

СИГ-ПЫЖЬЯН (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) р. АНАБАР: МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

© 2018 г. Н. А. Бочкарев^{1, *}, Л. А. Пестрякова², Е. С. Захаров³,
В. И. Романов⁴, В. В. Соколов⁵, Д. В. Политов⁵

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

²Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск 677000

³Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения
Российской академии наук, Якутск 677980

⁴Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск 634050

⁵Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991

*e-mail: ih@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 25.09.2017 г.

Представлены данные по морфологии, биологии и генетике двух экологических форм/видов пыжьяновидных сегов рода *Coregonus*, соответствующих описаниям восточно-сибирского сига, *C. lavaretus pidschian* natio *brachymystax*, и ледниково-равнинного сига, *C. lavaretus pidschian* natio *glacialis*, из р. Анабар Ледовито-морского бассейна (Северо-Запад Республики Саха-Якутия, Россия). По меристическим признакам различий между экологическими формами не обнаружено, однако сиги различаются по пластическим признакам и занимают разные экологические ниши. Показано, что по структуре гена *ND1* мтДНК восточносибирские сиги незначительно отличаются от сегов из притоков Нижней Оби и Телецкого озера (Верхняя Обь) и, вероятно, имеют с ними общее происхождение. Ледниково-равнинные сиги из р. Анабар имеют общее происхождение с сигами из водоемов п-ва Таймыр и представляют собой обширный комплекс филогенетических линий, форм/видов.

Ключевые слова: Сибирь, Якутия, р. Анабар, сиг, *Coregonus lavaretus*, симпатрия, экологическая форма, вторичная интерградация.

DOI: 10.1134/S0016675818090047

Сиговые рыбы (Teleostei: Salmoniformes: Coregonidae) являются доминирующими формами/видами ихтиоценозов пресноводных субарктических экосистем. Многочисленные представители комплекса *Coregonus lavaretus* sensu lato распространены в Палеарктике от альпийских озер до Берингии. Благодаря высокой морфоэкологической пластичности, богатству аллопатрических и симпатрических форм и популяций неясного статуса они являются модельной группой в таксономических, филогенетических и микроэволюционных исследованиях [1–5]. В результате долговременных исследований в пределах Евразии по различным данным было описано от шести до 44 подвигов/видов настоящих сегов [6–8]. Столь значительные разночтения, на наш взгляд, связаны в первую очередь с разной трактовкой авторов понятия “экологическая форма”.

Молекулярно-генетические исследования показали, что, несмотря на существенные морфологические различия, наблюдаемые между экологическими формами/видами симпатрических сегов

из водоемов Южной Сибири, они, как правило, имеют общие или слабо дивергировавшие гаплотипы мтДНК. И наоборот, несмотря на близкие морфологические характеристики, речные симпатрические сиги часто имеют высокое разнообразие мтДНК [9–16].

Согласно Л.С. Бергу [4], в р. Анабар, как и в других реках Якутии на восток до р. Лена, распространен описанный ранее из р. Енисей в качестве отдельного вида *Coregonus polcur* Smitt полиморфный экотип сига-пыжьяна — восточно-сибирский сиг, *C. l. pidschian* natio *brachymystax* Smitt. Несколько позже Ф.Н. Кириллов [17] описал ледниково-равнинного сига *C. l. pidschian* natio *glacialis* Kirillov из водоемов Якутии и показал, что эти экологические формы характеризуются заметными морфологическими различиями и тяготеют к различным биотопам. Восточно-сибирский сиг обитает в реках, в большинстве бассейнов по всему течению (от верхнего течения до нижнего). Ледниково-равнинный — в озерах и в приустьевых участках рек, впадающих в море, а

также встречается в некоторых морских заливах. В нижнем течении рек эти две формы обитают симпатрично и ведут себя как биологические виды [18]. Тем не менее, в ряде публикаций конца XX—начала XXI в. они сведены до уровня экологической формы и не имеют собственного таксономического статуса [7, 19].

Целью данного исследования является сравнительный морфогенетический анализ пыжьяновидных сигов из водоемов п-ва Таймыр и Северо-Западной Якутии, что позволит в дальнейшем определить степень различия симпатрических сигов из р. Анабар, выявить родственные связи и возможные пути миграций сигов в данном регионе в постледниковый период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика района работ. Река Анабар впадает в море Лаптевых. Ее исток находится в северо-западной части Якутии, на Анабарском плато, на высоте около 700 м над уровнем моря. Длина реки составляет 939 км (включая р. Большая Куонамка), площадь бассейна 104461 км [20]. Наиболее крупными притоками р. Анабар являются реки Малая Куонамка, Харабыл, Эбелях, Удья, Жилинда, Уэле и Суолема [21]. С востока и юга водораздел р. Анабар граничит с водоразделом р. Оленёк. С запада р. Анабар ограничивается бассейном р. Попигай, которая впадает в Хатангский залив. Верхнее течение р. Анабар каменистое, с небольшими перекатами и обширными плесами. Среднее и нижнее течение реки более спокойное, и река имеет песчаное русло. В устье хорошо заметен прилив, действие которого охватывает значительную часть нижнего течения реки. Ихтиофауна р. Анабар включает в себя 27 видов рыб. Из сиговых рыб (согласно представлению их по систематике Ю.С. Решетникова) встречаются: пыжьяновидный сиг *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin, муксун *C. muksun* (Pallas), чир *C. nasus* Pallas, арктический омуль *C. autumnalis* Pallas, пелядь *C. peled* (Gmelin), ряпушка *C. sardinella* Valenciennes, тугун *C. tugun* (Pallas), нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) Gldenstdt [17, 22].

Сбор материала и морфологический анализ. Лов сигов в р. Анабар производили ставными сетями и закидным неводом в период с 10 июля по 10 августа 2014 г. в трех точках (рис. 1). Первая точка находилась в истоке р. Анабар, в месте слияния рек Большая и Малая Куонамка (70°46' с.ш.; 113°19' в.д.). Вторая располагалась ниже по течению р. Анабар, недалеко от устья р. Удья (71°45' с.ш.; 114°10' в.д.) и третья — на 10 км выше устья р. Суолема (73°01' с.ш.; 113°33' в.д.). Определение форм сигов проводили согласно описанию Ф.Н. Кириллова [17]. Всего было отловлено и проанализировано 60 экз. восточно-сибирского и 45 экз. ледниково-равнинного сигов. В точках 1 и

2 встречались только восточно-сибирские сиги, в точке 3 были отмечены обе формы, но преобладали ледниково-равнинные (рис. 2). Сразу после отлова рыб проводили их взвешивание, сбор чешуи, подсчет числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге и прободенных чешуй в боковой линии, фиксацию ткани для генетического анализа. Морфологический анализ выполняли на основе цифровых фотографий согласно описанной ранее методике [23]. Измерение рыб проводили в лаборатории согласно стандартной схеме Правдина [24] в программе AxioVision 3.1 (Carl Zeiss Vision GmbH). Для морфологического анализа использовали 57 экз. восточно-сибирских (длина по Смитту 219–357 мм) и 22 экз. ледниково-равнинных (длиной 263–465 мм) половозрелых сигов, для которых оценивали 31 пластический и 2 меристических признака (число прободенных чешуй в боковой линии // и число жаберных тычинок на первой жаберной дуге *sp. br.*).

