

УДК 575.174.015.3

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ СИГА ОЗЕРА КУЭТСЬЯРВИ (БАССЕЙН РЕКИ ПАСВИК, МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2022 г. Е. М. Зубова^{1, *}, Н. А. Кашулин¹, П. М. Терентьев¹, В. В. Соколов², Д. В. Политов^{2, **}

¹Институт промышленной экологии Севера Кольского
научного центра Российской академии наук, Мурманская обл., Апатиты, Россия

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

*e-mail: seelewolf84@yandex.ru

**e-mail: dmitri_p@inbox.ru

Поступила в редакцию 15.07.2022 г.

После доработки 23.07.2022 г.

Принята к публикации 25.07.2022 г.

Исследование посвящено морфоэкологическому и генетическому анализу дифференциации форм сига *Coregonus lavaretus* L. *sensu lato* (Teleostei: Salmoniformes: Coregoninae) оз. Куэtságьярви, расположенного в нижнем течении одной из крупнейших на севере Европы озерно-речной системы Инари–Пасвик (бассейн Баренцева моря). Выявлено четыре формы сига: медленно и быстрорастущая среднетычинковая и медленно и быстрорастущая малотычинковая. Показано, что на фоне выраженных и устойчивых различий по числу жаберных тычинок, форме головы, скорости роста и трофическим особенностям дифференциация по частотам аллозимных локусов практически отсутствует. Результаты подтверждают анализ многолокусных аллозимных генотипов с помощью байесовской кластеризации в программе Structure, который не выявил различий в доле исходных кластеров между формами. В качестве объяснения наблюдаемой картины мы рассматриваем недавнюю и неполную изоляцию описанных форм, фенотипические различия которых могут определяться эпигенетическими особенностями.

Ключевые слова: сиг, популяционная структура, симпатрические формы, морфология, питание, скорость роста, аллозимы, дифференциация

DOI: 10.31857/S0042132422050131

ВВЕДЕНИЕ

Распространенный в водоемах Фенноскандии сиг *Coregonus lavaretus* (L.) *sensu lato* (Teleostei: Salmoniformes: Coregoninae) демонстрирует широкий фенотипический полиморфизм с выраженной трофической специализацией форм, результирующей в формировании как аллопатрических, так и симпатрических популяций, различающихся по морфологии, жизненному циклу, использованию ниш и генетическим показателям (Kahilainen et al., 2004, 2007, 2009, 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008, 2010, 2013; Harrod et al., 2010; Præbel et al., 2013; Zubova et al., 2022 и др.). Наиболее выраженная экологическая дивергенция у европейского сига (от 2 до 4 форм) наблюдается в больших и глубоких озерах, расположенных в бассейнах крупных рек Северной Фенноскандии (Kahilainen, Østbye, 2006; Häkli et al., 2018; Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022). Эти озера характеризуются относительно равномерным распределением местообитаний,

различающихся экологическими условиями, более высокой продуктивностью, по сравнению небольшими озерами, и низким видовым разнообразием ихтиофауны (Østbye et al., 2006; Siwertsson et al., 2010; Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022).

В этом плане оз. Куэtságьярви, расположенное в нижнем течении одной из крупнейших на севере Европы озерно-речной системе Инари–Пасвик (бас. Баренцева моря), является уникальным объектом, поскольку в этом относительно небольшом и интенсивно загрязняемом сточными водами металлургического комбината водоеме обитает полиморфная популяция сига, поддерживающая высокую численность, несмотря на значительную токсичность водной среды (Лукин, Кашулин, 1991; Кашулин, Решетников, 1995; Зубова и др., 2019; Nøst et al., 1991; Amundsen et al., 1993, 1997, 1999, 2006; Moiseenko et al., 1994; Bøhn, Amundsen, 1998; Lukin et al., 2003; Kahilainen et al., 2004, 2007, 2009, 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008, 2010; Harrod et al., 2010; Præbel

et al., 2013; Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022). В результате деятельности металлургического комбината “Печенганикель” в водах (Кашулин и др., 2013; Ylikörkkö et al., 2014) и донных отложениях (Кашулин и др., 2013; Dauvalter, Rognerud, 2001; Dauvalter et al., 2011) озера отмечаются чрезвычайно высокие концентрации тяжелых металлов. Выделяемые в этом водоеме четыре формы сига различаются как стратегиями жизненного цикла, так и местами обитания (Зубова и др., 2019). Они различаются совокупностью пластических и меристических признаков, размерно-весовыми показателями и, соответственно, темпами линейного роста: крупный малотычинковый — быстрорастущий сиг с небольшими глазами, полунижним или конечным ртом, острым рылом; мелкий малотычинковый — медленно растущий сиг с большими глазами, нижним ртом, тупым рылом; крупный среднетычинковый — быстрорастущий сиг с небольшими глазами, полунижним или конечным ртом и мелкий среднетычинковый — медленно растущий сиг с выраженными большими глазами, верхним ртом. Мелкий малотычинковый сиг преимущественно обитает в профундальной зоне водоема, мелкий среднетычинковый — в пелагиали; крупные мало- и среднетычинковые — в литорали (Зубова и др., 2019; Zubova et al., 2022).

