклеотидной замене; (→) – продолжение сети к гаплотипам сига Сибири и Европы, которые в рамках данной работы не рассматриваются.

На рис. 2 хорошо видно, что большинство вариантов *NDI*-последовательностей как мало-, так и многотычинковой форм муксуна происходят от общего с сигом варианта P3-1. Учитывая это, можно выделить три группы гаплотипов. Первая объединяет варианты, незначительно дифференцированные от гаплотипа P3-1, от которого они происходят и который по отношению к ним можно назвать предковым (P3-2, P3-3, P3-4, P3-5, P3-6, P3-7, Hat1). Эти варианты отличаются от P3-1 одной–двумя нуклеотидными заменами. Вторая группа образована вариантами, дифференциация которых от гаплотипа P3-1 несколько больше (Hat2, CM11, CM13, CM24, CM34). Третья группа включает значительно дифференцированные от вари-

анта P3-1 гаплотипы, принадлежащие к другим филогенетическим линиям (CM18-1, CM18-2, CM22). Как уже отмечалось выше, дифференциация их с вариантом P3-1 достигает 0.5%. Для муксуна р. Пясины характерна подобная ситуация: вариант CMP117 значительно дифференцирован от остальных, обнаруженных в этой выборке.

Для последовательности *COI* мтДНК муксуна р. Хатанга полиморфизм не выявлен: все особи являются носителями одного распространённого у муксуна других водоёмов, а также у сига Европы и Сибири гаплотипа. Так, например, к этому гаплотипу принадлежат последовательности *COI* сига из водоёмов Дании (JQ661390–JQ661397, JQ661423, JQ661424, JQ661432, JQ661433, JQ661435, JQ661438,

**Таблица 6.** Пределы варьирования числа прободённых чешуй в боковой линии (*ll*) и жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (*sp. br.*) у муксуна *Coregonus muksun* бассейнов рек Хатанга, Пясины и Таймыра

Водоём, форма	<i>ll</i>			<i>sp. br.</i>			Источник информации
	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	
Р. Хатанга:	78–104	90.0	187	39–72	55.0	187	Лукьянчиков, 1962, 1967
– малотычинковая	83–98	90.0	22	30–48	42.9	90	Наши данные
– многотычинковая	86–100	94.2	22	55–70	60.4	90	То же
Р. Пясины:							
– типичная	88–107	93.5	28	44–65	56.4	28	Остроумов, 1937
– озёрная	82–98	92.0	28	45–72	59.5	28	То же
Оз. Мелкое	83–100	91.7	47	45–78	64.4	47	Логашев, 1940
Оз. Лама	86–99	92.0	–	41–73	59.5	–	Белых, 1940
	84–96	89.2	15	37–49	43.0	15	Романов, 1999
Оз. Таймырское	79–98	87.1	58	60–70	63.5	58	Михин, 1955
	82–94	87.6	56	(53)59–75	63.9	55	Романов, 1999
Р. Верхняя Таймыра	82–94	88.8	17	59–68	62.3	7	То же

**Примечание.** lim – пределы варьирования признака, *M* – среднее значение, *n* – объём выборки, экз.; “–” – нет информации.

JQ661439, JQ661442, JQ661444–JQ661449, JQ661451, JQ661453, JQ661457, JQ661460, JQ661468, JQ661472, JQ661474, JQ661479, JQ661480), Балтийского моря (JQ661382–JQ661389) и Сибири (JX960897).

Анализ полиморфизма ***ITS1*-фрагмента яДНК** выявил у муксуна р. Хатанга вариацию длины этого участка. В исследованной выборке обнаружена особь с *ITS1*-фрагментом 634 п. н., тогда как длина остальных 13 секвенированных последовательностей составила 568 п. н. Увеличение размера фрагмента произошло за счёт вставки длиной 66 п. н. на участке после 241-го нуклеотида последовательности сига р. Абакан (KJ742925). Отметим, что по длине и нуклеотидной последовательности вариант *ITS1* со вставкой муксуна р. Хатанга идентичен указанной последовательности из GenBank. Важно также, что особь с длинным вариантом *ITS1*-фрагмента является носителем общего с сигом гаплотипа P3-1 *ND1*-фрагмента. Эти результаты можно рассматривать как ещё одно подтверждение значительного генетического сходства и филогенетической близости муксуна и сига.

