

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
СИМПАТРИЧЕСКИХ СИГОВ КОМПЛЕКСА *Coregonus lavaretus pidschian*
ИЗ ОЗ. КУТАРАМАКАН ХАНТАЙСКОЙ ГИДРОСИСТЕМЫ
(П-ОВ ТАЙМЫР)**

© 2020 г. Н. А. Бочкарёв^{1, *}, Е. И. Зуйкова¹, В. И. Романов², И. А. Черданцев², О. А. Беглецов³,
Е. С. Захаров^{4, 5}, Л. А. Ушницкая⁵, Н. Н. Осипова⁵, Л. А. Пестрякова⁵

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

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия

³Заповедники Таймыра, Норильск, 663305 Россия

⁴Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения
Российской академии наук, Якутск, 677000 Россия

⁵Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск, 677980 Россия

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

Поступила в редакцию 07.05.2019 г.

После доработки 02.10.2019 г.

Принята к публикации 17.10.2019 г.

Представлены результаты морфогенетического анализа симпатрических форм/видов сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* (*Coregonus pidschian*) из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр). Выявлено, что изучаемые формы/виды сигов имеют одинаковое число жаберных тычинок, но различаются по числу прободенных чешуй в боковой линии, по большинству пластических признаков и по биологическим характеристикам. Анализ изменчивости гена *ND1* мтДНК показал, что сиги из оз. Кутарамакан принадлежат к двум разным филогенетическим линиям, ранее выявленным в водоемах п-ова Таймыр, реках Обь, Енисей и Анабар. Показано, что одни гаплотипы относятся к сигу-пыжьяну из бассейна р. Обь, другие — к ледниково-равнинным сигам *C. lavaretus pidschian* n. *glacialis* (*C. lavaretus glacialis*). В отличие от сигов из р. Анабар, где подобные формы сильно дифференцированы, в оз. Кутарамакан между ними обнаружена гибридизация.

Ключевые слова: экологическая форма, сиг-пыжьян, *Coregonus lavaretus pidschian*, *C. lavaretus glacialis*, мтДНК, гаплотипы, п-ов Таймыр, Хантайское озеро, оз. Кутарамакан.

DOI: 10.31857/S0016675820050033

Согласно современным литературным данным считается, что подвид/вид настоящего сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) обитает в водоемах Евразийского континента — от Колыского полуострова, до п-ова Чукотка, где он образует множество хорошо дифференцированных экологических форм/популяций/видов [1, 2]. В процессе изучения было выделено более 20 форм/подвидов второго порядка. Большинство исследователей, изучающих изменчивость сига, полагают, что сиг-пыжьян — это экологически чрезвычайно пластичный монофилетичный подвид/вид, который в каждом отдельном водоеме способен за короткий срок образовать экологическую форму с заметными морфоэкологическими различиями. Таким образом, разнообразие вида *Coregonus lavaretus* рассматривается на уровне популяционной изменчивости [1, 3–18]. Другие оте-

чественные исследователи считают, что сиг-пыжьян, как, собственно, и настоящий сиг (*Coregonus lavaretus lavaretus*), представляет собой искусственный комплекс, включающий в себя многочисленные морфологически и генетически дистантные популяции/формы/виды [19–22]. Предварительный анализ изменчивости мтДНК у разнотычиновых симпатрических форм/видов сигов из горных водоемов Южной Сибири подтвердил общепринятую точку зрения. Было обнаружено, что морфологически хорошо дифференцированные симпатрические разнотычиновые озерные сиги из водоемов Южной Сибири имеют идентичную мтДНК [23, 24]. В то же время при изучении на первый взгляд внешне схожих симпатрических форм/видов сигов обнаружилось, что некоторые из них хорошо дифференцированы генетически [22]. Было показано, что сиг Исаченко (*C. fluviati-*

lis) и сиг-востряк (*C. anaulorum*), ранее рассматриваемые как “экологические формы”, являются полноценными видами [22, 24]. При проведении морфологических и генетических исследований арктических сегов из р. Анабар Северо-Западной Якутии было обнаружено, что в реке обитает две морфологически и генетически дифференцированные филогенетические линии/формы/виды пыжьяновидных сегов [25, 26]. Низкотелый сиг по комплексу морфологических признаков был отнесен к восточно-сибирскому сигу *C. lavaretus pidschian* n. *brachymystax*, как это предлагали Л.С. Берг и Ф.Н. Кириллов [27, 28]. Внешние характеристики второй формы соответствовали описанию ледниково-равнинного сига *C. lavaretus pidschian* n. *glacialis*, которого Г.Х. Шапошникова рассматривала в качестве подвида *C. lavaretus glacialis* [28, 29]. Ранее В.А. Михиным были обнаружены близкие по внешней форме сего в бассейне оз. Таймыр, которым были присвоены собственные названия *C. l. pidschian* n. *logaschevi* и *C. l. pidschian* n. *taimyrensis* [5, 30–33]. Филогенетические реконструкции на основе генетического анализа различных популяций пыжьяновидных сегов выявили их несогласованность со схемами, созданными на основе морфологических признаков [1, 28]. Изучение изменчивости гена *ND1* мтДНК восточно-сибирских сегов из некоторых водоемов п-ова Таймыр и р. Анабар выявило сходство их гаплотипов с гаплотипами симпатрических сегов из Телецкого озера и с одной из филогенетических линий сегов из притоков Нижней Оби. Тесная связь указывает на их близкое родство и, вероятно, недавнее расселение из общего рефугиума. Анализ генетических отношений ледниково-равнинных сегов не выявил центров их формирования, продемонстрировав сеть уникальных гаплотипов невыясненного происхождения [26]. Изучение пыжьяновидных сегов из водоемов южной части п-ова Таймыр показало, что морфологически близкие с таймырскими и анабарскими сегоми симпатрические популяции/формы сегов обитают и в водоемах Хантайской гидросистемы. Ледниково-равнинный сиг (он же озерный сиг) доминирует по численности в озерах и лиманах, тогда как восточно-сибирский (он же озерно-речной сиг) доминирует в речной системе.

Цель данного исследования заключалась в анализе филогенетических связей между сегоми из водоемов п-ова Таймыр, Западной и Центральной Сибири на основе морфологической, экологической и генетической изменчивости симпатрических сегов из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика района работ. Полуостров Таймыр изобилует большими и глубокими озера-

ми. В их число входят озера Норило-Пясинской, Хантайской и Таймырской гидросистем (рис. 1). Река Хантайка является одним из крупных притоков Нижнего Енисея. В состав Хантайской гидросистемы входят (Большое) Хантайское озеро, озера Кутарамакан, Хаканча, Малые Хантайские озера, Хантайское водохранилище и р. Хантайка. Хантайское озеро длиной 110 км и глубиной 387 м лежит на западной окраине плато Путорана [34]. В него впадают несколько рек и ручьев: Кутарамакан, Гогоченда, Наледная, Ирkinда, Дапту, Нероткар, Могады, Амнундакта, Хаканча и др. Река Кутарамакан является одним из наиболее больших притоков Хантайского озера. Она вытекает из одноименного озера, которое лежит на высоте 109 м над уровнем моря, и через 24 км впадает в центральный плес Хантайского озера. Озеро Кутарамакан вытянуто с юго-запада на северо-восток, окружено высокими горами и имеет шелевидный профиль. В него впадают два крупных притока – Кутарамакан и Ирkinда. Река Ирkinда своим конусом выноса делит озеро на два примерно равных плеса. Верхняя часть озера имеет длину 26.33 км при максимальной ширине 1.80 км, длина нижней части озера 31 км при максимальной ширине 2.37 км. Озеро достаточно глубокое (глубже 100 м) [35]. Берега низкие, пологие. Пляжи слабо выработаны. Вода в обоих озерах бесцветная и имеет высокую (10–12 м) прозрачность. Водная растительность встречается редко в немногочисленных глубоковрезанных заливах. Из сеговых рыб в озере доминируют пыжьяновидные сегои, встречается ряпушка (*Coregonus* sp.), пелядь (*C. peled*) и сиг-валек (*Prosopium cylindraseum*) [36]. В Хантайском озере обитают те же виды рыб.