В то же время до конца не выяснены степень сегрегации форм и механизмы пополнения популяции. Анализ многолетней динамики соотношений экологических форм сига и их характеристик в различные периоды исследования в оз. Куэтсъярви (Zubova et al., 2020) позволяет выдвинуть предположение о существовании единой полиморфной популяции сига, включающей несходных особей, скрещивание между которыми высоко вероятно, так и о группе репродуктивно изолированных субпопуляций (Мина, 1986). Окончательный вывод невозможно сделать без современных генетических методов исследования.

Цель настоящей работы — изучение морфоэкологической и генетической дифференциации симпатрических форм сига оз. Куэтсъярви.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика водоема. Оз. Куэтсъярви является частью озерно-речной системы пограничной р. Пасвик, с которой соединяется небольшой протокой (рис. 1). По форме это удлинненное озеро ледникового происхождения длиной — 11.6 км и наибольшей шириной — 2.8 км. Площадь озера — 17.0 км², максимальная глубина — 37 м. Показатель условного водообмена равен 1.55. Озеро является одним из самых загрязненных в Мурманской обл. (Кашулин и др., 1999, 2013; Zubova et al., 2020). Через р. Колос-йоки поступает основная часть сточных вод комбината “Печенганикель” (закрыт в 2022 г.). Основными загрязняющими эле-

ментами являлись Ni, Cu и Co, а также сопутствующие халькофильные элементы — Pb, As, Cd и Hg. Также большое влияние на окружающую среду оказывали токсичные соединения, выбрасываемые в атмосферу и осаждающиеся на территории водосбора. Вода в озере является слабощелочной со средними значениями общей минерализации — 69.0 мг/л, щелочности — 286 мэкв/л. Концентрации Ni и Cu составляют 133 (110–161) мкг/л и 14.5 (10.4–22.0) мкг/л соответственно (Dauvalter et al., 2011; Zubova et al., 2020). Это превышает фоновые уровни содержания в поверхностных водах Мурманской обл. Ni (более чем в 200 раз) и Cu (в 20 раз) (Kashulin et al., 2017). По содержанию биогенных элементов, определяемому сбросом коммунальных сточных вод пгт. Никель, озеро характеризуется как эвтрофное. Наибольшая концентрация $P_{\text{общ.}}$ (до 17 мкг/л) и $N_{\text{общ.}}$ (до 337 мкг/л) отмечается в летний период (Zubova et al., 2020).

В составе фитопланктона Куэтсъярви увеличилась доля цианопрокариот и зеленых водорослей наряду с сокращением численности диатомовых и золотистых водорослей. При этом средняя биомасса фитопланктона в несколько раз превышает фоновые значения и соответствует β-мезотрофному трофическому статусу. Зоопланктон озера отличается аномально высокими количественными характеристиками. Общая численность организмов составляет до 722.8–1254.3 тыс. экз/м³, биомасса — до 1.3–3.5 г/м³ (переходный от α- к β-мезотрофному). Количество видов зообентоса превышает 20, среди которых доминируют хирономиды (60–80%). Численность бентофауны в прибрежной зоне составляет в среднем 1680 экз./м², биомасса 7.5 г/м² (β-мезотрофный трофический статус). Основу литоральных сообществ зообентоса формируют хирономиды, субдоминанты — ручейники и полужесткокрылые. С увеличением глубины разнообразие фауны и количественные показатели зообентоса снижается. Основу донной фауны глубоководных участков оз. Куэтсъярви формируют хирономиды и олигохеты. Численность зообентоса в зоне профундали составляет в среднем 506 экз./м², биомасса — 2.1 г/м² (олиготрофный трофический статус) (Zubova et al., 2020).

Ихтиофауна озера включает восемь аборигенных видов, относящихся к шести семействам рыб: кумжа *Salmo trutta*, сиг, хариус *Thymallus thymallus*, щука *Esox lucius*, окунь *Perca fluviatilis*, налим *Lota lota*, гольян *Phoxinus phoxinus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. Следует отметить инвазивный вид — европейскую ряпушку *C. albula*, интродуцированную с 1960-х гг. в финском оз. Инари и впоследствии (с начала 1990-х гг.) распространившуюся по всему бассейну р. Пасвик (Кашулин и др., 1999; Amundsen et al., 1999; Zubova et al., 2022).

Сбор и анализ выборок сига. Рыбу отлавливали в сентябре 2015 и 2020 гг. жаберными сетями во всех

