

УДК 575.17:597.553.2

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС И ПРОИСХОЖДЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ СИГОВ ВИДА *Coregonus lavaretus* (L.) ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ

© 2017 г. Н. А. Бочкарёв¹, *, Е. И. Зуйкова¹, Д. В. Политов², **

¹Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск 630092

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991

*e-mail: nikson2@ngs.ru

**e-mail: dmitri.p17@gmail.com

Поступила в редакцию 23.09.2016 г.

Окончательный вариант получен 19.12.2016 г.

Молекулярно-генетический анализ некоторых экологических форм сигов комплекса *Coregonus lavaretus* (L.) sensu lato из различных водоемов Сибири выявил высокую степень дискретности между ними. На основании анализа белок-кодирующего гена *ND1* митохондриальной ДНК показано, что описанные ранее экологические формы сиг-востряк (*C. anaulorum*), енисейский речной сиг, или сиг Исаченко (*C. fluviatilis*), и ряпушковидный сиг из оз. Баунт – хорошие биологические виды. При этом каждая экологическая форма представлена несколькими филогенетическими линиями, одна из которых является видоспецифичной. Остальные линии характеризуются митохондриальной ДНК другого вида сигов, как правило самого распространенного в каждом конкретном регионе. На основании результатов генетического анализа показано, что формирование современных экологических форм сибирских пыжьяновидных сигов сопровождалось естественной интрогрессивной гибридизацией. Высказано предположение, что большинство современных видов пыжьяновидных сигов произошли в результате сетчатой эволюции.

Ключевые слова: *Coregonus lavaretus* (L.) sensu lato, сиг-востряк, сиг Исаченко, баунтовский ряпушковидный сиг, экологические формы, Сибирь, р. Анадырь, вторичная интерградация.

DOI: 10.7868/S0016675817080033

Сиги комплекса *Coregonus lavaretus* (L.) sensu lato (Teleostei: Salmoniformes: Coregonidae) из водоемов Евразии представлены большим числом экологических форм/видов, находящихся на разных уровнях дифференциации. Среди этих форм, статус большинства из которых активно обсуждается, обнаруживаются как морфологически и генетически дифференцированные формы/подвиды/виды, так и формы/популяции, находящиеся на начальной стадии дивергенции [1–8]. Большинство отечественных ихтиологов в своих выводах о таксономической принадлежности тех или иных форм/видов так называемых “пыжьяновидных” сигов, т.е. представителей северо-европейско-сибирского подвида, до сих пор следуют традиционным, сформированным в прошлом веке взглядам. Согласно этим взглядам в бассейнах сибирских рек обитает только сиг-пыжьян, *C. lavaretus pidschian* (Gmelin), характеризующийся высоким фенотипическим разнообразием [4]. В начале нового тысячелетия с помощью молекулярно-генетических методов на основе изменчивости аллозимных локусов и фрагментов мито-

хондриальной ДНК (мтДНК) был подтвержден видовой статус некоторых видов рода *Coregonus*, а именно: чира *C. nasus*, тугуна *C. tugun*, арктического омуля *C. autumnalis*, уссурийского сига *C. ussuriensis*, байкальского омуля *C. migratorius* [7, 9–12]. В то же время было обнаружено, что по мтДНК общий филогенетический кластер формируют такие “хорошие” виды, как муксун *C. muksun* и сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* [7, 13]. Также слабо дифференцированы по мтДНК и аллозимам популяции пеляди *C. peled*, европейской ряпушки *C. albula* и сибирской ряпушки *C. sardinella* [14]. Кроме того, обнаружено, что, несмотря на существенные морфологические различия, генетическая дифференциация между большинством экологических форм симпатрических пыжьяновидных сигов отсутствует или слабо выражена [7, 14–16].

Для объяснения процесса формообразования и наличия в природе многочисленных экологических форм были предложены две альтернативные гипотезы. Согласно первому сценарию, большинство экологических форм пыжьяновидных

сигов сформировались симпатрично в каждом отдельно взятом водоеме [4, 17, 18]. Согласно второй гипотезе, большая часть экологических форм возникла в результате встречного вселения в водоемы аллопатрически сформированных популяций/форм/видов сигов (сохранившихся в рефугиумах после одного из последних оледенений) и последующей гибридизации между ними [16, 18–23].

Согласно консервативным оценкам, основанным на традиционном анализе морфологических данных, род *Coregonus* в водоемах Евразии представлен 12 видами [4], три из них описаны в водоемах Европы: сиг обыкновенный, европейская ряпушка и ирландский поллан, *C. pollan*. Считается, что остальные обитают в водоемах Сибири и Дальнего Востока – сибирская ряпушка, пелядь, арктический и байкальский омуль, тугун, чир, муксун, уссурийский сиг и сиг-хадары *C. chadary* [4]. Кроме этих общепризнанных в качестве самостоятельных видов, некоторые авторы описывают ряд экологических форм настоящих сигов [20, 24, 25].

Несмотря на противоречия между специалистами-ихтиологами относительно современной систематики сиговых рыб, большинство из них признают наличие спорных моментов, касающихся происхождения и состава видовых комплексов у ряпушек и настоящих сигов. Проблема осложняется трансгрессией морфологических признаков и наличием множества морфологически переходных форм [13, 22, 26]. Исследования изменчивости мтДНК в различных популяциях сигов комплекса *C. lavaretus* помогли снять некоторые разногласия о происхождении и таксономическом статусе слабо дифференцированных экологических форм. Изучение полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (RFLP) мтДНК в популяции сига-востряка из бассейна р. Анадырь позволило выявить у него три дивергентные линии. Две из них соответствуют местному пыжьяновидному сику (сиг-горбун), а третья принадлежит сику-востряку [13, 27]. Несмотря на внешнее морфологическое сходство енисейского речного сига (сиг Исаченко) и сибирского сига (сиг-пыжьян), исследование изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК подтвердило высокую степень дифференциации между ними [7, 26]. Изучение популяции ряпушковидного сига, известного как *C. sardinella baunti* (не путать со среднететичинковым сигом из оз. Капылюши *C. baunti*), показало, что он является не менее древним, чем остальные эволюционные линии сиговых рыб. В составе этого вида также были обнаружены две дивергентные митохондриальные гаплогруппы, одна из которых является видоспецифичной, а другая близка к линии местного пыжьяновидного сига [7, 16, 28].