Объекты исследования. В оз. Кутарамакан озерно-речных (20 экз.) и озерных сегов (40 экз.) ловили ставными сетями с ячейей 28–45 мм вблизи конуса выноса р. Ирkinда. В Хантайском озере эти же формы сегов ловили в устье р. Гогоченда (10 и 10 экз.) (рис. 2). Сразу после отлова рыбу с расправленными плавниками выкладывали на пенополиуретановый коврик и делали несколько снимков с помощью цифрового фотоаппарата Nikon 6500 с объективом AF-S Nikkor и фокусным расстоянием 18–105 мм. Проводили взвешивание рыб, сбор чешуи, подсчет числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге и прободенных чешуй в боковой линии, отбор генетических проб. Измерение пластических признаков у рыб проводили в лаборатории на основе цифрового изображения [37] согласно стандартной схеме Правдина [38] в программе Axio Vision 3.1 (Carl Zeiss Vision GmbH). Для анализа формы тела использовали 20 экз. озерно-речных (*lim* 318–360 мм) и 40 экз. озерных (*lim* 307–392 мм) половозрелых сегов. Определение форм/видов проводили согласно описанию сегов из оз. Таймыр, р. Анабар, и других водоемов Якутии [26, 28, 33]. В настоя-

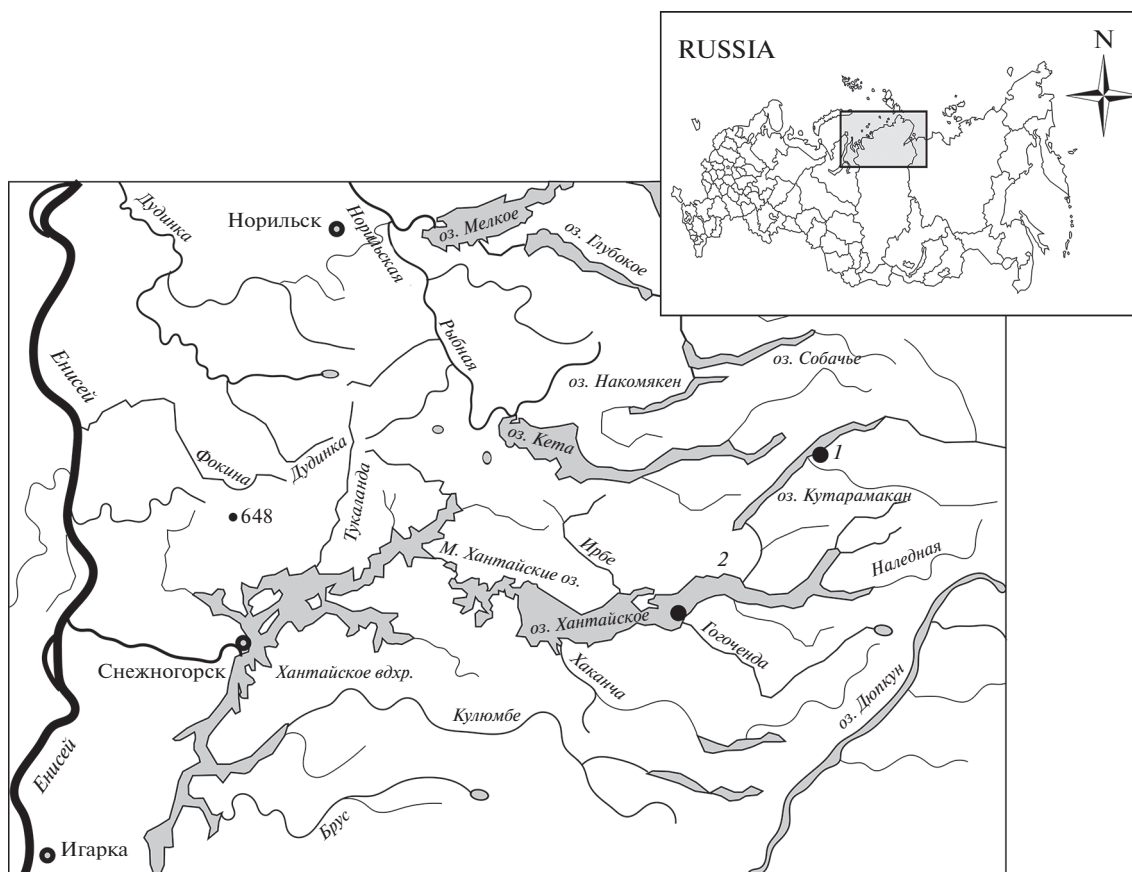


Рис. 1. Карта-схема Хантайской гидросистемы. 1, 2 — места лова рыб.

шей работе использовали дополнительно выборки этих же форм/видов сегов из р. Анабар ранее отловленных и обработанных нами [26]. Все рыбы были сфотографированы одинаковыми фотоаппаратами и измерены в лаборатории одним и тем же оператором. У всех рыб оценивали 31 пластический и 2 меристических признака (*ll* и *sp. br.*). В статье использованы общепринятые названия и обозначения признаков [24, 38, 39].

Морфологический анализ. Межгрупповая морфологическая изменчивость сегов оценивалась по пластическим признакам с использованием метода главных компонент [40]. В связи с тем что у сегов половой диморфизм выражен незначительно и связан, в первую очередь с максимальной толщиной тела (*B*), которую мы не рассматривали, анализ пластических признаков проводили без учета пола [1]. Чтобы устранить размерную изменчивость, значение каждого признака делили на среднее геометрическое всех промеров. Полученное значение логарифмировали [41–43]. Выборки анализировали по первым двум компонентам. Для анализа использовали ковариационную матрицу. Для визуальной оценки различий был построен график распределения особей. Оценку достоверности между выборками проводили с по-

мощью многомерного дисперсионного анализа MANOVA. Меристические признаки оценивали с помощью *U*-критерия Манна–Уитни. Различия по плодовитости оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента [44, 45].

Плодовитость. Для изучения плодовитости были исследованы 26 самок озерно-речных и 50 самок озерных сегов. Материал собирали сразу после вылова и фиксировали в 10%-ном формалине в период с 14 августа по 4 сентября 2016 г. Плодовитость определяли в лаборатории счетно-весовым методом [46]. Были определены стандартные показатели плодовитости: индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП), индивидуальная относительная плодовитость (ИОП), коэффициент зрелости рыб [46].