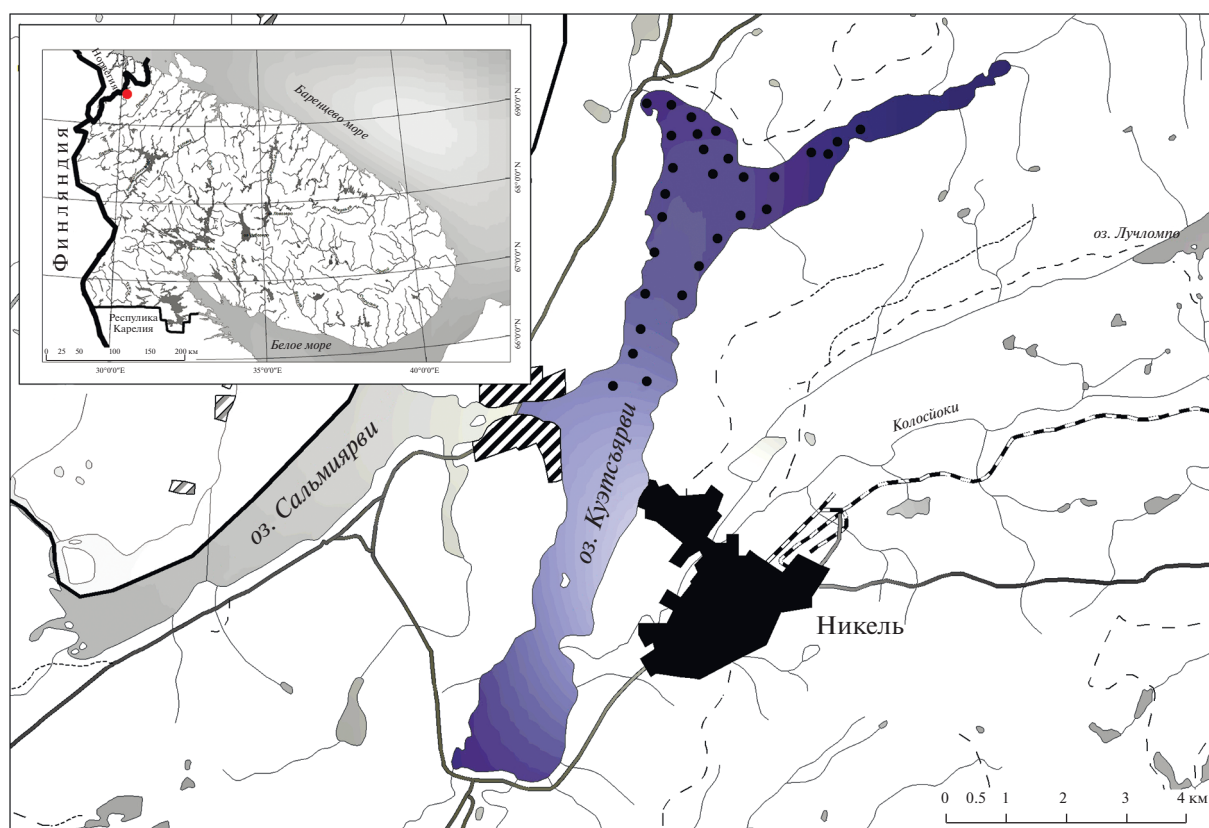


Рис. 1. Карта-схема оз. Куэтсъярви и места сбора выборок сига (●) в 2015 и 2020 гг. На врезке — положение оз. Куэтсъярви на карте Кольского п-ва.

трех экологических зонах озера (литоральной, пелагической и профундальной). В литоральной зоне (на глубине 1.5–3 м) использовались сети длиной 25 м и высотой 1.5 м с ячейками 10, 12, 16, 18, 20, 30, 35, 40, 45, 50, 55 и 60 мм (для ловли рыбы длиной ≥ 5 см). Сети устанавливали группами по 1–2 штуки перпендикулярно берегу на участках с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами более 18 м ставили до 10 сетей с различным сочетанием размеров ячеек в одной группе. В пелагиали водоема использовали плавные многоячеистые жаберные сети Nordic высотой 3 м и длиной 30 м, состоящие из секций по 2.5 м со стандартным набором ячеек. Всего было выловлено 250 экземпляров сига. Рыбу фотографировали для морфологических исследований (Бочкарев и др., 2013; Мелехин и др., 2021; Kahilainen, Østbye, 2006) и далее обрабатывали по стандартной методике (Сидоров, Решетников, 2014). Для выделения внутривидовых группировок подсчитывали тычинки на первой жаберной дуге (табл. 1) и измерялись их размеры (Правдин, 1966). Сравнение выборок проводили с помощью t -критерия Стьюдента. Исследование темпов линейного роста сига по чешуе проводилось, согласно методике Е.М. Зубовой (Зубова, 2015) (табл. 1). Для изучения питания

рыб желудки сигов извлекались и фиксировались в 70%-ном растворе этилового спирта с последующим анализом их содержания (Методическое..., 1974). Рацион сига преимущественно исследовался у особей размером более 10 см, что снижает влияние сдвигов онтогенетических ниш (Sandlund et al., 1992). Пищевые объекты идентифицировали (по возможности) до уровня семейства или рода (Определитель..., 2000, 2001, 2016). Для характеристики спектра питания использовали IR — показатель относительной значимости: $IR = (Fi - Pi / \sum FiPi) \times 100\%$, где: Fi — частота встречаемости каждого компонента пищи, Pi — доля по массе; значение i изменяется от 1 до n (n — количество видов пищевых компонентов в пищевом комке) (Popova, Reshetnikov, 2011).

Аллозимный анализ. Для выявления электрофоретической изменчивости аллозимов использовали методику электрофореза в крахмальном геле, описанную ранее более подробно (Politov et al., 2002). Ткани скелетных мышц и печени для аллозимного анализа замораживали сначала на -20°C , затем, после транспортировки в лабораторию (на базе лаб. популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН), хранили на -70°C до проведения электрофореза. Ферменты экстрагировали

Таблица 1. Характеристика использованного ихтиологического материала из оз. Куэтсьярви (суммарно 2015 и 2020 гг.)

