

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^{1, 2, *, 4}, Ю. В. Будин^{3, 4}

¹Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

²Институт биофизики Сибирского отделения РАН – ИБФ, Красноярск, Россия

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

⁴Красноярский 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 χ^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

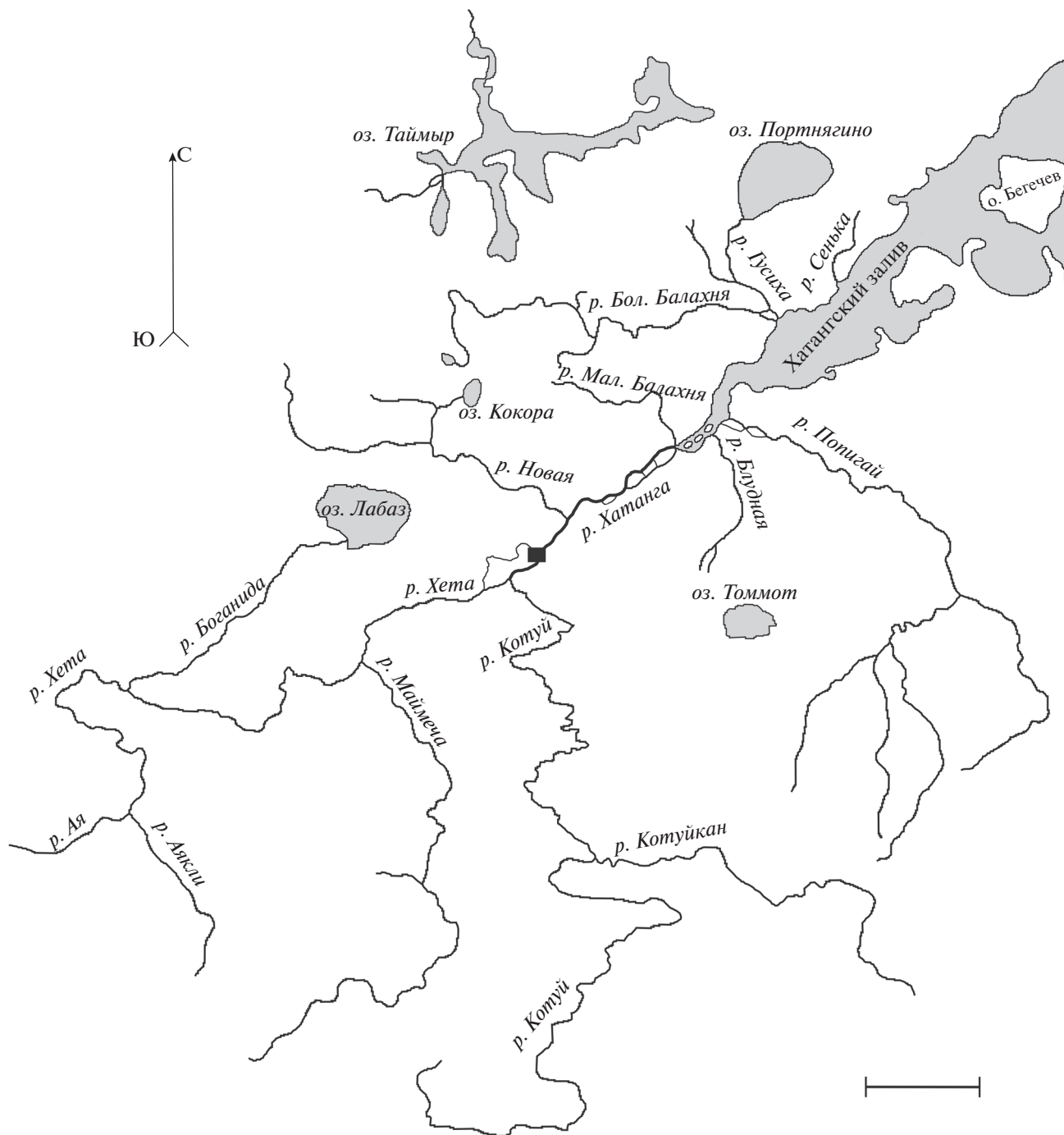


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Хатанга: (■) – место отлова муксуна *Coregonus muksun*. Масштаб: 50 км.

праймеров не удавалось. Поэтому синтез проводили с праймеров, сконструированных нами специально для выполнения данной работы. Так, вместо праймера ND1pr3Rv 5'-GCG TAT TTA TGA GGA GAT GTT-3' использовали праймер ND1-3rv-whf 5'-GCG TAT TTA TGA GGA GGA TGT T-3', а вместо праймера ND1pr4Fr 5'-ACT AGT CTC TGG GTT TAA TGT AGA A-3' – прай-

мер ND1-4fw-whf 5'-GAA СТА GTC TCT GGT TTT AAT GTA G-3'. Амплификацию участка гена *COI* осуществляли с использованием праймеров Fish-F1 и Fish-R1 (Ward et al., 2005), как описано ранее (Боровикова и др., 2016).

Для синтеза фрагмента *ITS1* рДНК использовали праймеры MD-1 (прямой), 5'-СТТ GAC TAT

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 MgCl₂ (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).