Межгрупповая морфологическая изменчивость сигов оценивалась по обычному набору пластических признаков с использованием метода главных компонент [10, 11, 23]. Поскольку в случае аллометрического роста форма тела зависит от размера, то перед проведением многомерного анализа все морфометрические данные были скорректированы с учетом размеров особей [25, 26]. Полученные в процессе анализа главные компоненты являются линейными комбинациями исходных признаков и ортогональны друг другу [27]. Оценку достоверности различий между двумя выборками проводили с помощью многомерного дисперсионного анализа MANOVA [28]. Для обработки цифрового материала использовали статистический пакет STATISTICA 5.0 (StatSoft, США).

Определение возраста рыб, питание. Возраст рыб определяли по чешуе [29, 30]. Для этого чешую фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Canon Power Shot G7 под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss Stemi 2000-C. Далее цифровое изображение чешуи обрабатывали в графическом редакторе Adobe Photoshop CS и подсчитывали годовые кольца. Для анализа возраста и темпа роста использовано 60 экз. восточно-сибирских и 45 экз. ледниково-равнинных сигов. Достоверность различий между средними арифметическими одних и тех же возрастных групп обеих экологических форм оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Для выявления особенностей питания сигов из р. Анабар желудочно-кишечные тракты фиксировали в 10%-ном растворе формальдегида. Всего было вскрыто по 12 желудков у рыб каждой экологической формы. Содержимое желудков сортировали по таксономическим группам, определяли процентное соотношение жертв в каждой группе [31].

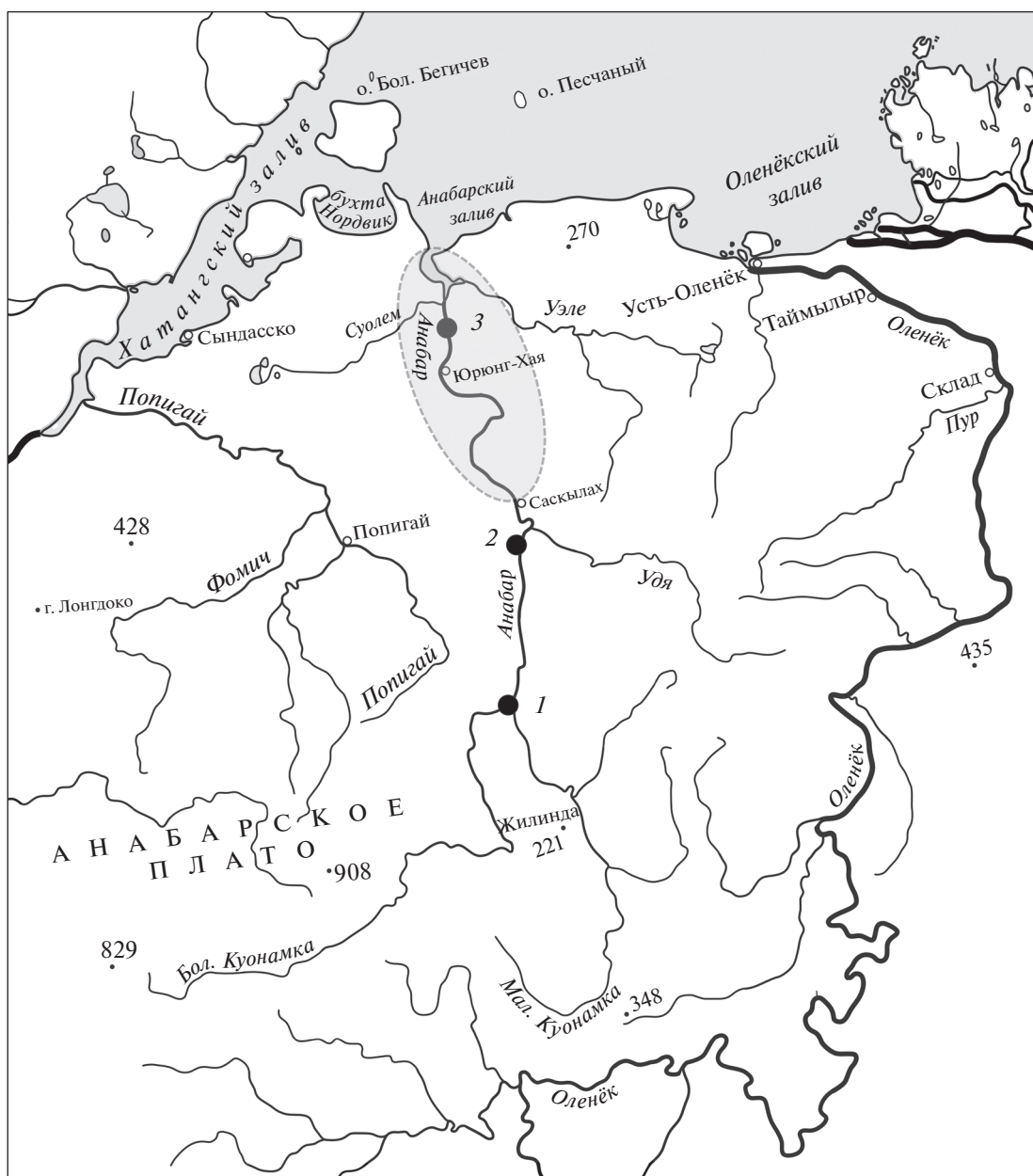


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Анабар. 1, 2, 3 – места лова рыб. Овал – места встречаемости ледниково-равнинного сига.