Исследование	Число рыб, n
Линейно-весовых характеристик	250
Жаберного аппарата	247
Возраста	250
Темпа линейного роста	250
Содержимого желудков	91
Пластических и меристических признаков (число прободенных чешуй в боковой линии)	199
Изоферментных генетических маркеров	159

в буфере PIPES (Aebersold et al., 1987) путем механической гомогенизации в 1.5 мл пробирках типа “эппендорф” и инкубации при +4°C в течение ночи. Перед внесением в гель гомогенаты центрифугировали в настольной центрифуге с охлаждением (Eppendorf 5317R) при 13000 об./мин в течение 10 мин. Электрофорез проводили в 13%-ном крахмальном геле (частично гидролизированный крахмал готовили сами в лаборатории) в горизонтальных камерах при 180°C с контролем миграции по метке бромистого. Для разделения использовали три буферные системы (табл. 2). После электрофореза тонкие (1–1.5 мм) срезы геля окрашивали с помощью стандартных рецептов гистохимического окрашивания (Aebersold et al., 1987) для выявления специфической ферментативной активности в зонах локализации аллозимов. Локусы обозначали в соответствии с номенклатурой Шекли с соавт. (Shaklee et al., 1990).

Статистический анализ аллозимной изменчивости. Для изменчивых локусов матрица генотипов была обработана в надстройке для электронной таблицы MSExcel – GenAlEx 6.503 (Peakall, Smouse, 2006, 2012). Рассчитаны аллельные и генотипические частоты, аллельное разнообразие, наблюдаемая (H_O) и ожидаемая (H_E) гетерозиготности, внутривидовый (F) и межвидовый (F_{ST}) коэффициенты инбридинга. Дальнейший анализ матрицы многолокусных генотипов по изменчивым локусам проводили в программе Structure v2.3.4 (Pritchard et al., 2000) со следующими рекомендованными для симпатрических выборов параметрами и опциями (Falush et al., 2003; Hubisz et al., 2009): модель наследования – “admixture”; частоты аллелей скоррелированы, период “разогрева” 100000 итераций, основной цикл 1000000 итераций, флаг UsePopInfo = 0. Наиболее вероятное число исходных кластеров k определялось по методу Эванно (Evanno et al., 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав уловов. В 2015 г. в уловах из оз. Куэтсьярви доминировал сиг (70%), субдоминантными видами были речной окунь (16%) и европей-

ская ряпушка (12%). В 2020 г. доля сига в уловах составила всего 35%, тогда как численность речного окуня значительно увеличилась, и его доля в уловах стала достигать 37%. В 2020 г. было выловлено всего 2 экземпляра европейской ряпушки (1% от уловов).

Морфометрия. Распределение сигов по числу тычинок на первой жаберной дуге имеет явную бимодальность (рис. 2) – моды со средним значением 22.9 ± 0.26 (размах изменчивости от 17 до 31) и 32.6 ± 0.23 (от 27 до 42) можно считать малотычинковой (далее *sr*) и среднетычинковой (*mr*) формами соответственно. Тычинки этих форм также отличаются внешним видом. *Sr*-сиги имели утолщенные и короткие тычинки, *mr*-сиги – тонкие и удлиненные. Соотношение форм сига в пробах составило в среднем 2 : 1 в пользу *mr*.

Морфометрический анализ позволил выделить дополнительные группы сигов, отличающиеся строением головы. Среди *sr*-сигов встречались особи: 1) с большими глазами, нижним ртом, тупым рылом (далее *sr1*); 2) с меньшими глазами, полунижним или конечным ртом, острым рылом (*sr2*). Среди сигов *mr* встречались особи: 1) с ярко выраженными большими глазами, верхним ртом (*mr1*); 2) с меньшими глазами, полунижним или конечным ртом, острым рылом (*mr2*). Однако выделенные группы сига *sr2* и *mr2* практически не различались по морфологии отделов головы, и их идентификация основывалась только на строении жаберного аппарата. Соотношение четырех групп сигов было следующим: *sr1* – 34% (84 особи); *sr2* – 3% (8 особей), *mr1* – 33% (82 особи), *mr2* – 30% (76 особей). Большая часть сигов *sr1* (74%) была поймана в профундальной зоне озера, *sr2* были одинаково представлены как в литорали, так и в профундали (по 50%); в пелагиали было выловлено 61% *mr1*, в литорали – 63% *mr2*.

В табл. 3 представлены 2 счетных и 17 пластических морфологических признаков сигов оз. Куэтсьярви и их масса. Половые различия по этим признакам не обнаружены.

Структура жаберного аппарата (число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, относительная длина центральных жаберных тычинок) у

Таблица 2. Ферментные и буферные системы, использованные для электрофоретического разделения, и интерпретируемые кодирующие аллозимные локусы