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 | $M \pm m$ | σ | <i>n</i> | lim | $M \pm m$ | σ | <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> ₁ | 3–4 | 3.75 ± 0.10 | 0.10 | 20 | 3–4 | 3.7 ± 0.10 | 0.46 | 22 | 0.16 |
| <i>D</i> ₂ | 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> ₁ | 3–4 | 3.25 ± 0.10 | 0.44 | 20 | 3–4 | 3.2 ± 0.08 | 0.39 | 22 | 0.52 |
| <i>A</i> ₂ | 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 | 3.77 |
| <i>sp.br.</i> | 55–70 | 60.4 ± 0.77 | 3.45 | 90 | 30–48 | 42.9 ± 1.07 | 5.02 | 90 | 13.30 |
| <i>vert.</i> | 60–62 | 61.1 ± 0.20 | 0.91 | 20 | 64–65 | 64.4 ± 0.10 | 0.49 | 22 | 14.20 |
| 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 | 2.83 |
| <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 | 5.18 |
| <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 | 2.66 |
| <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>ID</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 | 3.58 |
| <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 | 2.74 |
| <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 | 3.26 |
| <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 | 4.12 |
| <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 | 3.91 |
| <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 | 3.48 |
| <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 | 6.18 |
| <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 | 2.72 |

Примечание. *FL* – длина по Смитту, *SL* – стандартная длина, *W* – масса тела; *D*₁, *D*₂ – число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике; *P*, *V* – число ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках; *A*₁, *A*₂ – 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; *ID*, *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* – глазничный отдел 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, σ – 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–ПДРФ) 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.

Таблица 5. Генетическая дифференциация между популяциями муксуна *Coregonus tixwilli* и другими видами сигающих рыб (*p*-дистанция, %)

| Популяция и вид | Популяция и вид | | | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| | СМР | СМН-1 | СМН-h | CLB | CLL | CLC | CLT | CLS | CLD | CS | CA | SL |
| СМР | 0.1 ± 0.04 | | | | | | | | | | | |
| СМН-1 | 0.2 ± 0.04 | 0.3 ± 0.07 | | | | | | | | | | |
| СМН-h | 0.2 ± 0.04 | 0.3 ± 0.05 | 0.2 ± 0.05 | | | | | | | | | |
| CLB | 0.3 ± 0.08 | 0.4 ± 0.08 | 0.4 ± 0.08 | 0.4 ± 0.09 | | | | | | | | |
| CLL | 0.2 ± 0.08 | 0.3 ± 0.08 | 0.3 ± 0.08 | 0.3 ± 0.09 | 0.1 ± 0.04 | | | | | | | |
| CLC | 0.1 ± 0.06 | 0.2 ± 0.07 | 0.2 ± 0.07 | 0.3 ± 0.08 | 0.1 ± 0.05 | — | | | | | | |
| CLT | 0.4 ± 0.14 | 0.4 ± 0.13 | 0.4 ± 0.14 | 0.4 ± 0.12 | 0.5 ± 0.16 | 0.4 ± 0.16 | — | | | | | |
| CLS | 0.2 ± 0.04 | 0.2 ± 0.06 | 0.3 ± 0.05 | 0.4 ± 0.08 | 0.3 ± 0.09 | 0.2 ± 0.07 | 0.4 ± 0.12 | 0.2 ± 0.06 | | | | |
| CLD | 0.4 ± 0.12 | 0.4 ± 0.11 | 0.5 ± 0.13 | 0.5 ± 0.12 | 0.5 ± 0.16 | 0.5 ± 0.15 | 0.4 ± 0.12 | 0.4 ± 0.10 | 0.2 ± 0.06 | | | |
| CS | 1.9 ± 0.29 | 1.9 ± 0.29 | 2.0 ± 0.29 | 2.0 ± 0.29 | 2.0 ± 0.30 | 2.0 ± 0.30 | 1.9 ± 0.30 | 1.9 ± 0.29 | 1.8 ± 0.28 | — | | |
| CA | 2.3 ± 0.35 | 2.4 ± 0.35 | 2.4 ± 0.36 | 2.5 ± 0.35 | 2.5 ± 0.36 | 2.4 ± 0.37 | 2.4 ± 0.36 | 2.4 ± 0.35 | 2.3 ± 0.35 | 2.7 ± 0.37 | 0.1 ± 0.05 | |
| SL | 2.8 ± 0.36 | 2.8 ± 0.36 | 2.9 ± 0.36 | 2.9 ± 0.36 | 2.9 ± 0.37 | 2.9 ± 0.37 | 2.9 ± 0.37 | 2.8 ± 0.36 | 2.8 ± 0.36 | 3.2 ± 0.39 | 3.3 ± 0.40 | 0.1 ± 0.08 |

Примечание. СМР – муксун р. Пясины, СМН-1 – малотычинковый муксун р. Хатанга, СМН-h – малотычинковый муксун р. Хатанга, СМН-h – многотычинковый муксун р. Хатанга, СЛВ – сиг *C. lavaretus* Балтийского моря (номера NCBI КР123652, КР123653, КР123658, КР123662), CLL – сиг оз. Ладозское (КХ010455, МG251341), CLC – сиг оз. Чудское (МG251330), СЛТ – сиг, море Лаптёвых, Тикси (MN047157); CLS – сиг оз. Собачье (плато Путорана), CLD – сиг оз. Доронг (Забайкалье), CS – сибирская ряпушка *C. sardinella* (КГ267305), CA – арктический омуль *C. autumnalis* (КJ767526, КJ767527), SL – нельма *Stenodus leucichthys* (КХ151784); по диагонали – внутрипопуляционные/внутривидовые средние значения и их ошибки, под диагональю – между популяциями/видами; “—” – значение не может быть рассчитано, поскольку группа образована одной последовательно-стью.