Изменчивость гена *ND1* митохондриальной ДНК. Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96%-ным этанолом печени сигов фенольно-хлороформным методом [32]. Выделенную ДНК хранили при 4°C. Нами проведен анализ изменчивости гена *ND1* митохондриальной ДНК, амплифицированного в полимеразной цепной реакции с использованием собственных разработанных внешних праймеров 5'GGCCTAAGCCCTTTTCTCA 3' Forward и 5'GAGGGGACTTGAACCCSTAT 3' Reverse. Амплификацию фрагмента проводили в реакцион-

ной смеси объемом 20 мкл [12]. В результате амплификации фрагмента гена *ND1* мтДНК были получены последовательности длиной в 1091 пн. ПЦР продукты очищали с помощью набора реактивов “БИОСИЛИКА” (Новосибирск, Россия) и секвенировали в обоих направлениях на автоматическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems, Inc., США) в ЦКП “Геномика” СО РАН (Новосибирск, Россия, <http://sequenst.niboch.nsc.ru>), используя BigDye терминатор (Applied Biosystems). Затем нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью алгоритма

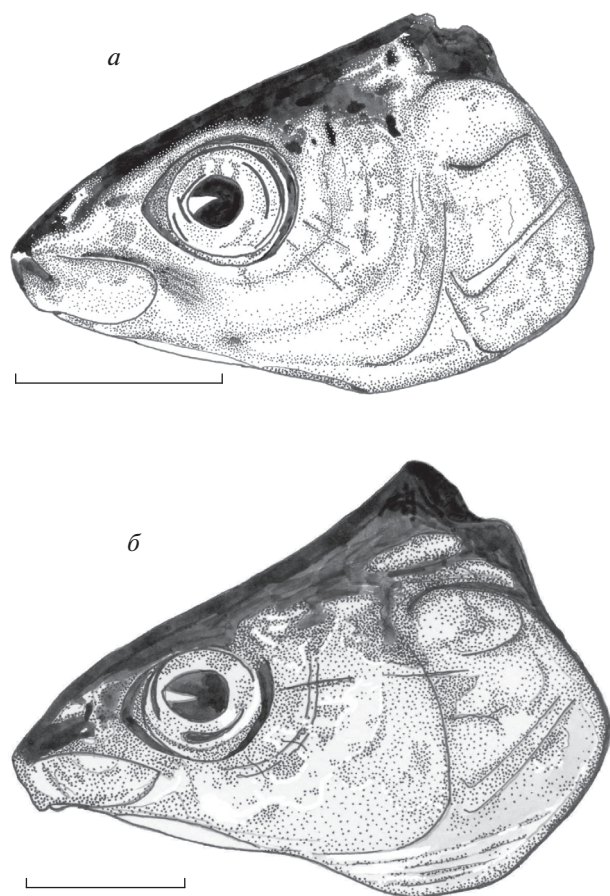


Рис. 2. Головы речного пыжьяновидного сига р. Анабар (а) и ледниково-равнинного сига из р. Сулема бассейна р. Анабар (б). Масштаб 1 см (рисунок Н.А. Бочкарева).

ClustalW и редактировали вручную. Полученные последовательности были депонированы в базу данных GenBank (номера приведены в табл. 1). Для анализа полиморфизма полученных в результате нашего исследования нуклеотидных последовательностей вычисляли следующие параметры: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (H_d), нуклеотидное разнообразие (π), среднее число нуклеотидных различий (k). Все расчеты выполнялись в программе DnaSP v. 5.10 [33]. В генетический анализ, кроме сигов из р. Анабар, были включены выборки сигов из оз. Хантайское, р. Курейка (бассейн р. Енисей), р. Захарова Рассоха (бассейн р. Хатанга) и выборки сигов из притоков Нижней Оби. Кроме того, в анализ были введены самые распространенные гаплотипы сигов из Телецкого озера (табл. 1). Для оценки генетических связей между гаплотипами предполагаемых форм/видов сигов была построена медианная сеть в программе Network v.4.5 с помощью алгоритма медианного связывания (Median-Joining) [34].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологический анализ

Согласно результатам анализа меристических признаков, различия между двумя формами сигов не обнаружены. Число прободенных чешуй в боковой линии у восточно-сибирского сига (82.14 ± 0.44) несколько больше, чем у ледниково-равнинного (80.97 ± 0.58). Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у них примерно одинаковое 19.11 ± 0.18 и 19.67 ± 0.30 . В обоих случаях различия недостоверны. По пластическим признакам ординация особей сигов р. Анабар с помощью метода главных компонент показала, что “облака” распределения для двух выборок перекрываются незначительно (рис. 3). Основной положительный и отрицательный вклад в первую главную компоненту внесли признаки пропорций тела (CC , aA , aV , aD , aP , DC , VC). Ледниково-равнинный сиг имеет относительно более высокое тело и хвостовой стебель (H , h), чем восточно-сибирский сиг, и относительно меньшую голову (C) и, соответственно, более низкие значения промеров головы. Эта экологическая форма характеризуется относительно более длинными, чем у восточно-сибирского сига, спинным и анальным плавниками (ID , IA). Зона перекрывания состоит из четырех экземпляров ледниково-равнинных сигов и шести экземпляров восточно-сибирских сигов, что составляет 13% от объема всей выборки. Анализ распределения по отдельным признакам не выявил hiatus между формами/видами сигов. Тем не менее визуальное определение форм/видов сигов хорошо совпадает с результатом статистического анализа. Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) по пластическим признакам показал, что все выборки хорошо дифференцированы (Wilk's $\Lambda = 0.2558$, $F = 4.65$, $df1 = 30$, $df2 = 48$) и достоверно отличаются друг от друга ($P < 0.001$). Уровень значимости с учетом поправки Бонферрони (Bonferroni corrected) был также высоким (Pillai trace = 0.7442, $F = 52.49$, $df1 = 62$, $df2 = 358$, $P < 0.001$).