Ферментная система	Аббревиатура	Номер по Е. С.	Буферная система	Ткань	Локусы
Аконитатгидратаза	ACO	4.2.1.3	A1	M	<i>ACO-1*</i> <i>ACO-2*</i>
Алкогольдегидрогеназа	ADH	1.1.1.1	B	L	<i>ADH*</i>
Креатинкиназа	CK	2.7.3.2	B	M	<i>CK-A1,2*</i> <i>CK'(CK-3*)</i>
Эстераза	EST	3.1.1.*	B	L	<i>EST-1*</i>
Флуоресцентная эстераза (эстераза D)	EST-D	3.1.*.*	B	M	<i>EST-D*</i>
Глюкозо-6-фосфатизомераза	GPI-A	5.3.1.9	B	M	<i>GPI-A1,2*</i>
	GPI-B			L	<i>GPI-B1*</i>
				L, M	<i>GPI-B2*</i>
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	G3PDH	1.1.1.8	A1, A2	L	<i>G3PDH-1,2*</i>
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	A2	M	<i>IDH-1,2*</i>
				L	<i>IDH-3,4*</i>
Идитолдегидрогеназа	IDDH	1.1.1.14	B	L	<i>IDDH-1,2*</i>
Лактатдегидрогеназа	LDH	1.1.1.27	B	M	<i>LDH-A1,2*</i> <i>LDH-B1,2*</i>
НАД-зависимая малатдегидрогеназа	sMDH-A	1.1.1.37	A1	L, M	<i>sMDH-A1,2*</i>
	sMDH-B			M, L	<i>sMDH-B1,2*</i>
	mMDH				<i>mMDH*</i>
НАДФ-зависимая малатдегидрогеназа (малик-экзим)	mMEP	1.1.1.40	A1	M	<i>mMEP-1,2*</i>
	sMEP				<i>sMEP-3,4*</i>
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGDH	1.1.1.44	A1, A2	M	<i>6-PGDH*</i>
Фосфоглюкомутаза	PGM	5.4.2.2	B	M	<i>PGM-1*</i>
				M, L	<i>PGM-2*</i>
Супероксиддисмутаза	mSOD	1.15.1.1	B	L	<i>mSOD*</i>
	sSOD			L, M	<i>sSOD*</i>

Примечание: ткани: М — белая скелетная мышца, L — печень. Буферные системы: A1 — морфолин-цитратная, pH 6.3 (Clayton, Tretiak, 1971), A2 — морфолин-цитратная, pH 8.0 (Clayton, Tretiak, 1971), B — трис-цитрат, pH 8.5 (гелевый буфер) / LiOH-боратная, pH 8.1 (электродный буфер) (Ridgeway et al., 1970).

четырёх групп сигов различалась ($p = 0.05$) и уменьшалась следующим образом: $mr1 > mr2 > sr2 > sr1$ (табл. 2). Выделенные группы сигов имели разные ($p = 0.01$) средние линейно-весовые показатели: $sr1 > mr2 > sr1 > mr1$ (табл. 2). Наиболее полный анализ морфологических характеристик четырех

внутривидовых группировок сига оз. Куэтсьярви представлен в работе Е.М. Зубовой (2019).

Возрастной состав, особенности линейно-весовых показателей и созревание. Группы $sr1$ и $sr2$ были представлены особями в возрасте от 1+ до 9+ и от 2+ до 6+ лет соответственно. У первых преоб-

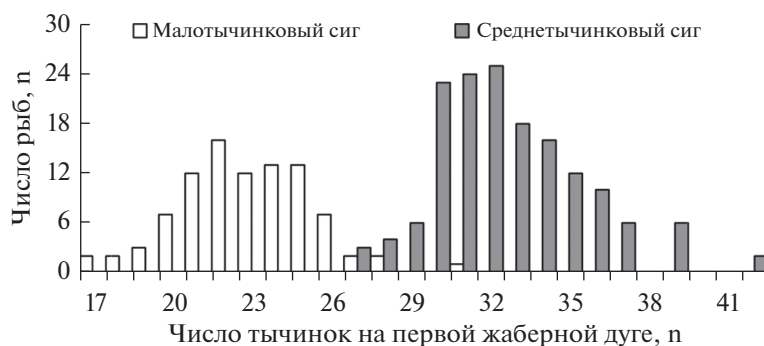
**Рис. 2.** Распределение особей сига по числу тычинок на первой жаберной дуге в оз. Куэтсьярви в 2015 и 2020 гг.

Таблица 3. Значения некоторых промеров тела внутривидовых группировок европейского сига из оз. Куэтсьярви в 2015 и 2020 гг.

Признаки	<i>sr1</i>	<i>sr2</i>	<i>mr1</i>	<i>mr2</i>
Длина (<i>FL</i>), мм	168 ± 3.47	243.0 ± 19.0	116.4 ± 1.68	205.1 ± 5.35
Масса, г	53 ± 3.40	187.4 ± 45.58	14.9 ± 0.86	109.7 ± 10.87
Число тычинок на первой жаберной дуге, n	22.7 ± 0.28	24.8 ± 0.45	33.3 ± 0.35	31.9 ± 0.27
Длина наибольшей жаберной тычинки, % от длины жаберной дуги	10.8 ± 0.20	12.1 ± 0.53	20.0 ± 0.37	15.8 ± 0.31
Число прободенных чешуй в боковой линии, n	84.2 ± 0.52	91.0 ± 2.04	84.3 ± 0.47	90.0 ± 0.56
% <i>FL</i>				
Длина жаберной дуги	12.0 ± 0.16	11.1 ± 0.18	12.7 ± 0.14	11.2 ± 0.12
Длина рыла	4.5 ± 0.08	4.3 ± 0.28	4.8 ± 0.09	4.2 ± 0.09
Горизонтальный диаметр глаза	5.4 ± 0.08	4.3 ± 0.22	6.1 ± 0.06	4.6 ± 0.06
Вертикальный диаметр глаза	5.3 ± 0.16	4.5 ± 0.57	6.0 ± 0.09	4.7 ± 0.14
Заглазничный отдел головы	10.7 ± 0.14	9.7 ± 0.32	10.3 ± 0.15	9.6 ± 0.13
Длина верхней челюсти	5.9 ± 0.09	5.1 ± 0.28	7.2 ± 0.12	5.3 ± 0.09
Длина нижней челюсти	8.6 ± 0.13	7.9 ± 0.37	10.1 ± 0.14	8.1 ± 0.13
Длина головы	19.9 ± 0.24	17.8 ± 0.82	21.1 ± 0.30	17.7 ± 0.24
Высота головы у затылка	14.8 ± 0.12	13.3 ± 0.23	14.4 ± 0.09	13.4 ± 0.09
Наибольшая высота тела	21.3 ± 0.22	22.0 ± 0.85	19.0 ± 0.17	20.5 ± 0.22
Наименьшая высота тела	6.7 ± 0.04	7.3 ± 0.18	6.4 ± 0.03	6.8 ± 0.04
Длина спинного плавника	16.7 ± 0.25	16.5 ± 0.56	16.0 ± 0.28	15.6 ± 0.21
Длина грудного плавника	16.6 ± 0.30	14.6 ± 0.62	15.9 ± 0.27	13.9 ± 0.20
Длина брюшного плавника	14.0 ± 0.26	13.0 ± 0.64	13.4 ± 0.25	12.8 ± 0.20
Длина анального плавника	9.6 ± 0.18	8.9 ± 0.38	8.8 ± 0.17	8.6 ± 0.16