В последовательности нуклеотидов *ITS1*-фрагмента муксуна р. Хатанга полиморфизм отсутствует.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Число тычинок, типичное для муксуна, варьирует в пределах 42–65 (Атлас..., 2003); лишь в норильских озёрах достигает 78. Однако целый ряд авторов указывают на более широкий размах изменчивости этого признака (табл. 6). Так, у муксуна р. Хатанга *sp. br.* варьирует в пределах 39–72 (Лукьянчиков, 1967), у муксуна из оз. Лама (бассейн р. Пясины) – 41–73 (Белых, 1940). Столь значительный диапазон изменчивости числа жабер-

ных тычинок в популяциях муксуна позволил предположить неоднородность последних. Начиная с 1970-х гг. ряд исследователей отмечают существование малотычинковой и многотычинковой форм муксуна, которые могут обитать симпатрично; у малотычинковой формы *sp. br.* в среднем составляет 36–43 (Александрова, Кузнецов, 1972; Кириллов, 1972; Дормидонтов, 1974; Романов, 1999; Костицин, 2011; Будин, Заделёнов, 2019).

Широкий разброс значений числа жаберных тычинок хатангского муксуна (30–70) позволил нам предположить существование двух его форм и в р. Хатанга. Анализ комплекс меристических и пластических признаков, действительно, показал неоднородность стада муксуна, идущего на нерест в реку. Были выделены две группы с чётким хиатусом по *sp. br.*: малотычинковая форма – 30–48 и многотычинковая – 55–70 (табл. 2). Выявлены для двух форм и другие отличительные особенности морфологии: отмечена статистически значимая дифференциация в числе позвонков, прободённых чешуй в боковой линии, размерах плавников, головы, высоты тела. Различимы представители двух форм и по внешнему виду: малотычинковый муксун имеет выраженный горб, а многотычинковый – более широкое рыло и специфичную окраску тела.

Очевидно, что различия форм касаются не только их морфологии, но и экологии. Так, многотычинковая и малотычинковая формы различаются местами нагула. Местом нагула и зимовки многотычинкового муксуна являются солоноватые воды губы и залива, в то время как особи малотычинковой формы предпочитают быстрые речные воды. Вероятно, стабилизации высокого тела малотычинкового муксуна в толще речных вод способ-

ствуют более длинные грудные и брюшные плавники, выполняющие функции рулей, балансиров, тормозов и несущих плоскостей (Алеев, 1963). Кроме того, формы различаются временем начала нерестовой миграции и протяжённостью нерестового пути.

Таким образом, приведённые выше факты подтверждают существование двух симпатричных форм муксуна в бассейне р. Хатанга. Следует отметить, однако, что не все исследователи придерживаются мнения о существовании двух его форм. Так, Решетников (1980. С. 164) скептически относится к выделению малотычинковой формы (“... если среди вида *C. muksun* (Pallas) действительно существуют малотычинковые формы, то практически исчезают различия между *C. lavaretus sensu lato* и *C. muksun*”) и указывает на необходимость проведения ревизии имеющегося по двум формам материала (Атлас..., 2003).

Прояснить филогенетические отношения много- и малотычинкового муксуна р. Хатанга друг с другом, а также с другими представителями рода *Coregonus* и уточнить происхождение форм в бассейне этой реки позволил молекулярно-генетический анализ. Оказалось, что степень генетической дифференциации (*p*-дистанция) между формами низка (0.3%) и не превышает внутривидовой уровень (табл. 5).

Важным является тот факт, что внутривидовая дифференциация муксуна сравнима с уровнем различий его с сигом — соответственно 0.2–0.3 и 0.2–0.5%. Отметим, что уровень дифференциации, равный 0.5%, характерен и для разных популяций сига (табл. 5). О филогенетической близости сига и муксуна свидетельствует наличие идентичных, общих вариантов последовательностей для всех трёх маркеров генетического полиморфизма, использованных в работе (*ND1*-фрагмента, *COI* и *ITS1*).