Случаи идентичности мтДНК у близкородственных, но морфологически дифференцированных видов животных уже описывались в современной литературе [29–32]. Эти результаты свидетельствуют о широкой распространенности гибридизации с последующим замещением мтДНК у малочисленных периферийных видов (или популяций, проходящих через “бутылочное горлышко”) на мтДНК вида, наиболее распространенного в данном регионе. По всей видимости, такой сценарий формообразования характерен для большого числа видов водных животных [30, 33].

Цель настоящего исследования – выявление филогенетических связей между некоторыми экологическими формами сигов комплекса *Coregonus lavaretus* на основе анализа изменчивости митохондриального гена, кодирующего субъединицу I NADH-дегидрогеназы (*ND1*). В качестве объектов исследования выбраны формы сигов со спорным таксономическим статусом: сиг-востряк, енисейский речной (сиг Исаченко) и ряпушковидный сиг из оз. Баунт.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для молекулярно-генетического анализа использовали 25 выборки различных популяций/форм/видов сигов семейства Coregonidae. Сиг-валек (*Prosopium cylindraceum*) и нельма (*Stenodus leucichthys nelma*) были использованы в качестве внешней группы (табл. 1). Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96%-ным этанолом печени сигов фенольно-хлороформным методом [34] и хранили при 4°C. Амплификацию фрагмента гена *ND1* мтДНК с фланкирующими участками гена *16S* и транспортных РНК проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием внешних праймеров LGL381 и LGL563 и четырех пар внутренних праймеров в реакционной смеси объемом 20 мкл и согласно протоколу, описанному ранее [15]. Продукты ПЦР очищали с помощью набора реактивов “БИОСИЛИКА” (Новосибирск, Россия) и секвенировали по прямому и обратному праймерам на автоматическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems) в ЦКП “Геномика” СО РАН (Новосибирск, Россия, <http://sequest.niboch.nsc.ru>), используя Big Dye терминатор (Applied Biosystems). Последовательности сначала выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и затем редактировали вручную. Длина полученных последовательностей мтДНК составила 1929 нуклеотидных оснований. В настоящей работе использовали только кодирующий ген *ND1* длиной 975 пн. Полученные последовательности мтДНК депонированы в международную базу данных GenBank. Были использованы также опубликованные ранее последовательности (табл. 1).

Таблица 1. Вид/форма, место сбора, координаты, коды различных форм/видов сегов рода *Coregonus*

№ п/п	Река, озеро	Вид/форма	Коды	Широта	Долгота	Номера последовательностей в базе данных GenBank
1	р. Енисей	<i>C. autumnalis</i>	OmEn	66°29' N	87°15' E	KJ767526, взят из GenBank
2	р. Енисей, р. Обь	<i>C. peled</i> , <i>C. sardinella</i>	PIEn, PIOb, REn, PIHn	66°29' N	87°15' E	JN629025–JN629028
	Хантайское озеро	<i>C. peled</i>		68°24' N	91°32' E	KX151778, KX151779
	р. Пенжина	<i>C. subautumnalis</i>	<i>C. sub.</i>	62°45' N	165°52' E	KX151781, взят из GenBank
3	р. Лена	<i>C. tugun</i>	TgBuot	61°14' N	128°36' E	KX151786–KX151789
4	р. Анадырь	Оригинальные <i>C. anaulorum</i>	CAn	64°90' N	176°02' E	KX151812, KX151815, KX151819, KY273484
5	р. Анадырь	Морфологически <i>C. anaulorum</i>	CAn	64°90' N	176°02' E	KX151812–KX151819, KY273484
		Сиг-горбун <i>C. l. pidschian</i>	CAn	64°90' N	176°02' E	KX151820–KX151822
6	оз. Капылюши	<i>C. baunti</i>	Cbaunt	54°49' N	112°17' E	KC339252–KC339255, взяты из GenBank
7	оз. Байкал	<i>C. migratorius</i>	OB	52°33' N	106°20' E	JX402036–JX402039, взяты из GenBank
8	р. Буря, Хованда	<i>C. ussuriensis</i>	CUss, CUssH	50°08' N	130°06' E	JX402030–402032, KX431969, KX431970, KY273485–KY273488
	р. Онон	<i>C. chadary</i>	CHdr	50°07' N	113°54' E	JX402030–JX402035, взяты из GenBank
9	С. Америка, Temiscouata Lake	<i>C. clupeaformis</i>	CC	47°40' N	68°50' W	JQ661486, JQ390060, JQ661487, взяты из GenBank
10	р. Енисей	<i>C. fluviatilis</i>	CIIs	66°35' N	90°09' E	KX151807
	р. Баргузин	<i>C. fluviatilis</i>	CIIsBar	53°38' N	109°54' E	KX151804–KX151806
11	р. Обь	<i>C. nasus</i>	ChSob	66°19' N	66°03' E	KX151790
12	р. Енисей	<i>C. nasus</i>	ChEn	71°80' N	82°97' E	KX151791
13	р. Индигирка	<i>C. nasus</i>	ChIn	71°26' N	149°45' E	KX151792, KX151793
14	оз. Каракуль	<i>C. l. pidschian</i>	CKr	52°10' N	88°30' E	HM538401, взят из GenBank
15	оз. Кадыш	<i>C. l. pidschian</i>	CKd	52°30' N	97°00' E	HM538417, взят из GenBank
16	оз. Б. Токо	<i>C. l. pidschian</i>	Ctokko	52°10' N	88°30' E	KM013415–KM013116
17	р. Марха	<i>C. l. pidschian</i>	Cmarha	52°30' N	97°00' E	KM013405–KM013409
18	оз. Телецкое	<i>C. l. pidschian</i>	CT	51°59' N	87°65' E	KX171168, KX171169, взяты из GenBank
19	р. Обь	<i>C. muksun</i>	MO	67°08' N	72°13' E	KX151801–KX151803
20	р. Лена	<i>C. muksun</i>	ML	71°68' N	127°27' E	KX151794, KX151795
21	р. Енисей	<i>C. muksun</i>	ME	71°80' N	82°97' E	KX151796
22	р. Индигирка	<i>C. muksun</i>	MI	71°26' N	149°45' E	KX151798–KX151800
23	р. Обь	<i>S. l. nelma</i>	<i>Stenodus</i>	62°05' N	77°03' E	KX151782–KX151784
24	р. Анадырь	<i>S. l. nelma</i>	<i>Stenodus</i>	—	—	KX151785
25	—	<i>P. cylindraceum</i>	<i>Prosopium</i>	—	—	NC020764, взят из GenBank