Примечание: в таблице представлены средние значения признаков и их ошибки.

ладали рыбы в возрасте 2+ и 5+–6+ лет (70%), а у вторых – преобладающий возраст неизвестен из-за малочисленности рыб. Наблюдаемая длина и масса сигов *sr2* были достоверно выше ($p = 0.001$) во всех возрастах по сравнению с *sr1* (рис. 3а, б). Кроме того, *mr1* и *mr2* были представлены особями в возрасте от 1+ до 10+ и от 1+ до 9+ лет соответственно. У первых в уловах преобладали рыбы в возрасте от 2+ до 4+ лет (91%), у вторых – от 2+ до 5+ лет (82%). Как и у *sr*-сигов размерно-весовые показатели сига *mr2* были выше ($p = 0.001$) во всех возрастных группах по сравнению с сигом *mr1* (рис. 3а, б). При изучении индивидуальных темпов линейного роста у *sr*- и *mr*-сигов, начиная со второго–третьего года жизни, были обнаружены медленнорастущие (*sr1* и *mr1*) и быстрорастущие (*sr2* и *mr2*) группировки (рис. 3в). Самые медленнорастущие сиги *mr1* начинают созревать при наименьших размерах и массе, по сравнению с другими внутривидовыми группами сигов оз. Куэтсьярви – при длине тела 100–104 мм и массе 7–8 г в возрасте 2+ лет, чаще – при средней длине 118 мм и массе 15 г в возрасте от 2+ до 4+ лет. Быстрорастущие особи *mr2* созрели при крупных размерах тела: при длине 160–325 мм и массе 41–403 г в

возрасте от 2+ до 3+ лет и при средней длине 242 мм и массе 185 г. г в возрасте от 4+ до 6+ лет. Медленнорастущие *sr1* начинают созревать при длине 116–135 мм и массе 14–22 г в возрасте от 2+ до 3+ лет и при средней длине 177 мм и массе 60 г в возрасте 2+ лет и 5+–6+ лет. Среди быстрорастущих *sr2* половозрелых особей обнаружено не было.

Особенности питания. Питание у *sr1*- (длиной 93–238 мм) и *mr1*- (119–248 мм) форм сигов было близким и в основном включало личинок и куколок хирономид (*Chironomus*, *Micropsetra*, *Procladius*, *Psectrocladius*, *Sergentia*, *Strictochironomus*). Значение индекса относительной значимости (далее *IR*) для хирономид у первых достигало 81%, у вторых – 78% (рис. 4а, в). В составе пищевого комка у *mr1*-сига кроме хирономид были обнаружены только ракушечные раки (*Cypridopsis*) (*IR* = 11%) (рис. 4в), у *sr1*-сига – зоопланктонные организмы (чаще веслоногие ракообразные *Acanthocyclops*, а также ветвистоусые ракообразные *Eurycercus* и представители отряда *Cyclopoida*), двустворчатые моллюски (*Euglesa*) (рис. 4а).

У немногочисленного *sr2*-сига (240–407 мм) в оз. Куэтсьярви большее значение в питании име-