Генетический анализ. Геномную ДНК выделяли из фиксированной 96%-ным этанолом печени сегов фенольно-хлороформным методом [47]. Выделенную ДНК хранили при 4°C. Амплификацию гена *ND1* мтДНК проводили в реакционной смеси объемом 30 мкл с использованием собственных разработанных внешних праймеров [48]. В результате амплификации были получены последовательности длиной в 1091 нуклеотидных

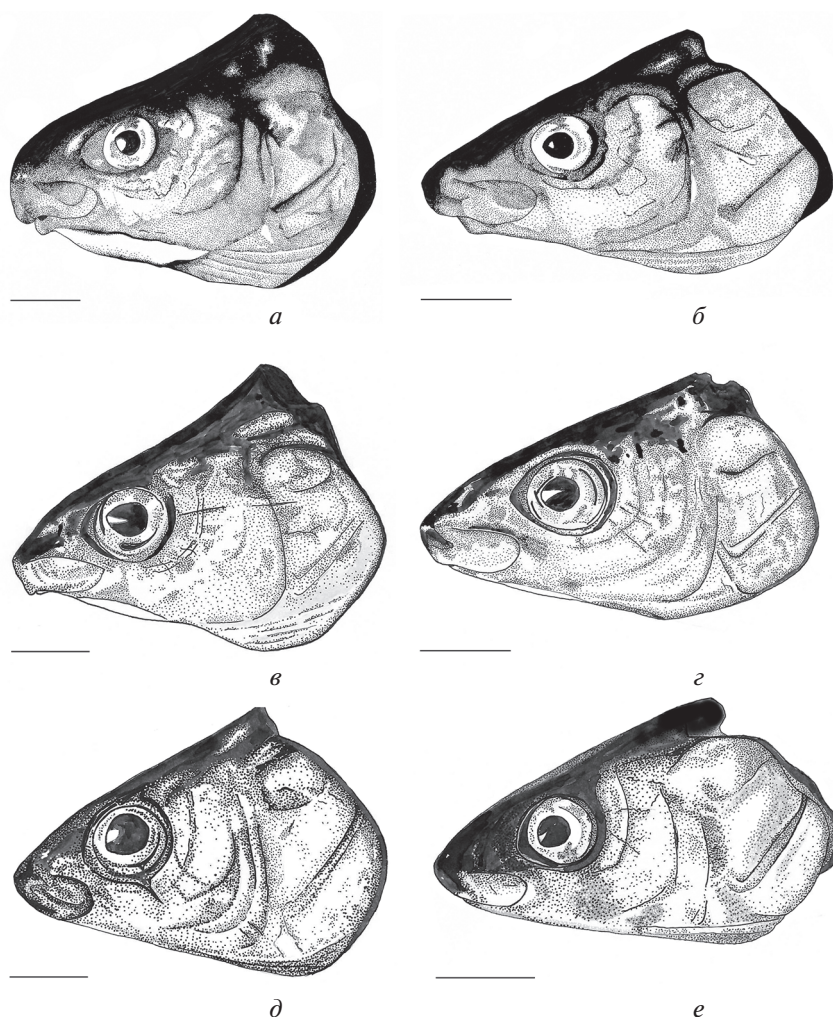


Рис. 2. Симпатрические сиги оз. Таймыр (а, б), р. Анабар (в, г), оз. Кутарамакан (д, е). а, в, д — озерные сиги, определенные как *C. l. pidschian* n. *glacialis*; б, г, е — озерно-речные сиги, определенные как *C. l. pidschian* n. *brachymystax*. Рисунки Н.А. Бочкарева.

оснований. Продукты ПЦР 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://sequest.niboch.nsc.ru>), используя BigDye терминатор (Applied Biosystems). Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и редактировали вручную. Выравненные последовательности длиной 975 пн депонировали в базу данных NSBI (табл. 1).

Изменчивость гена ND1 мтДНК. Для анализа генетического полиморфизма вычисляли: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (H_d), нуклеотидное разнообразие (π), среднее число нуклеотидных различий (k). Расчеты выполняли в программе DnaSP v. 5.10 [49]. Для оценки степени

межпопуляционной дифференциации были рассчитаны парные значения F_{ST} . Значения вероятности рассчитывали с использованием 10000 перестановок в программе ARLEQUIN v. 3.5. Для оценки нейтральности эволюции были использованы тесты Таджимы (Tajima's D) и Фу (Fu's F_s) [50–52]. Статистическая значимость результатов была вычислена при 1000 реплик. Для выявления демографических параметров были построены гистограммы распределения парных различий (*mismatch distributions*) [50]. Для подтверждения результатов использовали среднеквадратичное отклонение SSD и индекс шероховатости Харпендинга (r). Для оценки генеалогических связей между гаплотипами предполагаемых форм/видов сигов построили медианную сеть в программе Network v. 4.5 с помощью алгоритма медианного связывания (Median-Joining) [53]. В генетические анализы кроме сигов из оз. Кутарамакан и Хантайского

Таблица 1. Водоемы, форма сигов, объем выборки, координаты сбора, номера гаплотипов в GenBank сигов *Coregonus lavaretus pidschian complex*

Водоем	Форма	Бассейн реки	<i>n</i>	С.ш.	В.д.	Номера последовательностей в GenBank
1. оз. Кутарамакан	1	Енисей	16	68°42′	91°43′	МК777974–МК777976, МК777978
2. оз. Кутарамакан	2	Енисей	15	68°42′	91°43′	МК777971–МК777973, МК777977
3. оз. Хантайское	1	Енисей	4	68°24′	91°28′	KU948967–KU948970
4. р. Анабар	2	Анабар	19	72°41′	113°25′	KU948937–KU948950
5. р. Анабар	1	Анабар	18	72°41′	113°25′	KU948951–KU948962
6. р. Захарова Рассоха	1	Хатанга	5	72°07′	101°08′	KU948963–KU948966
7. р. Курейка	2	Енисей	7	66°57′	88°15′	KU948984–KU948988
8. р. Н. Тунгуска	2	Енисей	1	65°48′	88°21′	KU948984
9. р. Собь	2	Обь	4	66°25′	65°36′	KU948971, KU948972
10. р. Сосьва	2	Обь	4	63°03′	63°58′	KU948973, KU948974
11. оз. Варчато	2	Обь	5	66°06′	64°01′	KU948978, KU948979
12. р. Войкар	2	Обь	4	65°45′	64°01′	KU948937, KU948937
13. оз. Лангтибейто	1	Обь	4	71°04′	70°19′	KU948980–KU948983
14. р. Таз	2	Таз	2	97°08′	72°13′	KU948975

Примечание. Определение сигов по внешним признакам 1 – озерный сиг, 2 – озерно-речной сиг.

озера были включены дополнительные выборки (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологический анализ. Анализ числа прободенных чешуй в боковой линии сигов выявил между ними достоверные различия. У озерно-речного сига оз. Кутарамакан их 85.86 ± 0.65 – достоверно больше ($U = 265.3$, $p < 0.001$), чем у озерного 82.10 ± 0.63 . Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у них примерно одинаковое – 21.93 ± 0.28 и 22.32 ± 0.23 соответственно ($U = 515.5$, $p = 0.424$). По пластическим признакам ординация особей сигов из оз. Кутарамакан показала, что облака распределения выборок в пространстве главных компонент перекрываются (рис. 3). В первую компоненту наибольший положительный вклад внесли признаки, характеризующие форму тела (табл. 2). Это максимальная высота тела (H), высота хвостового стебля (h) и длины грудного, брюшного и спинного плавников (IP , IV , ID). Наибольший отрицательный вклад внесли признаки головы (ao , C , ChI , lm , hm) (табл. 2). У озерного сига относительно меньше длина головы, длина рыла, длина и высота верхней челюсти, что заметно на рис. 2. Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) показал, что выборки хорошо дифференцированы (Wilk's $\Lambda = 0.0989$, $F = 7.687$, $df1 = 32$, $df2 = 27$) и достоверно отличаются друг от друга ($p < 0.001$). Совокупная ординация объединенных выборок озерных и озерно-речных сигов из оз. Кутарамакан и р. Анабар с помощью метода главных компонент показала, что облака распре-

деления, как и в предыдущем случае, незначительно перекрываются (рис. 4). Основные вклады в первую главную компоненту, за некоторым исключением внесли те же самые признаки, что и в первом варианте анализа (табл. 2). Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) по совокупным выборкам показал, что они дифференцированы (Wilk's $\Lambda = 3.008$, $F = 7.774$, $df1 = 32$, $df2 = 107$) и достоверно отличаются друг от друга ($p < 0.001$).