Для анализа генетического полиморфизма различных форм/видов сигов вычисляли следующие параметры: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (H_d), нуклеотидное разнообразие (π), среднее число нуклеотидных различий (k). Расчеты выполнялись в программе DnaSP v. 5.10 [35]. Выбор моделей нуклеотидных замен, лучшим образом описывающих эволюцию изучаемых последовательностей, выполнен с помощью программы MEGA v. 5.2 [36]. Наилучшей моделью оказалась двухпараметрическая модель Кимуры с гамма-распределением (параметр $\alpha = 0.5$) [37]. Данную модель использовали при реконструкции филогенетических отношений между изучаемыми формами/видами сигов с помощью методов ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA v. 5.2. Генетические дистанции также оценивали согласно двухпараметрической модели Кимуры. Достоверность филогенетических реконструкций оценивали с помощью бутстрэп-теста при 1000 репликаций [38]. Дополнительно был реализован Байесовский анализ в программе MrBayes v. 3.2 [39], в котором использовалась эволюционная модель GTR (lset nst=6 rates=invgamma) для 1000000 генераций при частоте записи параметров 100.

Для оценки генеалогических связей между гаплотипами предполагаемых форм/видов сигов была построена медианная сеть. Из анализа исключили валька, нельму, арктического омуля и большую часть пыжьяновидных сигов. Реализация медианной сети выполнена в программе Network v. 4.5 с помощью алгоритма медианного связывания (Median-Joining) [40].

В настоящей статье употребляется термин “пыжьяновидные” сиги. К ним мы относим различные по степени дифференциации формы/популяции/виды *Coregonus lavaretus* (L.) sensu lato, в том числе формы, которые в настоящее время не имеют собственного наименования. В эту же группу мы включаем формы/виды сигов, имеющих “пыжьяновую” мтДНК. Данный обезличенный термин используется в связи со слабой изученностью видового состава настоящих сигов и в связи с очевидной ошибочностью распространения названия *C. lavaretus pidschian* на все формы/популяции/виды сигов из водоемов Сибири. Поскольку термин “речной сиг” употребляется во множестве источников как экологическая характеристика популяций, для обозначения енисейского речного сига *C. fluviatilis* в настоящей статье мы использовали русское название “сиг Исаченко”, которое не предусматривает двоякого толкования.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость митохондриальной ДНК

Практически все исследованные нами виды сигов характеризовались высокими значениями гаплотипического (H_d) и нуклеотидного (π) разнообразия. Исключение составила внешняя группа гаплотипов арктического омуля, для которого эти показатели имеют низкие значения. Данный факт, скорее всего, объясняется малым объемом выборки. Наиболее высокие значения гаплотипического разнообразия были обнаружены у чира, пеляди/ряпушки и тугуна. Оригинальная часть популяции сига-вострыка характеризовалась средними значениями нуклеотидного разнообразия. Сиг Исаченко имеет более низкое разнообразие, чем сиг-вострык (вся изучаемая выборка). Наибольшее среднее число нуклеотидных различий (k) обнаружено у чира, пеляди/ряпушки и тугуна. Популяция сига-вострыка характеризуется средним числом нуклеотидных различий, а сиг Исаченко — низким. В оригинальной части популяции ряпушковидного сига из оз. Баунт зарегистрированы более высокие значения показателей генетического полиморфизма, чем в популяциях сига-вострыка и сига Исаченко, но более низкие, чем в популяциях чира, тугуна и ряпушкового комплекса *C. peled* + *C. sardinella* + *C. subautumnalis* (табл. 2).

Филогенетические взаимоотношения

Реконструкция филогенетических отношений между исследованными представителями сиговых рыб позволила выявить 11 примерно равноценных кластеров. В этой схеме род *Stenodus* занимает базальное положение на всех дистантных деревьях (рис. 1). По всей видимости, из всех рассмотренных видов нельма является древнейшим представителем сиговых рыб, что не противоречит ранее предложенным схемам [4, 41]. Образцы сига-валька как внешней группы расположены в основании всей схемы и значительно удалены от образцов нельмы. Нельма образует отдельный, хорошо поддержанный кластер. Все остальные кластеры, сформированные исследуемыми экологическими формами/видами сигов, не имеют статистически значимой поддержки в узлах ветвления (а, б). Сами кластеры во всех случаях имеют высокую поддержку. Первый кластер объединяет гаплотипы арктического омуля из нижнего течения р. Енисей; второй — гаплотипы сибирской ряпушки из р. Енисей и пеляди из рек Обь, Енисей и Хантайского озера. Третий кластер сформирован гаплотипами тугуна из р. Лена, а четвертый — оригинальной частью гаплотипов сига-вострыка из р. Анадырь. Пятый кластер (последовательности из базы данных GenBank) состоит из гаплотипов пыжьяновидных сигов, обитающих в водое-