Экологическая характеристика симпатрических форм сигов

Восточно-сибирский сиг обитает в русле реки повсеместно: от верхнего течения до Анабарской губы, в основном на песчаных и галечных отмелях русла реки. Наиболее крупные скопления рыб отмечены вблизи устьев рек и ручьев. По опросным данным нерестовой миграции у восточно-сибирского сига не отмечено. По всей видимости, этот сиг нерестится вблизи нагульных участков. Ледниково-равнинный сиг в среднем и верхнем течении реки в летнее время не встречается, он обычен от пос. Юрюнг-Хая до залива. В нижнем течении реки, где наблюдаются значи-

Таблица 1. Виды/формы/популяции сигов, места взятия выборок, водный бассейн и номера последовательностей в GenBank

№ п.п.	Форма/вид	Места взятия проб	Бассейн	Число рыб	Номера в GenBank
1	<i>C. l. pidschian</i> natio <i>brachymystax</i>	р. Анабар	р. Анабар	19	KU948937–KU948950
2	<i>C. l. pidschian</i> natio <i>glacialis</i>	р. Анабар	р. Анабар	18	KU948951–KU948962
3	<i>C. l. pidschian</i>	оз. Хантайское	р. Енисей	4	KU948967–KU948970
4	<i>C. l. pidschian</i>	р. Захарова Рассоха	р. Хатанга	5	KU948963–KU948966
5	<i>C. l. pidschian</i>	р. Курейка	р. Енисей	7	KU948985–KU948988
6	<i>C. l. pidschian</i>	р. Н. Тунгуска	р. Енисей	1	KU948984
7	<i>C. l. pidschian</i>	р. Сосьва	р. Обь, нижнее течение	4	KU948971, KU948972
8	<i>C. l. pidschian</i>	р. Сосьва	р. Обь, нижнее течение	4	KU948973, KU948974
9	<i>C. l. pidschian</i>	оз. Ворчато	р. Обь, нижнее течение	5	KU948978, KU948979
10	<i>C. l. pidschian</i>	р. Войкар	р. Обь, нижнее течение	4	KU948976, KU948977
11	<i>C. l. pidschian</i>	оз. Лангтибейто	Обская губа	4	KU948980–KU948983
12	<i>C. l. pidschian</i>	р. Таз	Обская губа	2	KU948975
13	<i>C. l. pidschian</i> + <i>C. l. pravdinellus</i>	Телецкое озеро	р. Обь, верхнее течение	15	HM535618, HM535621

тельные приливные и отливные течения, обе формы сигов встречаются одновременно, хотя численность восточно-сибирского сига здесь значительно ниже, чем ледниково-равнинного. Для сигов, обитающих в приливно-отливной зоне, местные жители отмечают нерестовую миграцию. В период нереста рыбы поднимаются вверх по р. Анабар до села Саскылах. Согласно полученным данным, популяция восточно-сибирского пыжьяновидного сига из р. Анабар представлена, по крайней мере, десятью возрастными группами

и характеризуется достаточно низкой скоростью линейного роста. Ледниково-равнинный сиг растет несколько интенсивнее восточно-сибирского сига, и у этой формы зарегистрировано 11 возрастных групп (рис. 4). Различия в скорости роста между двумя экологическими формами сигов достоверны ($P \leq 0.01$).

Все желудки сигов из верхнего и среднего течения реки имели среднее наполнение (2, 3). В нижнем течении реки наполненность желудков у обеих форм сигов была несколько выше (3, 4). Осно-

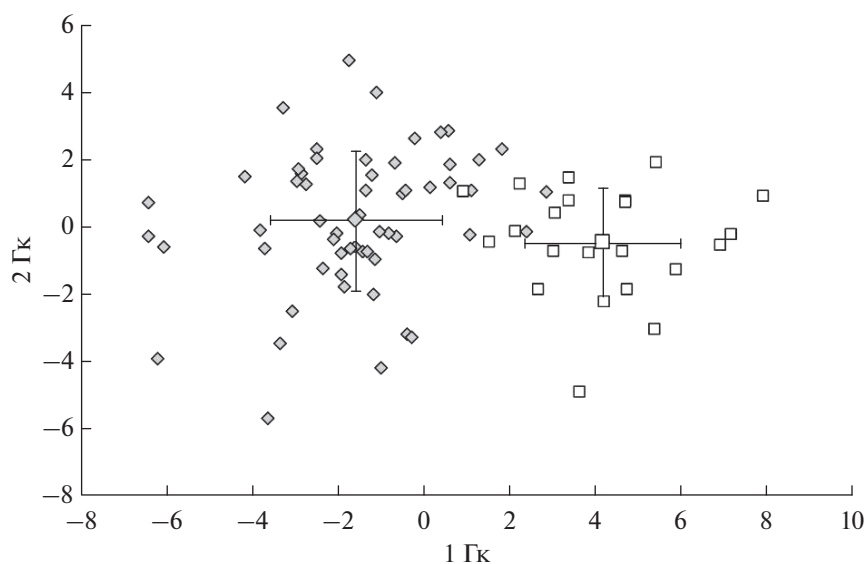


Рис. 3. Ординация двух симпатрических форм пыжьяновидных сигов из р. Анабар по пластическим признакам в пространстве первой и второй главных компонент: ромбы — восточно-сибирский сиг, квадраты — ледниково-равнинный сиг. $\pm$ среднеквадратическое отклонение. Длина собственного вектора равна 1.

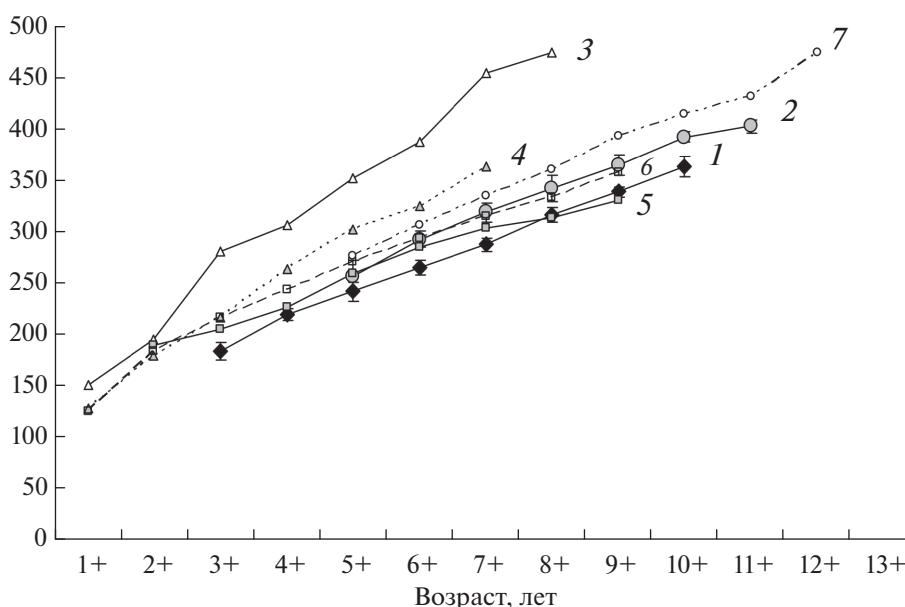


Рис. 4. Скорость линейного роста восточно-сибирского и ледниково-равнинного сига из различных бассейнов рек Якутии. 1 – восточно-сибирский сиг р. Анабар, 2 – ледниково-равнинный сиг р. Анабар, 3 – восточно-сибирский сиг р. Верхний Вилюй, 4 – восточно-сибирский сиг р. Нижний Вилюй, 5 – восточно-сибирский сиг р. Индигирка, 6 – восточно-сибирский сиг р. Колыма, 7 – ледниково-равнинный сиг р. Хрома (1, 2 – собственные данные. 3–7 по: Кириллов, 1972 [17]).