Плодовитость. Экология размножения. В процессе изучения сигов было обнаружено, что озерные и озерно-речные сиги оз. Кутарамакан существенно различаются по срокам размножения. Созревание озерно-речных сигов (9+) наступает

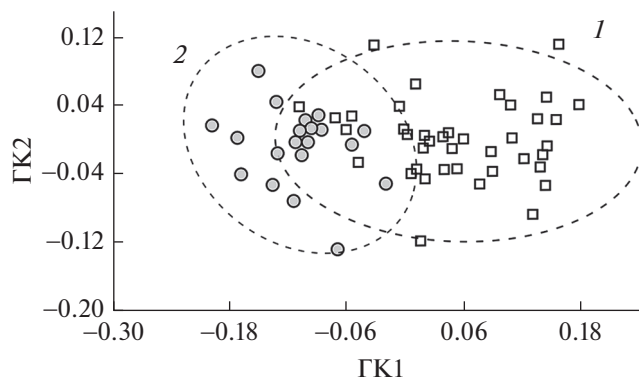


Рис. 3. Распределение выборок сигов из оз. Кутарамакан в пространстве двух первых главных компонент по пластическим признакам $\pm$ среднеквадратичное отклонение. 1 – озерный сиг, 2 – озерно-речной сиг.

Таблица 2. Вклады пластических признаков двух форм/популяций пыжьяновидных сига из оз. Кутарамакан в первую и вторую главные компоненты (столбцы 2, 3); вклады пластических признаков совокупных выборок двух форм/популяций пыжьяновидных сига из р. Анабар и оз. Кутарамакан в первую и вторую главные компоненты (столбцы 4, 5)

Признак	ГК 1	ГК 2	ГК 1	ГК 2
<i>Sm</i>	0.05	−0.09	−0.06	0.08
<i>L</i>	0.03	−0.10	−0.05	0.10
<i>CC</i>	0.08	−0.11	−0.11	0.17
<i>H</i>	0.29	0.01	−0.28	−0.11
<i>pA</i>	0.04	−0.27	−0.04	0.19
<i>h</i>	0.18	0.05	−0.14	−0.18
<i>aA</i>	0.01	−0.10	−0.03	0.11
<i>aV</i>	−0.03	−0.08	−0.01	0.18
<i>aD</i>	−0.03	−0.10	0.01	0.16
<i>aP</i>	−0.26	−0.08	0.24	−0.03
<i>DC</i>	0.12	−0.11	−0.15	0.05
<i>VC</i>	0.10	−0.13	−0.09	−0.01
<i>AC</i>	0.09	−0.11	−0.11	0.05
<i>PA</i>	0.10	−0.10	−0.12	0.17
<i>PV</i>	0.10	−0.06	−0.15	0.32
<i>VA</i>	0.10	−0.14	−0.08	−0.06
<i>pD</i>	0.07	−0.13	−0.10	0.11
<i>ID</i>	0.19	−0.02	−0.19	−0.21
<i>hD</i>	−0.02	0.09	−0.02	−0.12
<i>IA</i>	0.16	0.07	−0.20	−0.09
<i>hA</i>	0.09	0.47	−0.08	−0.34
<i>IP</i>	0.24	0.36	−0.13	−0.04
<i>IV</i>	0.19	0.38	−0.12	0.02
<i>aO</i>	−0.41	0.08	0.40	0.03
<i>O</i>	−0.01	−0.06	0.26	−0.21
<i>pO</i>	−0.15	−0.09	0.11	−0.07
<i>C</i>	−0.20	−0.04	0.23	−0.13
<i>Ch1</i>	−0.19	−0.11	0.23	−0.09
<i>Ch2</i>	−0.02	−0.02	0.09	−0.06
<i>Im</i>	−0.43	−0.05	0.38	0.08
<i>hm</i>	−0.31	0.46	0.32	−0.04
<i>l. md</i>	−0.17	0.15	0.12	0.61
Собственное значение, %	48.87	9.89	46.52	12.09

Примечание. Полужирным шрифтом даны значимые величины.

на год позже, чем у озерного сига (8+). Анализ плодовитости выявил между ними существенные различия по ИАП и ИОП ($p < 0.001$) (табл. 3). Последние показатели почти в 2 раза ниже у озерно-речных сига.

Изменчивость гена *ND1* мтДНК. Анализ изменчивости мтДНК озерных и озерно-речных сига из водоемов п-ова Таймыр и соседних водоемов показал, что все популяции сига имеют высокие основные генетические характеристики. Среди исследованных популяций сига из водоемов п-ова Таймыр озерные сига оз. Кутарамакан имеют самые низкие значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия и самое низкое число средних нуклеотидных различий (табл. 4).

Филогенетические взаимоотношения. Реконструкция филогенетических взаимоотношений между популяциями сига водоемов п-ова Таймыр и р. Анабар показала, что их можно разделить на две гаплогруппы (рис. 5, I, II). Основной гаплогруппы I являются звездообразные структуры с центральными гаплотипами сига из рек Обь (H_41) и Анабар (H_2). В эту же гаплогруппу вошли: большая часть гаплотипов восточно-сибирских сига из р. Анабар (H_6, 9, 12, 15, 18), два гаплотипа озерных сига из р. Анабар (H_6, 19), три гаплотипа речных сига из р. Курейка (H_35, 37, 38) и гаплотип озерного сига из оз. Кутарамакан (H_6). Во вторую (II) гаплогруппу вошли гаплотипы озерного (H_1, 7, 33, 34) и озерно-речного (H_1, 3, 4, 5) сига из р. Кутарамакан. В эту же группу вошло большинство гаплотипов озерных сига из р. Анабар и все гаплотипы сига из р. Захарова Рассоха. В составе медианной сети находятся несколько звездообразных структур с центральными гаплотипами (H_1, 2, 7, 24, 29, 41, mv2). Одна из немногих хорошо выраженных структур (H_7) сформирована гаплотипами сига из р. Обь. Гаплотипы в обеих гаплогруппах сильно перемешаны и в их состав, как правило, входят гаплотипы обеих форм.

Для анализа молекулярного разнообразия AMOVA группы были собраны в следующем порядке: гаплотипы сига из рек Кутарамакан (озерные и озерно-речные), Анабар (озерные и озерно-речные), Захарова Рассоха (озерные), Курейка (озерно-речные), бассейна р. Обь (речные). В результате было выявлено, что большая доля изменчивости находится внутри групп (84.19%). При изменении состава групп результаты AMOVA практически не изменились. Попарное сравнение выборок выявило довольно низкие значения F_{ST} между сравниваемыми группировками (0.089–0.296). Более высокие значения были обнаружены между наиболее удаленными группировками 0.300 (р. Захарова Рассоха–р. Обь).