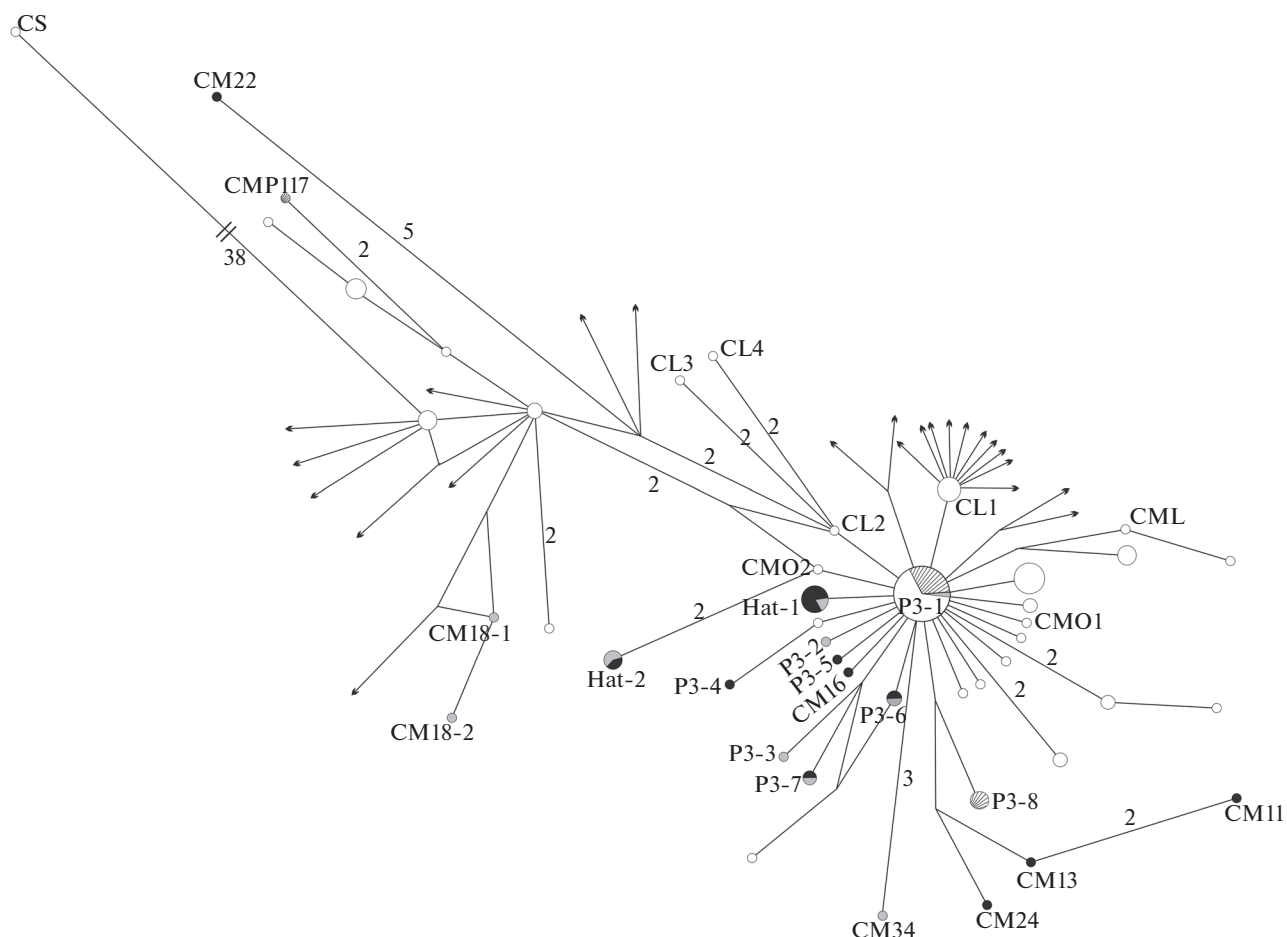


Рис. 2. Сеть гаплотипов *NDI*-фрагмента митохондриальной ДНК муксуна *Coregonus muksun*: (■) – многотычинковая форма р. Хатанга, (▣) – малотычинковая форма р. Хатанга, (▨) – р. Пясины, (□) – муксун и сиг *C. lavaretus* водоёмов Европы и Сибири. При построении сети использованы последовательности из GenBank 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, неправомерно: 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. Пясины. 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 явления 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 bar-coding 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>