ву питания восточно-сибирского сига в р. Анабар в течение лета составляли брюхоногие (Gastropoda) и двустворчатые (Bivalvia) моллюски (74.4%), меньшую долю составляли гаммарусы *Gammarus* sp. (Amphipoda) (14.6%), морские тараканы *Saduria entomon* (Isopoda) (5.7%) и молодь рыб (5.3%). В питании ледниково-равнинного сига преобладали изоподы (64.7%), отмечены брюхоногие и двустворчатые моллюски (20.3%) и гаммарусы (15.0%). В устье р. Анабар структура питания обеих форм сига была идентична.

Изменчивость митохондриальной ДНК

Гаплотипы сига р. Анабар были разделены на две группы согласно принадлежности их к различным экологическим формам/видам. В первую группу вошла выборка восточно-сибирских сига, во вторую – ледниково-равнинных. Кроме сига р. Анабар выделены еще три группы, включающие гаплотипы сига водоемов п-ва Таймыр (группа 3), нижнего течения р. Обь (группа 4) и Телецкого озера (группа 5). Число исследованных особей в группах изменялось от 15 (Телецкое озеро) до 22 (бассейн нижнего течения р. Обь). Число гаплотипов в них варьировало от 12 до 14 (табл. 2). Все исследованные популяции характеризовались высоким гаплотипическим разнообразием, при этом наиболее высокие значения нуклеотидного разнообразия наблюдались в обеих популяциях сига р. Анабар, минимальные – у сига из

нижнего течения р. Обь (4). Наибольшее среднее число нуклеотидных различий отмечено также у сига р. Анабар (табл. 2).

Филогенетические взаимоотношения

Реконструкция филогенетических взаимоотношений между популяциями сига р. Анабар показала, что их можно разделить на две гаплогруппы: гаплогруппа I, куда вошли в основном гаплотипы восточно-сибирских сига, и гаплогруппа II, куда вошли главным образом ледниково-равнинные сига (рис. 5). В составе медианной сети сформировались звездообразные структуры с несколькими центральными гаплотипами: mv1, mv2, H_2, H_21. Восточно-сибирским сига (в основном) соответствуют две удаленные друг от друга (7–8 замен) достаточно компактные структуры с центральными гаплотипами mv1 и H_2, соответственно. Ледниково-равнинные сига структурированы слабее. Звездообразная структура H_21 с гипотетическим гаплотипом mv3 и примыкающими гаплотипами H_15, H_19, и H_23 полностью сформирована ледниково-равнинными сига. Вероятнее всего, структура H_21, так же как H_23, представляет собой остаток предковой мтДНК ранее широко распространенных филогенетических линий, большая часть которой в результате интрогрессивной гибридизации оказалась утерянной. В составе структуры гипотетического гаплотипа mv2 встречаются гап-

Таблица 2. Полиморфизм последовательностей гена *ND1* мтДНК в выборках пыжьяновидных сигов некоторых водоемов Сибирской Арктики

Популяция	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>H_d</i>	π	<i>k</i>
1. Анабар <i>C.l. p. natio brachymystax</i>	20	20	13	0.953	0.00562	5.478
2. Анабар <i>C. l. p. natio glacialis</i>	17	22	14	0.971	0.00495	4.823
3. Таймыр и р. Енисей	17	17	12	0.919	0.00415	4.044
4. р. Обь (нижнее течение)	22	20	13	0.922	0.00382	3.727
5. р. Обь (Телецкое озеро)	15	—	—	—	—	—

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). 1 — восточно-сибирский сиг р. Анабар, 2 — ледниково-равнинный сиг р. Анабар, 3 — Таймыр: р. Захарьева Рассоха, бассейн р. Хатанга, оз. Хантайское (бассейн р. Енисей), р. Курейка (бассейн р. Енисей), 4 — басс. р. Обь и Обской губы (гаплотипы сигов из рек С. Сосьва, Сось, Войкар, оз. Варчатто, р. Таз, оз. Лангтибейто (п-ов Ямал), 5 — телецкий сиг *C. smitti*.

лотипы как ледниково-равнинных, так и восточно-сибирских сигов.

Введение в анализ гаплотипов сигов из водоемов п-ва Таймыр, Нижней Оби и двух самых распространенных гаплотипов из Телецкого озера значительно усложнило медианную сеть. Все популяции оказались сильно перемешаны. Тем не менее, эту медианную сеть тоже можно разделить на две гаплогруппы (рис. 6). В составе гаплогруппы I сохранилась смешанная по составу звездчатая структура восточно-сибирских сигов

(H₂). К ней через одну замену примыкает новая (относительно рис. 5) звездчатая структура с центральным гаплотипом (H₃₇), представляющая сигов из Телецкого озера. В ее состав вошли гаплотипы сигов из Телецкого озера (H₄₈), часть гаплотипов сигов из Нижней Оби и водоемов п-ва Таймыр (H₃₁, 33, 34). Во вторую гаплогруппу (II) вошла часть гаплотипов сигов из рек Нижней Оби, сформировавшая вторую звездчатую структуру с центральным гаплотипом H₃₈, напрямую связанную с центральным гаплотипом