Тесты на нейтральность эволюции (Fu's F_s и Tajima's D) почти во всех случаях принимают не-

значительные, в большей части отрицательные недостоверные значения (табл. 5). Отрицательные достоверные значения тест $Fu's F_s$ принимает для популяций сигов из р. Анабар и р. Обь. Рассчитанное для сигов из рек Курейка и Захарова Рассоха значение теста D имело небольшую положительную и недостоверную величину, тогда как тест Fu для сигов из р. Курейка показал отрицательные, а для гаплотипов сигов из р. Захарова Рассоха положительные недостоверные значения. Общий тест на нейтральность для всей суперпопуляции сигов выявил отрицательные достоверные значения.

Анализ наблюдаемого и ожидаемого распределения числа попарных нуклеотидных различий показал, что кривые имеют колоколообразный характер распределения (рис. 6, а, б). Выявлено, что наблюдаемое распределение нуклеотидных замен больше соответствует модели демографической экспансии всей метапопуляции сигов в целом: $SSD = 0.0016 \pm 0.777$, $p = 0.584$ и $r = 0.0097$, $p = 0.777$. В то же время характер распределения гаплотипов сигов из озер Хантайское и Кутарамакан больше соответствует модели пространственного расширения численности популяции $SSD = 0.0132 \pm 0.864$, $p = 0.900$ and $r = 0.0824$, $p = 0.890$. Следует учесть, что среднее квадратичное отклонение (SSD) и критерий шероховатости Харпендинга (r) в обоих случаях недостоверны.

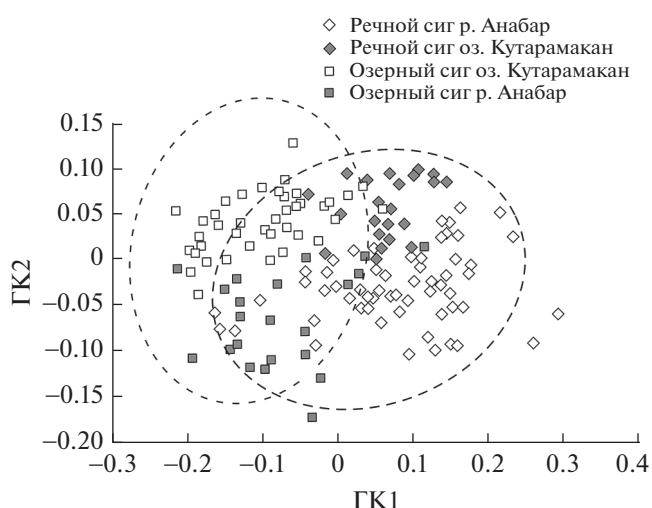


Рис. 4. Распределение выборок озерных и озерно-речных сигов из оз. Кутарамакан и р. Анабар в пространстве двух первых главных компонент по пластическим признакам $\pm$ среднее квадратичное отклонение.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология. На основе анализа меристических признаков очевидно, что обе изученные формы/популяции относятся к малотычинковым сигам. По числу прободенных чешуй в боковой линии озерный сиг относится к малочешуйчатым, а

Таблица 3. Характеристика половозрелых самок озерного и озерно-речных пыжьяновидных сигов оз. Кутарамакан на конец августа, начало сентября 2015 г.

Показатель	Озерный (50 самок)	t	Озерно-речной (26 самок)
Упитанность, по Кларк	1.06–1.38	6.28	0.94–1.32
	1.23 ± 0.01		1.09 ± 0.02
Масса гонад (R), г	15.9–44.5	7.37	33.18–106.0
	31.89 ± 1.04		63.06 ± 4.10
ИАП (r), шт.	4669–13391	7.51	3509–9457
	9254.0 ± 271.5		6040.9 ± 330.9
Диаметр икринки, мм	1.20–1.90	22.50	2.20–2.70
	1.64 ± 0.02		2.45 ± 0.03
Масса 100 икринок, г	0.17–0.56	17.07	0.75–1.52
	0.35 ± 0.01		1.05 ± 0.04
ИОП (r/Q)	12.03–26.00	14.96	6.82–13.51
	18.60 ± 0.44		10.00 ± 0.37
ИОП (r/q)	13.77–30.93	17.95	8.78–17.23
	21.30 ± 0.53		12.12 ± 0.48
Коэффициент зрелости ($R \times 100/q$)	3.48–10.48	14.12	8.53–19.63
	7.44 ± 0.21		12.65 ± 0.57

Примечание. ИОП — индивидуальная относительная плодовитость, ИАП — индивидуальная абсолютная плодовитость. Над чертой — пределы колебаний признаков, под чертой — среднее арифметическое $\pm$ ошибка среднего. t — критерий Стьюдента.

Таблица 4. Полиморфизм последовательностей фрагмента генов *ND1* мтДНК в популяциях сигов из некоторых водоемов п-ова Таймыр и сопредельных территорий

Места взятия проб	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>H_d</i>	π	<i>k</i>
р. Кутарамакан + Хантайское (1)	20	12	8	0.647	0.00216	2.111
р. Кутарамакан (2)	15	12	6	0.829	0.00432	4.190
Сиги р. Кутарамакан все вместе	35	15	10	0.765	0.00328	3.197
р. Захарова Рассоха	5	9	4	0.900	0.00472	4.600
р. Курейка	8	6	5	0.786	0.00278	2.714
Притоки Нижней Оби	22	20	13	0.922	0.00384	3.727
р. Анабар (1)	17	22	14	0.970	0.00495	4.823
р. Анабар (2)	20	20	13	0.953	0.00562	5.478
Сиги р. Анабар все вместе	37	31	24	0.976	0.00575	5.268

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 — озерные, 2 — озерно-речные.

Таблица 5. Тест на нейтральность для изучаемых популяций сигов *Coregonus lavaretus pidschian* complex п-ова Таймыр и сопредельных территорий

Места отлова	<i>n</i>	Tajima's <i>D</i>	<i>p</i>	Fu's <i>F_s</i>	<i>p</i>
1. оз. Кутарамакан	35	−0.399	0.371	−0.835	0.392
2. р. Анабар	37	−0.895	0.223	−13.494	0.000
3. р. Обь	22	−1.192	0.095	−4.701	0.009
4. р. Курейка	8	0.806	0.787	−0.495	0.298
5. р. Захарова Рассоха	5	0.460	—	0.356	—
6. Для всей выборки	106	−1.766	0.022	−25.612	0.000

озерно-речного можно отнести к малочисленной в сибирских водоемах группе среднечешуйчатых сигов [54]. Подобные популяции/формы сигов отмечены в водоемах Байкальской рифтовой зоны и Тоджинской котловины бассейна р. Большой Енисей, где была обнаружена зона вторичной интерградации различных по происхождению популяций/форм сигов [22, 39]. Относительно большое число прободенных чешуй в боковой линии у озерно-речных сигов в Хантайской гидросистеме могло сформироваться в результате гибридизации местных популяций с многочешуйчатыми ситами из водоемов Фенноскандии [1]. С другой стороны, гибридизация могла произойти и с многочешуйчатыми ситами байкальского происхождения, популяции которых были обнаружены в бассейне р. Большой Енисей [11, 48]. Симпатрические сиги из водоемов Хантайской гидросистемы хорошо различаются визуально. Озерно-речные сиги оз. Кутарамакан внешне почти неотличимы от озерно-речных сигов из р. Анабар и напоминают озерно-речных сигов из оз. Таймыр (рис. 2). Озерные сиги из оз. Кутарамакан и р. Анабар и оз. Таймыр различаются между собой несколько больше, чем озерно-речные сиги.