Таблица 2. Полиморфизм последовательностей гена *ND1* мтДНК у различных видов сиговых рыб из некоторых водоемов Сибири

Виды	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>H_d</i>	π	<i>k</i>
1. <i>C. autumnalis</i>	2	0	1	0.0000	0.0000	0.0000
2. <i>C. peled</i> + <i>C. sardinella</i> + <i>C. subautumnalis</i>	8	29	8	1.0000	0.0090	8.8210
3. <i>C. tugun</i>	5	20	4	0.9000	0.0095	9.2000
4. <i>C. anaulorum</i> (все)	4	5	3	0.8333	0.0031	3.0000
5. Ряпушковидный сиг (оз. Баунт)	5	12	4	1.0000	0.0051	5.0000
6. <i>C. migratorius</i>	4	3	4	1.0000	0.0017	1.6667
7. <i>C. ussuriensis</i> + <i>C. chadary</i>	14	22	13	0.9890	0.0050	7.8352
8. <i>C. clupeaformis</i>	10	3	3	0.7111	0.0013	1.2444
9. <i>C. fluviatilis</i>	7	7	4	0.8095	0.0024	2.3809
10. <i>C. nasus</i>	4	22	4	1.0000	0.0120	11.6667
11. <i>C. l. pidschian</i>	29	28	20	0.9606	0.0047	4.6667

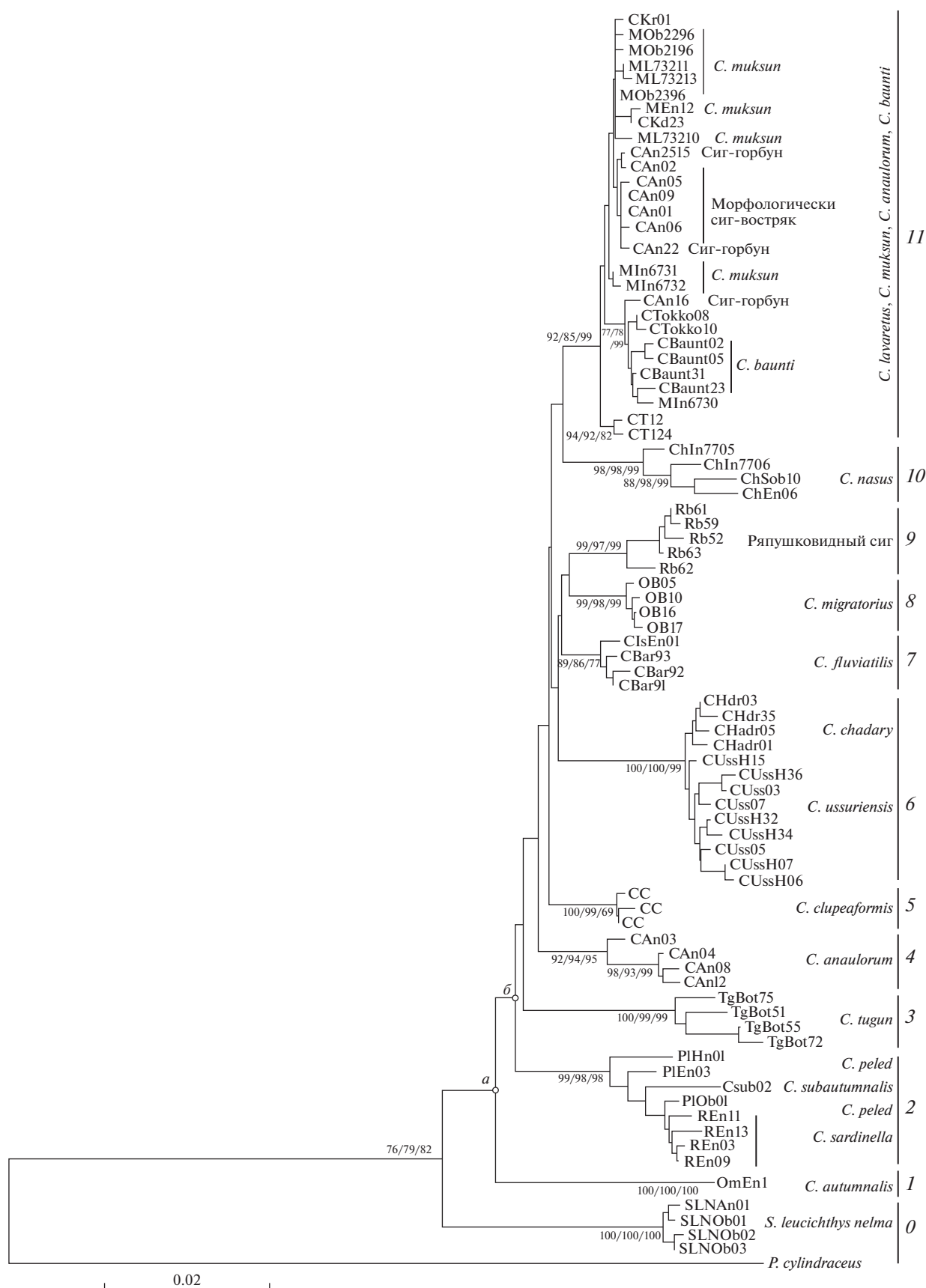
Примечание. *n* — число образцов, *S* — число полиморфных (сегрегирующих) сайтов, *h* — число гаплотипов, *H_d* — гаплотипическое разнообразие, π — нуклеотидное разнообразие, *k* — среднее число нуклеотидных различий (на сайт).