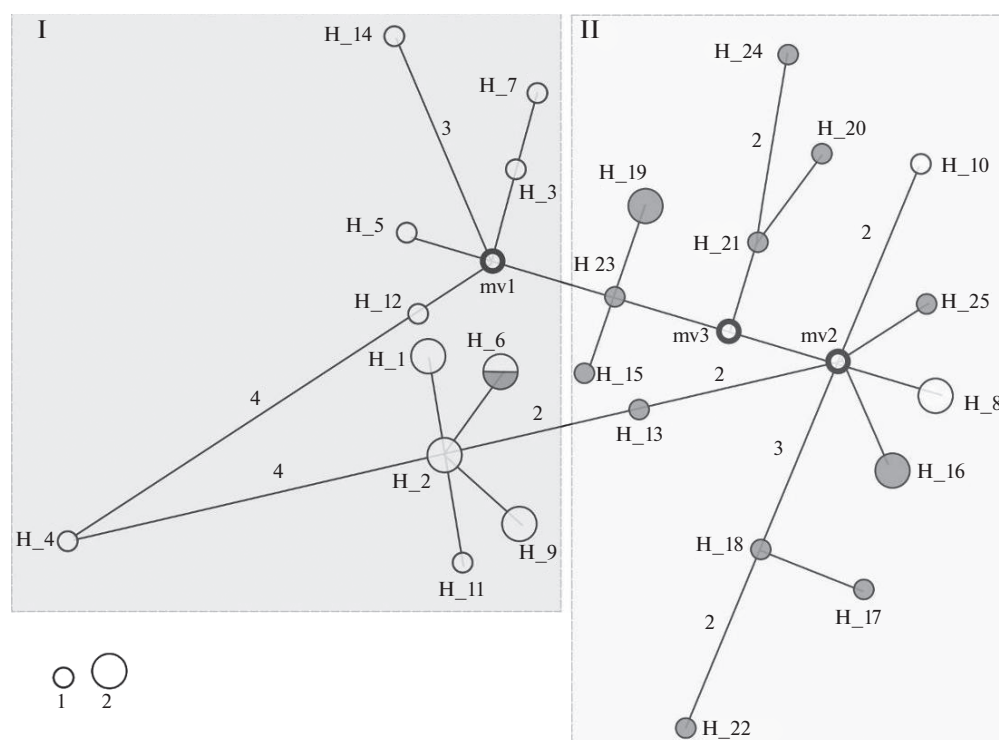


Рис. 5. Медианые сети гаплотипов сигов из р. Анабар (белые кружки — гаплотипы восточно-сибирских сигов, светло-серые кружки — гаплотипы ледниково-равнинных сигов), mv1—mv3 — необнаруженные или вымершие гаплотипы. Цифры над связями обозначают число обнаруженных замен. I и II — выделенные гаплогруппы. Диаметр кружков пропорционален числу обнаруженных особей, имеющих данный гаплотип.

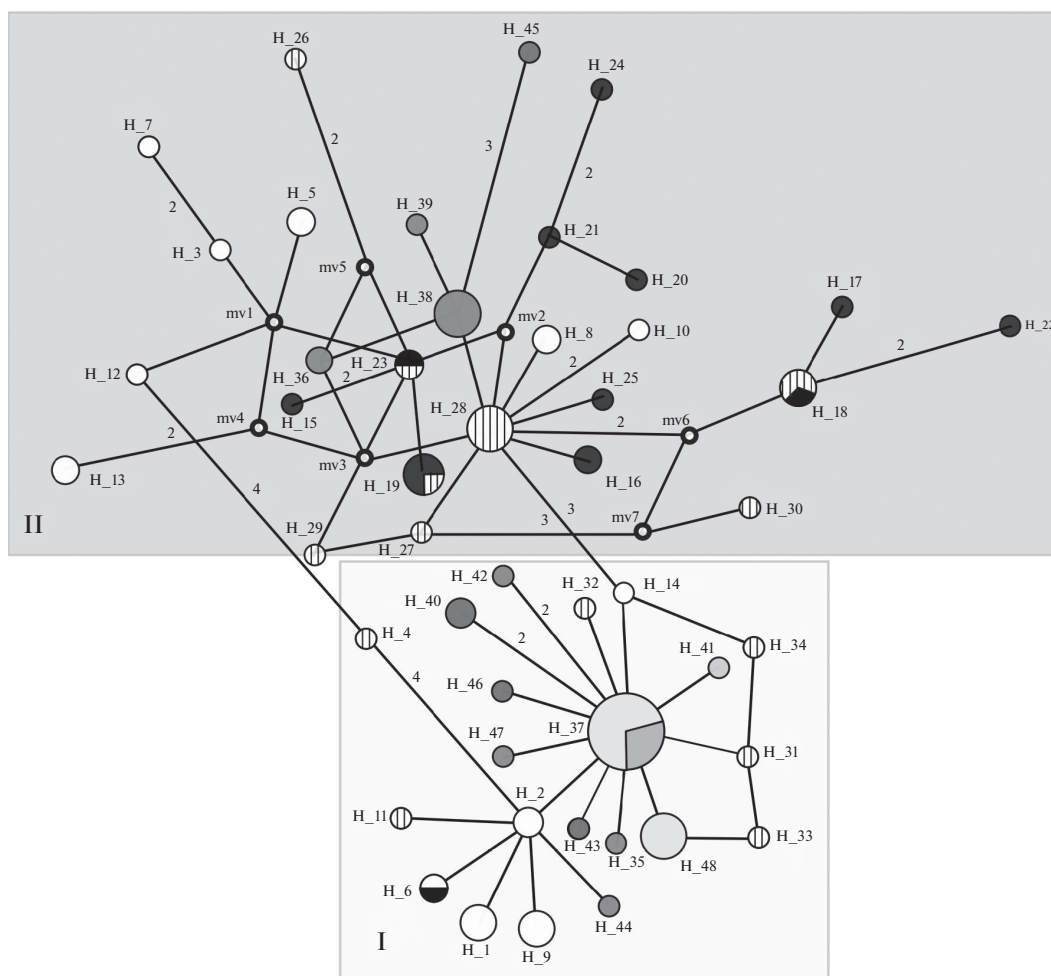


Рис. 6. Медианные сети гаплотипов сига из р. Анабар, бассейна р. Оби и водоемов п-ва Таймыр. Белые кружки — гаплотипы восточно-сибирских сига, черные кружки — гаплотипы ледниково-равнинных сига, серые — оз. Телецкое, темно-серые — р. Нижняя Обь, с вертикальной штриховкой — гаплотипы сига водоемов п-ва Таймыр. I и II выделенные гаплогруппы. mv1–mv7 — необнаруженные или вымершие гаплотипы. Диаметр кружков пропорционален числу обнаруженных особей, имеющих данный гаплотип.

H_28, в составе которой находятся гаплотипы сига из водоемов п-ва Таймыр. К данной структуре примыкают гаплотипы ледниково-равнинного сига р. Анабар (H_16, H_20, H_21, H_25) и гаплотипы таймырских сига (H_23, H_24, H_27, H_29, H_30).