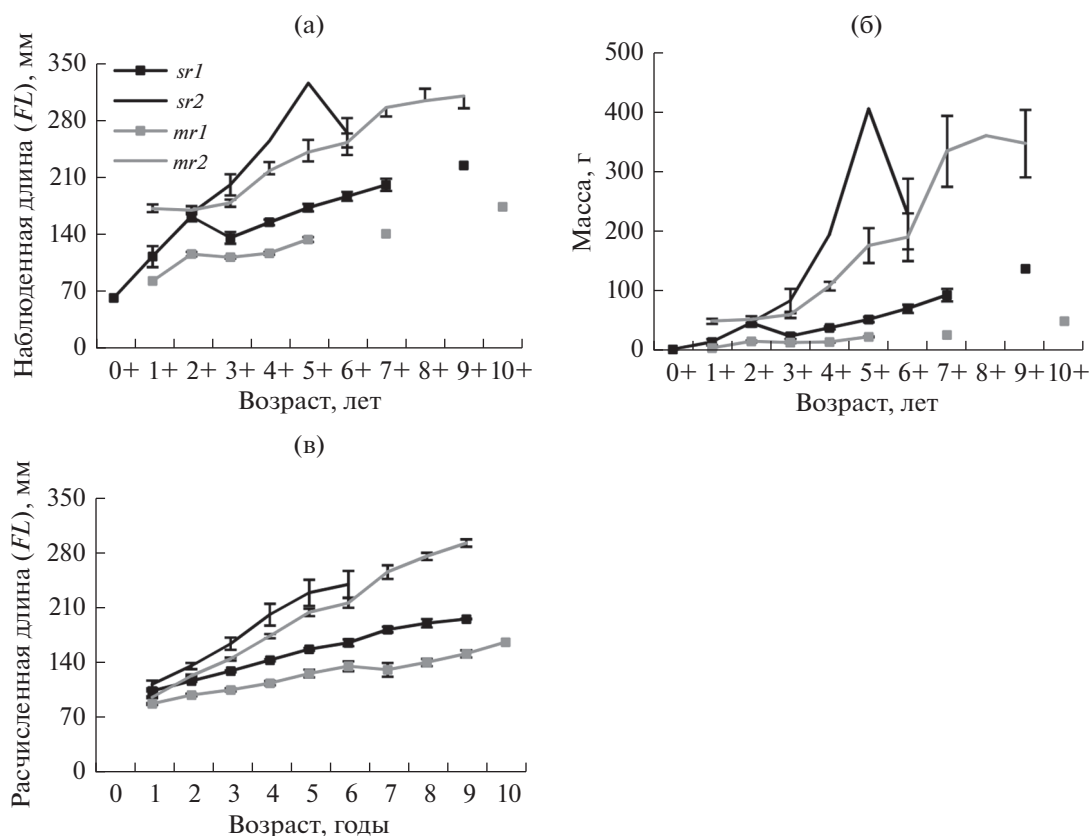


Рис. 3. Средние значения наблюдаемой длины (FL), мм (а), массы, г (б) и расчисленной длины (FL), мм (в) различных внутривидовых группировок сига в оз. Куэтсьярви в 2015 и 2020 гг. Здесь и рис. 4, табл. 4: *sr1* — медленно растущий (мелкий) малотычинковый сиг, *sr2* — быстро растущий (крупный) малотычинковый сиг, *mr1* — медленно растущий (мелкий) среднетычинковый сиг, *mr2* — быстро растущий (крупный) среднетычинковый сиг.

ли личинки и куколки ручейников родов *Athrip-sodes*, *Molanna* и *Mystacides*. Величина IR для них достигала 94% (рис. 4б). Небольшое значение в питании этой формы сига имели двусторчатые (*Euglesa*) и брюхоногие моллюски (*Limnea*, *Valvata*), личинки хирономид (*Diamesa*, *Procladius*, *Strictochironomus*), икра рыб и зоопланктонные организмы (*Acanthocyclops*) (рис. 4б).

Питание *mr2*-сига (130–307 мм) в оз. Куэтсьярви было более разнообразным, чем у предыдущих трех форм сига этого озера и включало представителей 9 групп беспозвоночных животных и рыбу (табл. 4г). Вклад в питание *mr2*-сига зоопланктонных и бентосных организмов был почти одинаковым, значение IR составляло 51.23 и 45.02% соответственно (рис. 4г). Зоопланктонные организмы были представлены как веслоногими (*Acanthocyclops*), так и ветвистоусыми (*Alona*, *Bosmina*, *Camptocercus*, *Eurycercus*) ракообразными. Среди макрозообентосных организмов наибольшую роль в питании играли личинки и куколки ручейников (*Agraylea*, *Athrip-sodes*, *Mystacides* и *Phryganea*) ($IR = 34.13\%$). На долю личинок и куколок хирономид (*Ablabesmya*,

Chironomus, *Cricitopus*, *Mallochella*, *Microtendipes*, *Palpomia*, *Procladius*, *Prodiamesa*, *Psectrocladius*, *Sergentia*, *Strictochironomus*) приходилось 10.15% IR (рис. 4г). Двусторчатые и брюхоногие моллюски (*Euglesa*, *Limnea*, *Valvata*) составляли менее 1% IR . В желудках данной формы сига также встречались воздушные насекомые отрядов жесткокрылые (*Carabidae*) и перепончатокрылые (*Myrmicinae*, *Sphecidae*) (рис. 4г). Девятииглая колюшка была обнаружена у *mr2*-формы сига длиной 275 мм.

Аллозимный анализ. По мономорфным локусам во всех выборках, соответствующих разным формам сига оз. Куэтсьярви, были зафиксированы одинаковые аллели. По полиморфным локусам во всех выборках доминировали одни и те же аллели, различия в частотах были минимальны и не значимы (по точному критерию Фишера). Абсолютная разница в частотах для сравнений, включающих малочисленную выборку малотычинкового крупного сига, достигала нескольких десятых, однако это объясняется малой численностью этой выборки.