мах Северной Америки [42]. Шестой кластер включает гаплотипы уссурийского сига и сига-хадары из бассейна р. Амур. Седьмой кластер состоит из гаплотипов сига Исаченко из рек Баргузин и Енисей. В восьмом кластере находятся гаплотипы байкальского омуля. Девятый кластер включает в себя оригинальные гаплотипы ряпушковидного сига из оз. Баунт. Филогенетическую линию ряпушковидного сига из этого озера с мтДНК сига-пыжьяна в анализ не включали. Полный филогенетический анализ этого вида эндемичных сигов из оз. Баунт выполнен ранее [16]. В десятом кластере находятся гаплотипы чира из рек Обь, Енисей и Индигирка. Одиннадцатый кластер содержит в своем составе две гаплогруппы пыжьяновидных сигов с достаточно высокой степенью поддержки. В этом же кластере находятся и образцы сига-вострыка, сига-горбуна из бассейна р. Анадырь и баунтовского среднететчинского сига (*C. baunti*). По всему кластеру равномерно распределены гаплотипы муксуна из рек Обь, Енисей, Лена, Индигирка.

Анализ медианной сети гаплотипов, построенной на основе нуклеотидных последовательностей гена *ND1* мтДНК, показал, что все анализируемые экологические формы/виды сигов распределились в четыре гаплогруппы соответственно изучаемому видовому разнообразию (рис. 2). Гаплотипы сига Исаченко (I) в данной медиан-

ной сети занимают центральное положение. Остальные гаплогруппы равноудалены от этой центральной группы гаплотипов. Вторая гаплогруппа (II) принадлежит оригинальной ветви баунтовских ряпушковидных сигов. В третьей гаплогруппе находятся гаплотипы сига-вострыка с мтДНК сига-пыжьяна, сига-горбуна из р. Анадырь и пыжьяновидных сигов из бассейна р. Лена. Гаплогруппа III состоит по крайней мере из двух звездообразных структур с центральными гаплотипами H_15 и H_20, представляющими собой предковые гаплотипы. Звездообразная структура медианных сетей позволяет говорить о недавнем прохождении популяций этих сигов через “бутылочное горлышко” (либо о недавней экспансии популяций). Гаплотипы сигов из р. Анадырь в гаплогруппе III представлены двумя отдельными линиями, которые также образовали звездообразную структуру (H_20) и обособленную линию (сиг-горбун, H_25, 26). В целом гаплогруппа III характеризуется сложной структурой гаплотипической сети, наличием нескольких звездообразных структур различной степени развития и коротких альтернативных связей, которые возникают в результате обратных или параллельных мутаций. Такая структура свидетельствует о достаточно длительной эволюции объединенных в нее популяций сигов в изменчивых условиях при частых изменениях численности и/или

Рис. 1. ML-дерево филогенетических отношений сиговых рыб рода *Coregonus*, построенное на основе нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *ND1*, поддержки ветвей соответствуют NJ/ML/MrB анализам. 0 — внешняя группа (сиг-валек и нельма); 1 — арктический омуль; 2 — ряпушка, пелядь, пенжинский омуль; 3 — тугун; 4 — видоспецифичные гаплотипы сига-вострыка; 5 — сельдевидный сиг; 6 — уссурийский сиг, сиг-хадары; 7 — сиг Исаченко; 8 — байкальский омуль; 9 — видоспецифичные гаплотипы баунтовского ряпушковидного сига; 10 — чир; 11 — пыжьяновидные сиги (муксун, баунтовский сиг и сиг-горбун, часть гаплотипов сига-вострыка, “сиг-пыжьян”); а, б — узлы с неразрешенной последовательностью ветвления.