Экология, плодовитость. Исследование экологии размножения симпатрических сигов продемонстрировало их относительную изолированность. Сравнение биологических характеристик выявило достоверные различия между озерными и озерно-речными популяциями/формами. Разное время нереста, отличающееся более чем на месяц, и различия в плодовитости дают основания утверждать, что мы наблюдаем хорошо изолированные формы/виды сигов.

Генетика. Согласно структуре медианной сети в популяциях сигов из оз. Кутарамакан присутствуют гаплотипы разных филогенетических линий. Гаплотипы озерных сигов сформировали одну смешанную звездообразную структуру с высокой частотой гаплотипа (*H₁*) [26]. Преобладание центрального гаплотипа предполагает, что он с высокой вероятностью является общим предковым. Отчетливая звездообразная структура сети характерна для популяций, прошедших в недавнем прошлом через узкое “бутылочное горлышко” с быстрой последующей экспансией, о чем свидетельствует высокая степень фиксации редких гаплотипов. Однако в отношении популяции озерного сига из оз. Кутарамакан это маловероятно. Мы полагаем, что своеобразие облика этой по-

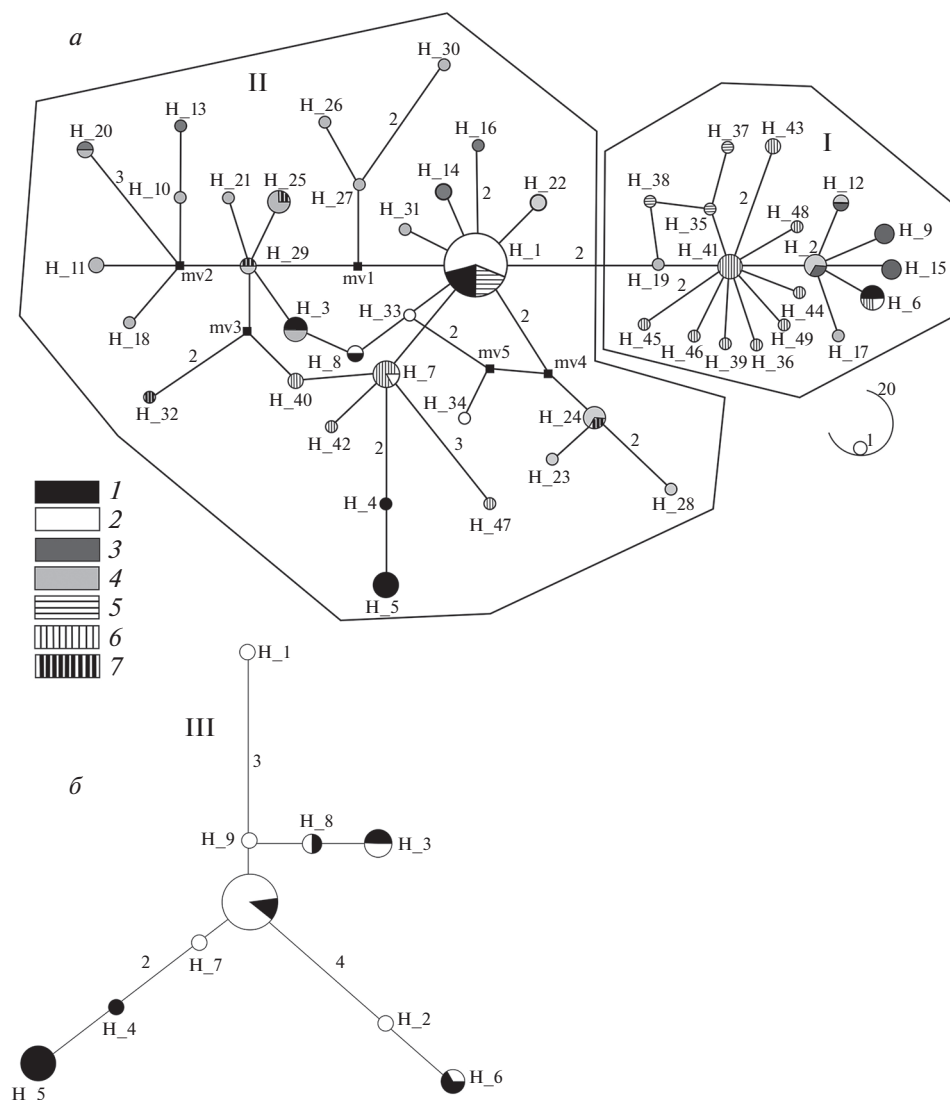


Рис. 5. Медианные сети гаплотипов сигов (1–7) из водоемов п-ова Таймыр. *a* – I, II гаплогруппы. 1 – озерно-речной сиг оз. Кутарамакан, 2 – озерный сиг оз. Кутарамакан, 3 – речной сиг р. Анабар, 4 – озерный сиг р. Анабар, 5 – речной сиг р. Курейка, 6 – сиг бассейна р. Обь, 7 – сиг Захарова Рассоха; *б* – медианная сеть только для гаплотипов сигов оз. Кутарамакан. Числа на линиях связи – число мутаций. mv1–mv5 – невыявленные гаплотипы. Диаметр кружков пропорционален числу обнаруженных особей, имеющих данный гаплотип.

пуляции вернее определяется эффектом основателя. На данное предположение наталкивают высокая частота H_1 и отсутствие в звездобразной структуре минорных гаплотипов местных озерных сигов. Следует отметить, что уровни гаплотипического и нуклеотидного разнообразия внутри группировок достаточно высоки и сопоставимы с аналогичными показателями объединенной выборки. Относительно высокие генетические показатели характерны как для популяций, длительное время поддерживающих высокую эффективную численность, так и для популяций, сформировавшихся путем объединения с другими дистантными популяциями [55]. Однако популяция озерных сигов характеризуется минимальными значениями по-

казателей, что также свидетельствует об относительной молодости этой популяции.

Тесты на нейтральность эволюции, демография. Индексы нейтральности принимают отрицательные значения в случае экспансивного роста популяции или в случае действия отрицательного отбора, тогда как низкие и недостоверные значения большинства тестов скорее свидетельствуют о его нейтральности. Мы полагаем, что низкие и недостоверные значения обоих тестов в изучаемых нами популяциях наталкивают на мысль о законченности процессов гибридизации в популяциях сигов из оз. Кутарамакан, а отрицательные высокие значения тестов в популяциях сигов из бассейна р. Анабар предполагают продолжающуюся там