Следует сказать, что до сих пор не найдены ни морфологические признаки, ни маркеры генетического полиморфизма, позволяющие уверенно идентифицировать виды *C. lavaretus* и *C. muksun* (Heinonen, 1988; Ермоленко, 1991; Politov et al., 2000, 2002, 2004; Боровикова, Махров, 2009б). Более того, выявленные пластичность и аллометрия краниологических признаков сига Беломорского бассейна (наши данные) ставят под сомнение валидность вида *C. muksun*, поскольку морфологически этот вид отличается от обыкновенного сига лишь формой черепа (Решетников, 1980). Нет чётких различий между сигом и муксуном и на уровне хромосомных наборов: диапазон изменчивости кариотипа сига включает ряд вариантов хромосомных наборов муксуна (Атлас..., 2003). Очевидно, не применим для различения видов и географический критерий, поскольку ряд авторов считают, что муксун обитает не только в Сибири, но и в Европе (Китаев, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007; Боровикова, Махров, 2013). Совокупность наших результатов и данных литературы об отсутствии

чётких морфоэкологических, генетических, кариологических, географических диагностических признаков позволяет с точки зрения биологической концепции вида говорить о конспецифичности муксуна и сига. В свете приведённых фактов предположение Решетникова (1980) о стирании границ между этими видами подтверждается.

В связи с низким уровнем генетической дифференциации *C. lavaretus* и *C. muksun* Балдина с соавторами (2008) рассматривают разные гипотезы происхождения последнего. Однако точка зрения, согласно которой сиг и муксун конспецифичны, ставит под сомнение некоторые из них. В частности, если рассматривать сига и муксуна принадлежащими к одному виду, предположение этих авторов о спонтанной периодически происходящей гибридизации двух «видов» как о причине появления общих вариантов последовательностей разных маркерных участков ДНК у этих групп, на наш взгляд, неправомочно: общие варианты в этом случае можно объяснить общностью происхождения. Ещё более сомнительным представляется сценарий, согласно которому муксун является результатом гибридизации пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (или близкой формы) и представителя комплекса ряпушек и пеляди *C. peled*. Возможность его авторы обосновывают фактом обнаружения в выборке муксуна комплексных гаплотипов ряпушки для *ND1*-фрагмента мтДНК. Мы не выявили общих с ряпушкой вариантов последовательностей ни для одного из использованных нами маркеров. Дифференциация гаплотипов муксуна с ближайшим вариантом последовательности *ND1*-фрагмента сибирской ряпушки составила 2.0% (табл. 5), а для *COI* — 1.8%. Возможно, полученные авторами (Балдина и др., 2008) данные обусловлены ошибкой идентификации видов во время сбора материала.

Рассмотрение истории формирования популяции муксуна р. Хатанга может быть важным для понимания происхождения муксуна как группы сиговых рыб в целом. Так, анализ генетической изменчивости хатангского муксуна свидетельствует о полифилетичном его происхождении (табл. 4, рис. 2). Несмотря на небольшой объём проанализированного материала, подобное заключение справедливо и для муксуна р. Пясина. Действительно, в обеих популяциях можно отметить гаплотипы, принадлежащие разным филогенетическим линиям, причём в пределах даже одной формы, которые возникли, очевидно, в разных географических районах. Например, это варианты СМ22 и СМ11 многотычинкового муксуна р. Хатанга; гаплотипы СМР117 и Р3-8 пясинского муксуна (рис. 2). В то же время часть гаплотипов обеих форм хатангского муксуна произошла в пределах Таймырского п-ова (варианты гаплогрупп Р3, Nat1 и Nat2) от одного предкового варианта (Р3-1). Важно отметить, что от этого же варианта происходят гаплотипы, фиксируемые в настоящее время у сига р. Енисей, оз. Собацье (плато Путорана), муксуна рек Обь и Лена. Вари-

анты, производные от P3-1, встречаются даже в популяциях сига Европейского Севера — в бассейнах Белого и Балтийского морей (рис. 2). Вероятно, предковая форма-носитель гаплотипа P3-1 была широко распространена в водоёмах Ледовитоморского бассейна. Однако мы не утверждаем, что только эта филогенетическая линия была предковой для всех сигов (включая муксуна) этого региона: анализ сети гаплотипов позволяет предполагать наличие нескольких крупных филогенетических линий мтДНК.