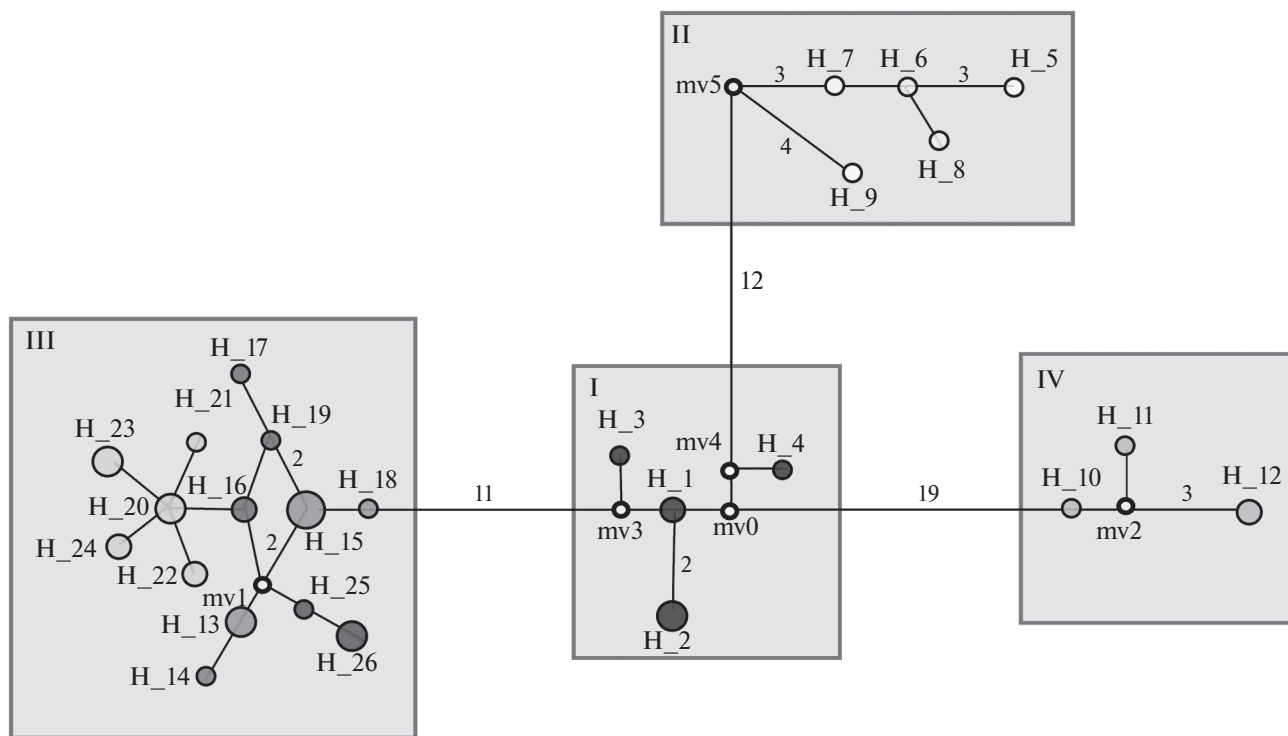


Рис. 2. Медианные сети гаплотипов. I группа – сиг Исаченко (H_1–4); II группа – ряпушковидный сиг оз. Баунт (H_5–9); III группа – пыжьяновидные сиги из оз. Токко и р. Марха (H_13–19), сиг-горбун из р. Анадырь (H_25, 26), морфологически сиг-востряк (H_20–24); IV группа – сиг-востряк (H_10–12); mv – вымершие или не обнаруженные гаплотипы. Цифры над линиями показывают число замен в последовательности, их отсутствие означает одну замену.

при наличии нескольких смежных рефугиумов, существовавших в разное время. Вернее всего, полученные результаты свидетельствуют о неоднократном проникновении сига-пыжьяна в бассейн р. Анадырь.

При сравнении выборок обнаружилось, что генетические дистанции на основе двухпараметрической модели Кимуры между родами *Prosopium*, *Stenodus* и *Coregonus* варьируют от 0.047 до 0.178. Значения межвидовых генетических расстояний внутри рода *Coregonus* изменяются от 0.0140 до 0.061 (табл. 3). Наибольшие различия обнаружены при сравнении популяций арктического омуля и тугуна (0.061), а наименьшие – при сравнении популяций байкальского омуля и сига Исаченко (0.014). Генетические дистанции между сигом-пыжьяном и другими видами сигов варьируют от 0.018 (при сравнении с американским сельдевидным сигом) до 0.042 (при сравнении с арктическим омулем). Значения генетических дистанций при попарном сравнении популяций сига-востряка с остальными группами сигов изменяются от 0.023 (при сравнении с сигом Исаченко) до 0.039 (с арктическим омулем). Генетические различия между сигом Исаченко и остальной группой видов сигов изменяются от 0.014 (при сравнении его с байкальским омулем) до 0.040 (при сравнении с тугуном).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты настоящей работы в целом не противоречат наиболее распространенным взглядам систематиков на общую структуру рода *Coregonus* [4, 41–43]. Исследованные нами экологические формы представляются нам равноудаленными как друг от друга, так и от остальных видов сигов. Все популяции/виды характеризуются примерно одинаковым уровнем генетического полиморфизма. Наибольшие генетические дистанции обнаружены при сравнении популяции сига-валька с другими формами/видами сигов. Генетические дистанции между нельмой и остальными видами значительно ниже, чем генетические дистанции между парой нельма–сиг-валек, что подтверждает достаточно близкие отношения нельмы и других видов рода *Coregonus*. Однако значительные морфологические отличия выделяют этот вид из всего многообразия сигов.

Спор о таксономическом статусе сига-востряка возник достаточно давно. В своих работах Ю.С. Решетников понизил его до уровня экологической формы или популяции [3, 4]. Данное решение было аргументировано близким числом жаберных тычинок и схожей экологией двух симпатрических экологических форм из р. Анадырь

Таблица 3. Попарные значения генетических дистанций между различными видами сигов рода *Coregonus*

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. <i>P. cylindraceus</i>												
2. <i>S. l. nelma</i>	0.172											
3. <i>C. autumnalis</i>	0.178	0.060										
4. <i>C. migratorius</i>	0.171	0.048	0.042									
5. <i>C. tugun</i>	0.172	0.063	0.061	0.038								
6. <i>C. peled</i>	0.168	0.059	0.050	0.036	0.046							
7. Ряпушковидный сиг	0.169	0.054	0.043	0.022	0.041	0.037						
8. <i>C. nasus</i>	0.166	0.062	0.047	0.031	0.048	0.039	0.030					
9. <i>C. anaulorum</i>	0.160	0.062	0.047	0.029	0.040	0.039	0.033	0.035				
10. <i>C. ussuriensis</i>	0.167	0.061	0.053	0.027	0.044	0.047	0.034	0.04	0.035			
11. <i>C. clupeaformis</i>	0.169	0.054	0.038	0.020	0.035	0.032	0.022	0.026	0.027	0.028		
12. <i>C. l. pidschian</i>	0.167	0.051	0.042	0.020	0.039	0.034	0.024	0.026	0.029	0.029	0.018	
13. <i>C. fluviatilis</i>	0.161	0.047	0.039	0.014	0.040	0.034	0.020	0.027	0.023	0.025	0.019	0.016

Примечание. В группу *C. peled* входят гаплотипы пеляди, сибирской ряпушки и пенжинского омуля; в группу *C. ussuriensis* — гаплотипы уссурийского сига и сига-хадары; в группу *C. clupeaformis* — все обнаруженные в GenBank гаплотипы сигов из Северной Америки, в нее же входят два гаплотипа сигов, отмеченных в GenBank как *C. autumnalis* (KP452507, NC027277), однако группирующихся с образцами американских сигов.

[4]. И.А. Черешнев и соавт. [44] при изучении этих форм обнаружили, что сиг-горбун и сиг-востряк хорошо различаются по морфологическим признакам, экологии и являются уникальными группами сигов в водоемах Евразии. Авторы полагали, что значительные морфологические и экологические различия между симпатрическими сигами из р. Анадырь свидетельствуют о репродуктивной изоляции между ними. Мы полагаем, что результаты нашего исследования подкрепляют аргументацию И.А. Черешнева, и сиг-востряк является видом, возникшим одновременно с большинством видов пыжьяновидных сигов рода *Coregonus*.