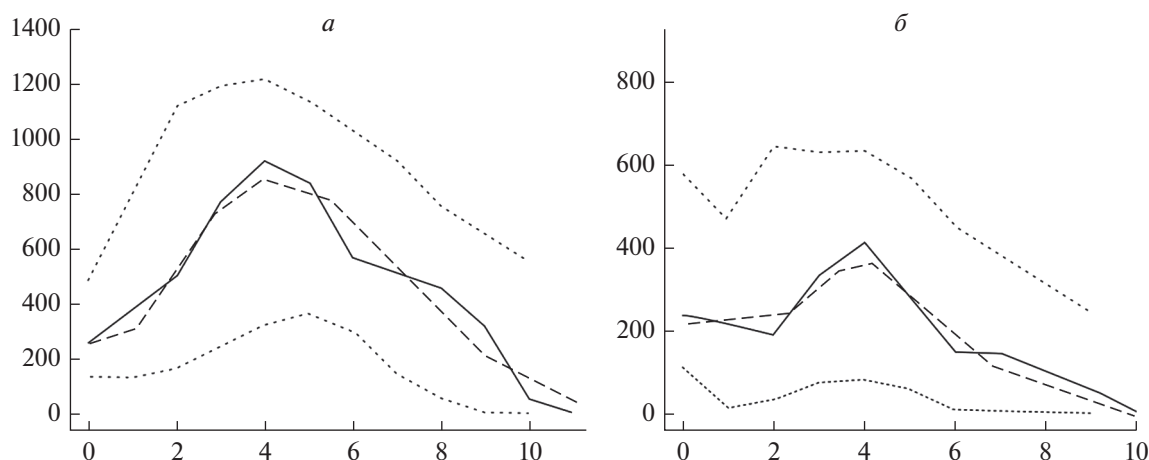


Рис. 6. График распределения числа попарных различий между нуклеотидными последовательностями (а) для всех изученных популяций (б) сигов оз. Кутарамакан. Сплошная линия — наблюдаемое распределение, крупная штриховка — ожидаемое распределение, мелкой штриховкой показан 95%-ный интервал.

экспансию. Однако недостоверные значения среднеквадратического отклонения ($SSD = 0.0016$, $p = 0.560$) и индекса шероховатости Харпендинга ($r = 0.0097$, $p = 0.791$) не позволяют отвергнуть ни одну из рассматриваемых гипотез. Противоположные знаки тестов предполагают, что в популяциях сигов из бассейнов рек п-ова Таймыр и сопредельных территорий проходят различные генетические процессы. Низкие значения F_{ST} подтверждают, что между морфологически дистантными популяциями происходит обширная гибридизация.

Визуальная диагностика различных форм сигов из оз. Кутарамакан в большинстве своем совпадает с диагностикой сигов по морфологическим признакам. В то же время визуальная диагностика сигов из оз. Кутарамакан совпадает с диагностикой по мтДНК только на 48.5% (рис. 5, I, II). Примерно половина сигов по морфологическим признакам диагностируются как озерно-речные, но имеют мтДНК озерных сигов, тогда как визуальная и генетическая диагностика аналогичных симпатрических сигов из р. Анабар показала 80% совпадений [25]. Анализ сигов из р. Курейка показал, что из восьми исследованных озерно-речных (по внешним признакам) сигов правильно диагностированы 4 экз. (50%). То есть в устье р. Курейка происходит гибридизация сигов, сопоставимая с таковой в р. Кутарамакан, но большая, чем в р. Анабар. Медианная сеть для сигов из оз. Кутарамакан указывает на тесную связь гаплотипов озерно-речных сигов с гаплотипами экологически близких сигов из р. Анабар и одной из филогенетических линий сигов из бассейна р. Обь [26]. Таким образом, можно утверждать, что заселение сигами речных систем п-ова Таймыр происходило из общего рефугиума [26]. Озерный сиг имеет более сложную структуру сети и тесно связан с не-

сколькими филогенетическими линиями сигов. В настоящее время мы не можем точно указать его место происхождения. По всей видимости, данная форма/вид арктических сигов имеет более длительную и сложную историю своего формирования [56, 57]. Нам представляется, что вселение в Хантайскую гидросистему озерно-речных сигов (вероятно, обского происхождения) произошло сразу же по окончании одного из крупных (возможно Зырянское) оледенений, тогда как озерные (ледниково-равнинные) сиги в данный период времени уже обитали в пресных или солоноватых приледниковых водоемах внешнего контура оледенения. Вселение обеих форм сигов в оз. Кутарамакан (из Хантайского озера) произошло, вероятно, одновременно и относительно недавно, на что указывает отсутствие в медианной сети минорных гаплотипов озерных сигов кутарамаканского происхождения и относительно низкое гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие. По всей видимости, озеро долгое время было закрыто для заселения локальными ледниками. Следует признать, что, несмотря на гибридизацию, филогенетические линии изучаемых форм/видов сигов на данных территориях обитают симпатрично уже достаточно длительный промежуток времени, сохраняя при этом морфологическую, экологическую и генетическую обособленность.

Согласно одной из точек зрения на оледенение п-ова Таймыр и сопредельных территорий, Анабарский щит оледенения не затронули [56]. Однако М.Г. Гросвальд указывает на присутствие в данном регионе следов оледенения [57]. Исследуя видовой состав рыб в р. Анабар, мы обнаружили, что здесь отсутствуют ленок *Brachymystax lenok* и сиг-валек *Prosopium cylindraceum*, которые обычны в бассейнах рек Оленек, Хатанга и Енисей. Различия видового состава рыб в соседних реках

можно объяснить наличием препятствия, ограничивающего их миграции. Таким препятствием мог быть ледник, стекавший в долину р. Анабар. По всей видимости, заселение сигами водоемов п-ова Таймыр было одновременным и напрямую связано со степенью оледенения конкретных, иногда незначительных по площади, территорий.

Авторы выражают глубокую благодарность старшему научному сотруднику ИСиЭЖ СО РАН С.А. Абрамову за помощь, оказанную при выполнении данного исследования.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI (AAAA-A16-116121410119-4) и региональным грантом 18-45-140053p_a.

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
2. Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2008. 324 с.
3. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Полярной комиссии. 1937. Вып. 30. С. 3–115.
4. Логашев М.В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование // Тр. Ин-та полярн. землед., животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во. 1940. Вып. 11. С. 7–72.
5. Михин В.А. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 5–43.
6. Михин В.А. Сиг-пыжьян реки Оленек // Вопр. ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 71–74.
7. Стерлягова М.А. Биология и промысел баунтовских сигов (*Coregonus lavaretus pidschian*) // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 2. С. 249–264.
8. Пирожников П.Л. О формообразовании у сиговых (Coregonidae, Pisces) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск. Наука, 1973. С. 132–142.
9. Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Изв. Гос. НИОРХ. Л. 1975. Т. 104. С. 5–17.
10. Романов Н.С. К экологии сига оз. Таймыр // Тр. Краснояр. отделения Сиб. НИИ и проектно-констр. ин-та рыбн. хоз-ва. 1975. Т. 10. С. 49–54.
11. Гундризер А.Н. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР // Вопр. биологии. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1978. С. 20–42.
12. 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.
13. Романов Н.С., Тюльпанов М.А. Ихтиофауна озера п-ова Таймыр. Вопросы хозяйственного рыболовства // География озера Таймыра. Л.: Наука, 1985. С. 139–183.
14. Романова Н.М., Романов Н.С. Питание озерного сига *Coregonus lavaretus pidschian* бассейна озера Таймыр // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 6. С. 978–982.
15. Новоселов А.П. Распространение сиговых рыб в озерах Архангельской области // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток, 1991. С. 23–316.
16. Пичугин М.Ю., Савваитова К.А., Максимов С.В., Груздева М.А. К анализу современного фенетического разнообразия сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Лама (Норило-Пясинские озера Таймыра) // Вопр. ихтиологии, 1995. Т. 35. Вып. 5. С. 572–579.
17. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 1. С. 58–66.
18. Стерлигова О.П., Савосин Д.С., Ильмаст Н.В. Сравнительная характеристика многотычинковых сигов *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) Сямозера и Тумасозера // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. Вып. 3. С. 427–432.
19. Кутаев С.П. К систематике *Coregonus lavaretus* complex Евразии // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 18–42.
20. Первозванский В.Я. Сиги *Coregonus lavaretus* (L.) водоемов системы р. Каменной // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Карелия: Петрозаводск, 1983. С. 42–74.
21. Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск, Наука, 1987. 295 с.
22. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов В.Д. Таксономический статус и происхождение некоторых экологических форм сигов вида *Coregonus lavaretus* (L.) из водоемов Сибири // Генетика. 2017. Т. 53. № 8. С. 922–932. <https://doi.org/10.7868/S0016675817080033>
23. 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.
24. 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. <https://doi.org/10.1127/1612-166X/2013/0064-0025>
25. Сендек Д.С., Иванов Е.В. О причинах генетической неоднородности обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* реки Анабар // Экол. генетика. 2017. Т. 15. № 3. С. 20–26. <https://doi.org/10.17816/ecogen15320>
26. Бочкарев Н.А., Пестрякова Л.А., Захаров Е.С. и др. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregoni-