ОБСУЖДЕНИЕ

По меристическим признакам обе формы сига из р. Анабар относятся к малочешуйчатым и малотычинковым сигам. Несмотря на отсутствие различий по меристическим признакам, сига хорошо различаются по пластическим характеристикам, что позволяет говорить об их явной морфологической дифференциации. Симпатрические сига из р. Анабар характеризуются разной скоростью линейного роста. Этот факт частично можно объяснить их расхождением по местам

обитания. Известно, что песчаные биотопы, доминирующие в р. Анабар, характеризуются низкой продуктивностью, и восточно-сибирский сиг, обитающий в условиях горной реки, при низком обилии бентоса вынужден переходить на питание рыбой, в целом нетипичным для настоящих сига кормовым объектом [7, 35]. Похожее пищевое поведение мы наблюдали у озерно-речного сига из оз. Таймыр [18]. Ледниково-равнинный сиг населяет приливно-отливную зону, богатую изоподами. Тот же самый восточно-сибирский сиг, обитающий в лимане, достигает достаточно крупных размеров (403 мм), хотя и не таких значительных, как ледниково-равнинный (465 мм). Наличие нерестовой миграции у сига, обитающих в устье р. Анабар, по всей видимости, вынужденное. Данный факт можно объяснить его обитанием в солоноватой, непригодной для размножения воде.

Обе исследованные гаплогруппы сигов характеризуются сложной структурой медианной сети, наличием большого числа звездообразных структур (что более характерно для восточно-сибирского сига) и альтернативных связей разной длины, которые, как правило, возникают в результате обратных или параллельных мутаций. Такая структура свидетельствует либо о длительной эволюции объединенных в нее популяций сигов в достаточно изменчивых условиях и при частых изменениях численности, либо о наличии на ограниченной территории нескольких смежных рефугиумов, существовавших одновременно, что более вероятно. Все исследованные нами популяции арктических сигов имеют высокое гаплотипическое разнообразие. Максимальные значения h отмечены у сигов р. Анабар, что позволяет предполагать либо древность популяций, что маловероятно в связи с периодически возникающими покровными ледниками в этих районах [36, 37], либо встречное расселение и вторичную интерградацию ранее изолированных форм. Самое высокое нуклеотидное (π) и гаплотипическое разнообразие, а также среднее число нуклеотидных различий (k) обнаружены у обеих экологических форм/видов сигов из р. Анабар. В популяциях пыжьяновидных сигов Нижней Оби и внутренних водоемов п-ва Таймыр значения показателей внутрипопуляционного разнообразия мтДНК несколько ниже. Данный факт скорее свидетельствует о значительном обмене гаплотипами между различными гаплогруппами сигов в последний постледниковый период, чем о древности исследованных популяций.

Очевидно, что происхождение восточно-сибирского сига (I группа, рис. 6) тесно связано с одной из двух филогенетических линий сигов, обнаруженных в бассейне р. Обь. Происхождение данной формы/вида можно связать с двумя предполагаемыми рефугиумами. Считается, что один из них существовал в бассейне р. Печора. Вероятно, несколько смежных рефугиумов существовало и в бассейне Верхней Оби [38, 39]. Медианная сеть однозначно указывает на тесную связь гаплотипов сигов из Телецкого озера, сигов Нижней Оби и восточно-сибирских сигов из р. Анабар. Данные популяции/формы являются производными общей генетической линии.

Ледниково-равнинный сиг (II гаплогруппа, рис. 6) имеет более сложную историю формирования и тесно связан с несколькими филогенетическими линиями сигов из водоемов п-ва Таймыр — вторым обским рефугиумом и, возможно, рефугиумом, связанным с приледниковым озером Коми. В любом случае, на основании медианной сети гаплотипов можно утверждать, что современный ледниково-равнинный сиг является результатом гибридизации нескольких различных по древности филогенетических ли-

ний/форм/видов, обитавших (сохранившихся) в последнее оледенение в перигляциальных водоемах Арктики и расселявшихся вдоль арктического побережья [40–42], что, в конечном итоге, и привело к увеличению его генетического разнообразия.

Симпатрические сиги, морфологически сходные с сигами из р. Анабар, были обнаружены и в оз. Таймыр, но там они известны под другими названиями: *C. l. pidschian natio logaschevi* (морфологический аналог восточно-сибирского сига) и *C. l. pidschian natio taimyrensis* (морфологический аналог ледниково-равнинного сига) [43, 44]. Сиги из оз. Таймыр по основным меристическим признакам несколько отличаются от сигов из р. Анабар, но эти различия можно отнести к межпопуляционным [18]. Близкие по морфотипу формы/виды сигов, по-видимому, обитают и в водоемах, расположенных восточнее р. Анабар. Ледниково-равнинный сиг, или морфологически близкие к нему формы/виды, были отмечены в нижнем течении р. Колыма. Ф.Н. Кириллов [17] отмечает ледниково-равнинного сига в р. Хрома, в озерах Яно-Индибирского междуречья, озерах Сордонского плато (верховья р. Индигирка). Пыжьяновидный сиг, близкий по морфотипу к восточно-сибирским, обитает от нижнего течения р. Обь до р. Колыма включительно. Он был отмечен в бассейне р. Лена, от верхнего течения до дельты, в реках Яна, Индигирка и Колыма [17]. Эти факты свидетельствуют о том, что в большей части водоемов Сибирской Арктики распространены два вышеупомянутых морфотипа пыжьяновидных сигов.

Результаты нашей работы демонстрируют, что современная систематика сигов комплекса *C. lavaretus* s. l. ни в коей мере не соответствует его естественной структуре. Исследование сигов из р. Анабар показало, что восточно-сибирский и ледниково-равнинный сиги, обитая симпатрично, обособлены друг от друга как на морфоэкологическом, так и на генетическом уровне. И та, и другая экологическая форма/вид на сегодняшний день представляют собой комплекс форм/видов со сложным полифилетическим происхождением в результате ретикулярных микроэволюционных процессов. Уточнение статуса и филогенетических взаимоотношений “экологических форм” сигов из р. Анабар с помощью комплексного морфо-генетического подхода является результативным и способствует организации мер по инвентаризации, сохранению биоразнообразия и регуляции местного промысла в этом удаленном районе, в котором ихтиологическим и популяционно-генетическим исследованиям ранее уделялось мало внимания.

Авторы выражают благодарность за предоставленный материал сигов из водоемов п-ва Таймыр

с. н. с. ИСиЭЖ СО РАН В.А. Зинченко, а так же зав. кафедрой экологии ИЕН СВФУ, д. б. н. М.М. Черосову и директору ЦДОТ Анабарского улуса Н.Н. Болхоеву за организацию и содействие в проведении полевых работ на р. Анабар.