Анализ изменчивости гена *ND1* мтДНК показал, что сиг Исаченко [45] является достаточно древним представителем сиговых рыб. Недавняя связь бассейна оз. Байкал и р. Лена считается общепризнанной [7], тем не менее до настоящего времени в бассейне р. Лена сиг Исаченко обнаружен не был. Примечательно, что байкальские эндемики, обычные в бассейне р. Енисей, в бассейне р. Лена почти не встречаются [7]. Если принять во внимание большое число прободенных чешуй в боковой линии и сходство мтДНК у байкальского омуля и сига Исаченко, то вероятность происхождения сига Исаченко в системе оз. Байкал представляется нам довольно высокой. Вероятнее всего, сиг Исаченко конспецифичен байкальскому озерно-речному сигу [7, 14], что подтверждается и морфологическим, и генетическим сходством.

До недавнего времени ряпушковидный сиг из оз. Баунт считался подвидом сибирской ряпушки

и в некоторых источниках обозначался как *C. sardinella baunti*. Однако исследование мтДНК этого ряпушковидного сига показало, что он относится к байкальской группе сигов и находится ближе к пыжьяновидным сигам, чем к настоящим ряпушкам (рис. 1). Очевидно, что ряпушковидный сиг из оз. Баунт представляет собой новый вид, требующий морфологического описания согласно Кодексу зоологической номенклатуры. Понижение таксономического статуса сига Исаченко на основе общих положений о политипическом виде Ю.С. Решетников обосновывает отсутствием между ним и сигом-пыжьяном хиатуса по числу жаберных тычинок [3, 4]. Однако между симпатрическими сигами всегда обнаруживаются достоверные различия по большинству пластических признаков [7, 28, 46, 47]. На основании полученных данных мы полагаем, что сиг Исаченко является полноценным видом рода *Coregonus* и наравне с ряпушковидным сигом близок к байкальской группе сигов, хотя это и не поддерживается значениями бутстрэпа соответствующих узлов ветвления.

Остается открытым вопрос о происхождении исследованных узкоареальных видов. Поскольку вид *C. anaulorum* представлен двумя генетически дивергировавшими группами гаплотипов, близкими к сигу-пыжьяну, следует предположить, что за всю историю своего существования сиг-востряк неоднократно подвергался гибридизации с пыжьяновидными сигами из соседних регионов. Связь его с американской группой сигов нами не обнаружена. На филогенетической схеме гаплотипов сельдевидных сигов (*C. clupeaformis*) из Се-

верной Америки формирует отдельный, не связанный с сигом-востряком, хорошо поддержанный кластер. Однако в результате более тщательного исследования североамериканских популяций сегов могут обнаружиться новые формы/виды, близкие к сигу-востряку.

Происхождение ряпушковидного сига, по всей видимости, также тесно связано с Байкальской рифтовой зоной, а оз. Баунт представляет собой последний рефугиум для этого вида. Вероятно, до последнего ледникового периода баунтовский ряпушковидный сиг имел более широкий ареал, а редко встречающиеся в настоящее время в Южной Сибири популяции среднетычинковых сегов представляют, возможно, следы прежнего распространения. Низкое число чешуй в боковой линии у этой уникальной формы, по всей видимости, является результатом гибридизации с малочешуйчатыми пыжьяновидными сегоми из бассейна р. Лена. Видовой статус сига-востряка, сига Исаченко и ряпушковидного баунтовского сига подтверждается результатами анализа генов *ND1* и цитохрома *b* мтДНК [7, 26].

Таким образом, полученные данные демонстрируют сложную видовую структуру комплекса пыжьяновидных сегов. Анализ изменчивости гена *ND1* мтДНК в популяциях узкоареальных экологических форм сегов выявил их полифилетическое происхождение. Кроме того, полученные результаты не подтверждают гипотезы о политипичности вида *Coregonus lavaretus* (L.) sensu lato в водоемах Сибири. Анализ изменчивости митохондриальной ДНК популяций и экологических форм показывает, что комплекс *Coregonus lavaretus* (L.) sensu lato состоит из множества структурных единиц различного, в том числе и видового, уровня. На основании вышесказанного мы полагаем, что теория сетчатого видообразования более точно объясняет многообразие форм и видов пыжьяновидных сегов.

Авторы выражают благодарность В.А. Заделёнову, В.К. Зинченко, Д.Р. Балдановой за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-01708, частичной поддержке гранта РФФИ № 14-04-00926 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 22 “Эволюция органического мира и планетарных процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
2. Калашиников Ю.Е. Рыбы бассейна р. Витим. Новосибирск: Наука, 1978. 190 с.
3. Решетников Ю.С., Слугин И.В., Мамонтова Т.Г. О симпатрических популяциях сига р. Анадырь // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 113–136.
4. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
5. Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1987. 295 с.
6. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 1. С. 47–60.
7. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.В. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 246 с.
8. Østbye K., Næsje T.F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // J. Evol. Biol. 2004. doi 10.1111/j.1420-9101.2004.00844.x.44
9. Polotov D.V., Gordon N.Yu., Afanasiev K.I. et al. Identification of Palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. Fish Biol. 2000. V. 57. P. 51–71.
10. Polotov D.V., Gordon N.Yu., Makhrov A.A. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian species of *Coregonus* // Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Adv. Limnol. 2002. V. 57. P. 21–34.
11. Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. The phylogenetic relationships of Lake Baikal coregonines as revealed by mitochondrial DNA d-loop analysis // Proc. Intern. Conf.: Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, 2000. V. 5(2). P. 199–201.
12. Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), as revealed by sequence analysis of the mtDNA cytochrome *b* gen and control region // Adv. Limnol. 2002. V. 57. P. 97–106.
13. Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК // Генетика. 2008. Т. 44. № 7. С. 896–905.
14. Baldina S.N., Gordon N.Yu., Polotov D.V. Genetic relationships of the Ussuri cisco, *Coregonus ussuriensis* Berg, 1906, in view of mtDNA data // Arch. Hydrobiol. Adv. Limnol. 2007. V. 60. P. 81–87.
15. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei rivers // Evol. Ecol. 2011. V. 25. P. 557–572. doi 10.1007/s10682-010-9437-7
16. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A. et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Adv. Limnol. 2013. V. 64. P. 257–277. doi 10.1127/1612-166X/2013/0064-0025
17. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сегов (*Coregonus*, Corego-