- dae) р. Анабар: морфогенетическая структура популяций // Генетика. 2018. Т. 54. № 9. С. 1057–1067. <https://doi.org/10.1134/S0016675818090047>
27. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 3–466.
 28. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
 29. Шапошникова Г.Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 5(88). С. 749–767.
 30. Подлесный А.В., Лобовикова А.А. Рыбы Таймырского озера / Вопр. географии Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1951. № 2. С. 269–292.
 31. Романов В.И. Уровни морфо-экологической дивергенции лососевидных рыб некоторых крупных озер Таймырского полуострова // 3 Всес. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 265–267.
 32. Романов В.И., Бочкарев Н.А. К вопросу о статусе экологических форм сегов (*Coregonus lavaretus pidschian*) Таймырского озера // Вестник ТГПУ. 2009. Вып. 11(89). С. 186–193.
 33. Романов В.И., Зуикова Е.А., Бочкарев Н.А. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сегов рода *Coregonus* из озера Таймыр // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 3. С. 343–351. <https://doi.org/10.1134/S1995425516030136>
 34. Малолетко А.М., Малолетко В.А. Гидрография / Природа Хантайской гидросистемы. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1988. С. 103–116.
 35. Никулина Ю.С., Романов В.И., Беглецов О.А. Морфология пыжьяновидного сига озера Кутарамакан: Материалы 4-й междунар. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Новосибирский гос. аграрный ун-т, 2016. С. 56–58.
 36. Романов В.И. К вопросу об экологической структуре валька *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant) в пределах азиатской части ареала // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всес. симп. Часть 2. Животный мир. Магадан, 1983. С. 205–206.
 37. Бочкарев Н.А., Зуикова Е.И., Политов Д.В. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сеговых рыб / Под ред. Литвиненко А.И. и Решетникова Ю.С. Тюмень: ФГУП “Госрыбцентр”, 2013. С. 32–36.
 38. Правдин И.Ф. Вопросы методики ихтиологических исследований // Изв. Карело-Финского фил. академии наук. 1949. № 4. С. 31–42.
 39. Бочкарев Н.А., Зуикова 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.
 40. Klecka W.R. Discriminant analysis. QASS. Beverly Hills and London: SAGE Publications, Inc. Univ. Paper, 1980. 72 p.
 41. Mosimann J.E. Size allometry: Size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions // J. Am. Stat. Ass. 1970. V. 65. P. 930–945.
 42. Darroch J.N. Canonical and principal components of shape // Biometrika. 1985. V. 72. № 2. P. 241–252.
 43. Jolliffe I.T. Principal Component Analysis, 2nd edn. N.Y.: Springer-Verlag, 1986. 487 p.
 44. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие. М.: Высш. шк. 1980. 291 с.
 45. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis Palaeontologia Electronica. 2001. Available from: http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
 46. Романов В.И., Петлина А.П., Бабкина И.Б. Методы исследования пресноводных рыб Сибири: Учебное пособие. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2012. 256 с.
 47. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 2344 p.
 48. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian white-fish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the up-stream water bodies of the Ob and Yenisei rivers // Evol. Ecol. 2011. V. 25. P. 557–572. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9437-7>
 49. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
 50. Exoffier L., Smouse P.E. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. 1992. V. 131. P. 479–491.
 51. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. Genetics // 1989. V. 123(3). P. 585–595. PMID: 2513255
 52. Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. V. 147(2). P. 915–925. PMID: 9335623
 53. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Boil. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
 54. Бочкарев Н.А., Зуикова Е.И. Сравнительная характеристика сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) из оз. Каракуль и р. Большой Абакан – к вопросу о вторичной интерградации сегов в бассейне верхнего и среднего течения р. Енисей // Тр. ИСЭЖ СО РАН. 2010. Вып. 46. С. 187–211.
 55. Avise J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 2000.
 56. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. V. 23(11–13). P. 1313–1332. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.12.009>
 57. Гросвальд М.Г., Котляков В.М. Великая приледниковая система стока Северной Азии и ее значение для межрегиональных корреляций // Четвертичный период. Палеогеография и литология: Сб. науч. трудов. Кишинев: Штииница, 1989. С. 5–13.

**Morphological and Genetic Variability of Sympatric Whitefishes
of the *Coregonus lavaretus pidschian* Complex from Lake Kutaramakan
of the Khantaysk Drainage System (the Taimyr Peninsula)**

**N. A. Bochkarev^{a, *}, E. I. Zuykova^a, V. I. Romanov^b, I. A. Cherdantsev^b, O. A. Begletsov^c,
E. S. Zakharov^{d, e}, L. A. Ushnitskaya^e, N. N. Osipova^e, and L. A. Pestryakova^e**

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

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

^c*Taimyr Nature Reserves, Norilsk, 663305 Russia*

^d*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia*

^e*Amnosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677980 Russia*

^{*}*e-mail: ih@eco.nsc.ru*

The results of the morphogenetic analysis of the sympatric forms/species of whitefishes of the *Coregonus lavaretus pidschian* (*Coregonus pidschian*) complex from Lake Kutaramakan of the Khantaysk drainage system (the Taimyr Peninsula) are presented in this article. It is revealed that the studied whitefish forms/species do not differ on the number of gill rakers on the first branchial arch, but well distinguished on the number of lateral line scales, on the most plastic traits and based on biological characteristics. The analysis of variability of the ND1 gene of the mitochondrial DNA showed that whitefishes from Lake Kutaramakan belong to two different phylogenetic lineages which were earlier found in water bodies of the Taimyr Peninsula, the Ob, Yenisei, and Anabar rivers. It is shown that a part of the whitefish haplotypes hypothetically belongs to a *pidschian*-like whitefish the basin of the Ob River, and other part belongs to *C. lavaretus pidschian natio glacialis* (*C. lavaretus pidschian glacialis*). Compared to whitefishes from the Anabar River where similar forms are strongly differentiated there is considerable hybridization between them in Lake Kutaramakan.

Keywords: ecological form, *Coregonus lavaretus pidschian*, *C. lavaretus glacialis*, mtDNA, haplotypes, Taimyr Peninsula, Khantaysk Lake, Kutaramakan Lake.