Работа начиналась в рамках проектной части Государственного задания в сфере научной деятельности министерства образования и науки РФ (5.2711.2017/ПЧ. “Биогеографические закономерности биоты озер арктической зоны Северо-Востока Российской Федерации”). Дальнейшие исследования были выполнены при поддержке гранта РФФИ № 16-04-01708 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Эволюция органического мира и планетарных процессов” (тема 0112-2015-0040).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Järvi T.H. Über die Arten und Formen der Koregonen s. str. in Finnland // Acta Zoologica Fennica Helsingforsiae: Societas pro fauna and flora Fennica. 1928. 259 p.
2. Steinmann P. Monographie der schweizerisches Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung von neuen Arten // Schweizerische Z. Hydrologie. 1951. V. 13. P. 54–155.
3. Svärdson G. The coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades // Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm. 1957. P. 267–356.
4. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 468 с.
5. Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
6. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European Freshwater Fishes. Cornol, Switzerland–Berlin, Germany, 2007. 640 p.
7. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
8. Решетников Ю.С. Сиговые рыбы в свете современной систематики // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень, 2013. С. 182–187.
9. Baldina S.N., Gordon N.Y., Politov D.V. Genetic relationships of the Ussuri cisco, *Coregonus ussuriensis* Berg 1906, in view of mtDNA data // Adv. Limnol. 2007. V. 60. P. 83–89.
10. 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.
11. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A. et al. The sympatric whitefishes *Coregonus ussuriensis* and *C. chadary* from the Amur River basin: Morphology, biology and genetic diversity // Fundamental and Appl. Limnol. 2017. V. 189. № 3. P. 193–207. doi 10.1127/fal/2016/0801
12. 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.
13. Politov D.V., Bickham J.W., Patton J.C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. 2004. V. 41. P. 13–23.
14. Politov D.V., Borovikova E.A., Gordon N.Y. Penzhina river cisco *Coregonus subautumnalis* Kaganovsky does not belong to the Arctic cisco species complex: first genetic evidence based on allozyme data // Adv. Limnol. 2007. V. 60. P. 69–81.
15. 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 mt DNA cytochrome b gene and control region // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 2002. V. 57. P. 97–106.
16. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.С. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд-во Сиб. отд. Рос. акад. наук, 2009. 246 с.
17. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 359 с.
18. Романов В.И., Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из оз. Таймыр // Сиб. экологич. журн., 2016. № 3. С. 343–351. doi 10.15372/SEJ20160306
19. Решетников Ю.С. (под ред.). Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2003. 379 с.
20. Чистяков Г.Е. Водные ресурсы рек Якутии. М.: Наука, 1964. 255 с.
21. Шароглазов А.С. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Л.: Гидрометеиздат, 1964. 222 с.
22. Кириллов А.Ф., Сивцева Л.Н., Собакина И.Г. и др. Рыбы бассейна реки Анабар: Учебн. пособие. Якутск, 2011. 34 с.
23. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: Матер. междунар. конф. / Под ред. Литвиненко А.И., Решетникова Ю.С. Тюмень: Госрыбцентр, 2013. С. 32–36.
24. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
25. Leonart J., Salat J., Torres G.J. Removing allometric effects of body size in morphological analysis // J. Theor. Biol. 2000. V. 205. P. 85–93.
26. Thorpe R.S. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the Ringed Snake *Natrix natrix* L. // Biol. J. Lin. 1975. V. 7. № 1. P. 27–43.
27. Jolliffe I.T. Principal Component Analysis. 2nd ed. N.Y.: Springer-Verlag, 1986. 487 p.
28. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физматгиз, 1963. 500 с.
29. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
30. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 163 с.

31. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
32. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. 2nd ed. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 421 p.
33. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
34. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
35. Степанов М.Л. Зообентос малых рек арктических тундр Ямала // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Борок, 18–22 ноября 2014 г. С. 359–361.
36. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quaternary Sci. Rev. 2004. V. 23 (11–13). P. 1313–1332.
37. Волков И.А., Казьмин С.П. Сток вод последнего оледенения севера Евразии // География и природные ресурсы. 2007. № 4. С. 5–10.
38. 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.
39. Бочкарев Н.А., Зуикова Е.И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coreognus* из Телецкого озера // Зоологич. журн. 2006. Т. 85. № 8. С. 950–958.
40. Мамонтов А.М. Ледниковые периоды и формирование у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири // Вопросы ресурсосведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Якутск: Якутск. гос. ун-т, 2000. С. 127–146.
41. Пирожников П.Л. О формировании у сиговых (Coregonidae, Pisces) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 132–142.
42. Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Изв. ГОСНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 5–17.
43. Подлесный А.В., Лобовикова А.А. Рыбы Таймырского озера // Вопр. географии Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1951. № 2. С. 269–292.
44. Михин В.С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 5–43.

Siberian Whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) of the Anabar River: Morphogenetic Structure of the Population

N. A. Bochkarev^{a,*}, L. A. Pestryakova^b, E. S. Zakharov^c,
V. I. Romanov^d, V. V. Sokolov^e, and D. V. Politov^e

^a*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

^b*Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677000 Russia*

^c*Institute of Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

^d*National Research Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

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

*e-mail: ih@eco.nsc.ru

Data on morphology, biology and genetics of two ecological forms of *pidschian*-like whitefishes of the genus *Coregonus*, corresponding descriptions of East-Siberian whitefish, *C. lavaretus pidschian* natio *brachymystax*, and glacial-plain whitefish, *C. lavaretus pidschian* natio *glacialis*, from the Anabar River of Western Sakha (Yakutia) Republic (Russia) are presented. These ecological forms were similar values of by meristic characters, while by plastic traits and ecological niches occupied these whitefishes substantially differ. We demonstrated that by sequences of the *ND1* gene of the mtDNA, the East Siberian whitefish was only slightly different from the whitefish from the Lower Ob River and the Teletskoye Lake (upper Ob River basin), and probably has a common origin with them. Glacial-plain whitefish from the Anabar River have a common origin with whitefish from the waterbodies of the Taimyr Peninsula and represent a complex of forms/species.

Keywords: Siberian whitefish, Sakha (Yakutia), the Anabar River, whitefish, *Coregonus lavaretus pidschian*, sympatry, ecological form, secondary intergradation, mtDNA.