Следует отметить, что симпатричное обитание и полифилетичность происхождения мало- и многотычинковой форм муксуна не позволяют относить их к разным таксонам и поднимать их статус даже до уровня подвидов, что для малотычинковой формы предлагал Кириллов (1972). Очевидно, для муксуна характерно независимое формообразование в разных водных системах, как и в случае сигов европейских водоёмов (Ostbye et al., 2005).

Таким образом, согласно данным морфологического анализа, в водоёмах бассейна р. Хатанга обитают две формы муксуна — типичная многотычинковая и малотычинковая. Выявленный низкий уровень генетической дифференциации муксуна и сига наряду с имеющимися литературными данными свидетельствует о принадлежности их к одному виду — *C. lavaretus*. В свете полученных данных представляется, что муксун является формой *C. lavaretus* с наибольшим числом жаберных тычинок среди группы сигов с нижним ртом (подрод *Coregonus* s. str.), распространённой в Сибири, морфологическое разнообразие и генетический полиморфизм которой обусловлен полифилетичным её происхождением в разных речных бассейнах. Наличие общих гаплотипов, с одной стороны, свидетельствует о дивергенции их от общего предка в пределах рассматриваемого региона; с другой — в состав каждой формы входят представители филогенетических линий, произошедших за его пределами. Отметим, что на возможность независимого происхождения муксуна разных регионов указывают и Балдина с соавторами (2008), а в работе Костицина (2011) рассматриваются палеогеографические факторы, которые могли привести к частичной изоляции и диверсификации популяций в разных бассейнах. Последующее вселение представителей разных филогенетических линий в один бассейн и даже водоём, как в случае ряпушки оз. Плещеево (Боровикова, 2017; Borovikova, Artamonova, 2018), хорошо известно для сиговых (Hudson et al., 2007).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны за помощь в сборе материала В.В. Сытину (ООО “Энергия”, пос. Хатанга), В.Д. Петрусеву (Объединенная дирекция заповедников Таймыра, Норильск), М.П. Поборскому (Пожарно-спасательная часть № 136, пос. Хатанга), Л.А. Глушенко

(Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, Красноярск) и В.П. Прокаеву (Норильск); за обсуждение рукописи и ценные замечания — А.А. Махрову (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 16-14-10001.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 248 с.
- Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. 1968. О внутривидовых формах ленского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Вестн. МГУ. № 1. С. 28–37.
- Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. 1972. Дифференциация муксуна р. Лены. 1. Морфометрическая характеристика четырех форм муксуна // Там же. № 4. С. 8–15.
- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Решетникова Ю.С. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. 2008. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК // Генетика. Т. 44. № 7. С. 896–905.
- Белых Ф.И. 1940. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 11. Рыбохозяйственное значение норильских озёр. С. 72–100.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И. 1999. Структура нерестовых стад ряпушки реки Хатанги // Матер. науч.-практ. конф. “Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири”. Красноярск: Изд-во КГПУ. С. 26–30.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И. 2003. Запасы и промысел рыб в бассейне реки Хатанга // Проблемы использования и охраны природных ресурсов. Вып. 4. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС. С. 271–274.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И. 2006. Промысел рыбы в бассейне реки Хатанга // Рыб. хоз-во. № 5. С. 61–64.
- Боровикова Е.А. 2017. Особенности генетической структуры и происхождения популяции ряпушки *Coregonus albula* озера Плещеево // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 228–233.
- Боровикова Е.А., Малина Ю.И. 2018. Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России // Сиб. экол. журн. Т. 25. № 3. С. 311–324.  
<https://doi.org/10.15372/SEJ20180304>
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2009а. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Волдозера (бассейн Балтийского моря) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 95–99.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2009б. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 1. С. 58–66.

- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2013. Систематическое положение и происхождение сигов Европы: морфо-экологический подход // Тр. КарНЦ РАН. Сер. экол. исследования. № 6. С. 105–115.
- Боровикова Е.А., Романов В.И., Никулина Ю.С. 2016. Морфологические и генетические особенности ряпушки (*Coregonidae: Coregonus* sp.) озера Собачье (плато Пutorана) // Экол. генетика. Т. 14. № 3. С. 47–55.
- Будин Ю.В., Заделёнов В.А. 2019. Морфологическая разнокачественность муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) в бассейне р. Хатанга // Матер. V Междунар. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Новосибирск: Изд-во НГАУ. С. 15–19.
- Дормидонтов А.С. 1974. Муксун р. Лены – комплекс родственных форм // Тез. докл. VI симп. “Биологические проблемы Севера”. Вып. 2. Якутск: Изд-во Якут. филиала СО АН СССР. С. 51–55.
- Ермоленко Л.Н. 1991. Генетическая дивергенция сигов рода *Coregonus* // Генетика. Т. 27. № 3. С. 515–522.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 304 с.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Китаев С.П. 2004. О сходстве морфологии, экологии, кариотипов и явлении параллелизма, дивергенции и конвергенции у сиговых и гольцов. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 60 с.
- Костицин В.Г. 2011. Популяционная структура муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) в пространстве меристических признаков // Вопр. рыболовства. Т. 12. № 2 (46). С. 306–318.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 293 с.
- Логашев М.В. 1940. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 11. Рыбохозяйственное значение норильских озёр. С. 7–71.
- Лукьянчиков Ф.В. 1962. Морфолого-биологическая характеристика сиговых рыб р. Хатанги // Изв. ВСО географ. о-ва. СССР. Т. 60. С. 81–87.
- Лукьянчиков Ф.В. 1967. Рыбы системы реки Хатанги // Тр. Краснояр. отд. СибНИРХ. Т. 9. Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. С. 11–93.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 352 с.
- Михин В.С. 1941. Рыбы и рыбный промысел реки Хатанги и Хатангского залива // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 16. Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисей, в реке Хатанге и в Анадырском лимане. С. 37–72.
- Михин В.С. 1955. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИОРХ. Т. 35. С. 35–43.
- Остроумов Н.А. 1937. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Поляр. комиссии АН СССР. Т. 30. С. 7–114.
- Подлесный А.В. 1947. Рыбные ресурсы р. Хатанги и их использование // Рыб. хоз-во. № 7. С. 31–34.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1964. Т. 16. Вып. 1. Л.: Гидрометеоздат, 826 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Романов В.И. 1999. К вопросу о популяционной структуре муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas)) водоемов Таймыра // Вестн. ТГУ. № 7 (16). С. 38–43.
- Романов В.И., Петлина А.П., Бабкина И.Б. 2012. Методы исследования пресноводных рыб Сибири. Томск: Изд-во ТомГУ, 256 с.
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37–48.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. 2011. 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. V. 25. № 3. P. 557–572.  
<https://doi.org/10.1007/s10682-010-9437-7>
- Borovikova E.A., Artamonova V.S. 2018. Morphological specificities of vendace (Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) population in Lake Pleshcheyevo (the Volga River basin): relationships of two phylogenetic lineages in a new zone of secondary contact // Org. Diver. Evol. V. 18. № 3. P. 355–366.  
<https://doi.org/10.1007/s13127-018-0375-5>
- Heinonen M. 1988. Taxonomy and genetic variation of whitefish (*Coregonus* spp.) in Lake Saimaa // Finn. Fish. Res. V. 9. P. 39–47.
- Hudson A.G., Vonlanthen P., Müller R. et al. 2007. Review: the geography of speciation and adaptive radiation in coregonines // Adv. Limnol. V. 60. Spec. Iss. P. 111–146.
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. V. 16. № 2. P. 111–120.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publ. Kottelat, Cornol, Freyhof, 646 p.
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. V. 25. № 11. P. 1451–1452.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Østbye K., Bernatchez L., Næsje T. F. et al. 2005. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. V. 14. P. 4371–4387.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02737.x>
- Politov D.V., Gordon N.Yu., Afanasiev K.I. et al. 2000. Identification of paleartic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. Fish Biol. V. 57. Suppl. A. P. 51–71.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02244.x>
- Politov D.V., Gordon N.Yu., Makhrov A.A. 2002. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian species of *Coregonus* // Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Advanc. Limnol. V. 57. P. 21–34.
- Politov D.V., Bickham J.W., Patton J.C. 2004. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. V. 41. № 1. P. 13–23.
- Sajdak S.L., Phillips R.B. 1997. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 4. P. 1494–1503.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis, version 6.0 // Mol. Biol. Evol. V. 30. P. 2725–2729.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al. 2005. DNA barcoding Australia's fish species // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Biol. Sci. V. 360B. № 1462. P. 1847–1857.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>