- nidae, Osteichthy) Европы. Генетический подход // Успехи соврем. биологии. 2009. Т. 129. № 1. С. 58–66.
18. Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F. et al. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 4371–4387. doi 10.1111/j.1365-294X.2005.02737.x
 19. Мамонтов А.М. Ледниковые периоды и формообразования у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири // Вопросы ресурсосведения, ресурсоиспользования, экологии и охраны. Ч. 5. Якутск: Якутский гос. ун-т, 2000. С. 127–146.
 20. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 8. С. 950–958.
 21. Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 3983–4001.
 22. Sendek D.S., Ivanov E.V., Khodulov V.V. et al. Genetic differentiation of coregonid populations in Subarctic areas // Adv. Limnol. 2013. V. 64. P. 223–246. doi 10.1127/1612-166X/2013/0064-0014
 23. Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф. и др. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменного // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. 2016. № 4(157). С. 42–53.
 24. Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 197 с.
 25. Голубцов А.С., Малков Н.П. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2007. 164 с.
 26. Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. Molecular phylogeography of lake Baikal coregonid fishes // Adv. Limnol. 2012. V. 63. P. 261–283.
 27. Политов В.Д., Балдина С.Н., Гордон Н.Ю. Молекулярное маркирование генетических ресурсов сиговых рыб Сибири // Рыбоводство и рыбное хоз-во. 2008. № 8. С. 33–35.
 28. Скрябин А.Г. Биология байкальских сигов. М.: Наука, 1969. 112 с.
 29. Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Фокин М.В. и др. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевками (Rodentia, Cricetidae) // ДАН. 2009. Т. 425. № 3. С. 415–418.
 30. Картавцев Ю.Ф. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии // Успехи соврем. биологии. 2013. Т. 133. № 5. С. 419–451.
 31. Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J. et al. Phylogeography of two european newt species – discordance between mtDNA and morphology // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 2475–2491.
 32. Hailer F., Kutschera V.E., Hallstrom B.M. et al. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear // Science. 2012. V. 336(6079). P. 344–347. doi 10.1126/science.1216424
 33. Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н. Сиговые рыбы: Новый механизм репродуктивной изоляции // Журн. общей биологии. 2000. Т. 61. № 4. С. 393–399.
 34. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 2344 p.
 35. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
 36. Tamura K., Peterson D., Stecher G. et al. MEGA5: Phylogenetic and molecular evolutionary analyses were conducted using MEGA version 5 // Mol. Biol. Evol. 2011. V. 28. P. 2731–2739.
 37. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. V. 16. P. 111–120.
 38. Saitou N., Nei M. The Neighbor-Joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. V. 4. P. 6–25.
 39. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
 40. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
 41. Бодали П.А., Вуоринен Д.А., Решетников Ю.С. и др. Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 2. С. 195–203.
 42. Jacobsen M.W., Hansen M.M., Orlando L. et al. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Mol. Ecol. 2012. V. 21(11). P. 2727–2742. doi 10.1111/j.1365-294X.2012.05561.x
 43. Bodaly R.A., Vuorinen J., Ward R.D. et al. Genetic comparisons of New and Old World coregonid fishes // J. Fish Biol. 1991. V. 38. P. 31–51.
 44. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна / Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. и др. Владивосток: Дальнаука, 2001. 336 с.
 45. Исаченко В.Л. Новый вид сига из бассейна р. Енисей // Тр. Сиб. ихтиологической лаборатории. 1925. Т. II. Вып. 2. 18 с.
 46. Крогиус Ф.В. Материалы по систематике и биологии сига оз. Байкал // Тр. Байкальской лимнол. ст. АН СССР. 1933. Т. 5. С. 5–154.
 47. Шапошникова Г.Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 5(88). С. 749–767.

Taxonomical Status and Origin of Some Ecological Forms of Whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) from Water Bodies of Siberia

N. A. Bochkarev^{a,*}, E. I. Zuykova^a, D. V. Politov^{b,**}

^a*Institute of Systematics and Ecology of Animal, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630092 Russia*

^b*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

*e-mail: nikson2@ngs.ru

**e-mail: dmitri.p17@gmail.com

A genetic analysis of some ecological forms belonging to the *Coregonus lavaretus* (L.) complex from different water bodies of Siberia was performed. As a result, a high degree of the differentiation between them has been revealed. The analysis of variation of the protein coding gene ND1 of mitochondrial DNA showed that the described earlier as ecological forms *C. anaulorum*, *C. fluviatilis* and *cisco*-like whitefish from Baunt Lake are good species. At the same time, mtDNA of each ecological forms consists of several phylogenetic lineages, one of which is species-specific. As a rule, other lineages have mtDNA haplogroups of the whitefishes, which are widespread in the region. It was shown that the formation of the ecological forms of the Siberian *pidschian*-like whitefishes have been followed by the introgressive hybridization. We suggested that most of modern *pidschian*-like whitefishes have originated as a result of the reticulate evolution. English translation of the paper published in Russian Journal of Genetics, 2017, Vol. 53, No. 8, is available ONLINE by subscription from: <http://www.springer.com/>, <http://link.springer.com/journal/11177>

Keywords: *Coregonus lavaretus* (L.), *C. anaulorum*, *C. fluviatilis*, *cisco*-like whitefish, Baunt Lake, ecological forms, secondary intergradations, Siberia, the Anadyr River.