Значения показателей аллельного разнообразия N_a и N_e , наблюдаемой и ожидаемой гетерози-

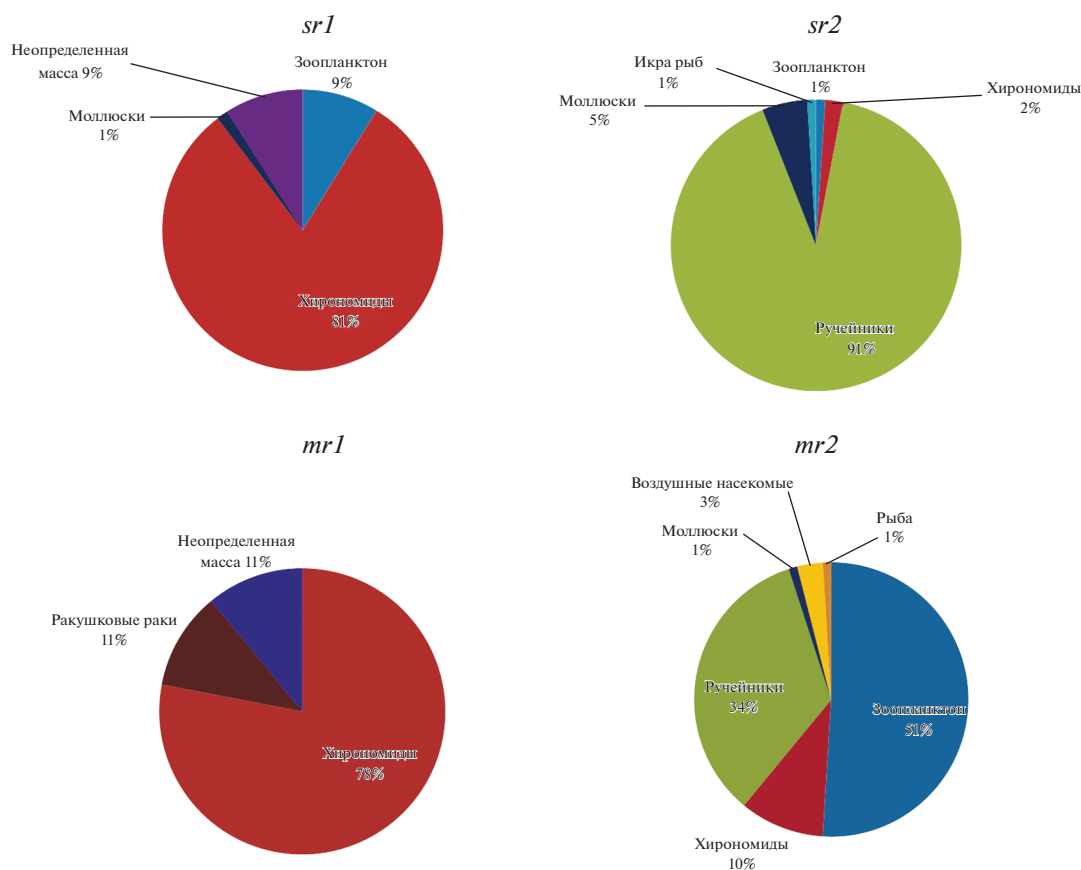


Рис. 4. Питание различных внутривидовых группировок сига, согласно индексу относительной значимости (IR , %) в оз. Куэтсьярви в 2015 и 2020 гг.

готности также были близкими в выборках исследованных форм сигов (табл. 4).

Среднелокусное значение показателя межпопуляционной подразделенности F_{ST} составило 0.024, то есть более 97% изменчивости обнаружено в пределах симпатрических форм, и лишь менее 3% между ними. При анализе матрицы попарных значений F_{ST} можно заключить, что минимальные различия составили 0.012–0.013 между двумя *mr*-формами и между *mr2* и *sr1*. Более высокий уровень различий *sr2*-формы (0.02–0.03) может быть объяснен малым объемом выборки и случайными отклонениями от истинной популяционной частоты в изученной выборке.

Результаты байесовского анализа подразделенности по многолокусным аллозимным генотипам показал практически полное отсутствие дифференциации, оптимальное число кластеров по Эванно — $k = 2$, при этом все выборки показали равную долю кластеров в генотипах составляющих их особей (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, в оз. Куэтсьярви сиг представлен четырьмя экологическими формами: *sr1*, *sr2*, *mr1*, *mr2*. Четыре выделенные группы сигов различаются по набору пластических и меристических признаков, размерно-весовым показателям и, соответственно, по скорости линейного роста. Наши результаты близки к полученным ранее по сигу из озер верхнего и среднего течения р. Пасвик (Бьёрнватн, Инари, Скрюккенбухта, Ваггетем, Муддусьярви, Паадар, Лангфьордватнет): медленно-растущий малотычинковый сиг *sr1* оз. Куэтсьярви соответствует *SSR* (мелкий малотычинковый сиг); быстрорастущий малотычинковый сиг *sr2* — *LSR* (крупный малотычинковый сиг); медленно-растущий среднетычинковый сиг *mr1* — *DR* (много-тычинковый сиг); быстрорастущий среднетычинковый сиг *mr2* — *LDR* (крупный много-тычинковый сиг) (Kahilainen et al., 2004, 2007, 2009, 2014, 2017; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Harrod et al., 2010; Siwertsson et al., 2008, 2010; Præbel et al., 2013; Thomas et al., 2019). При этом среднее число тычинок на первой жаберной дуге у *sr1* (*SSR*)

Таблица 4. Показатели внутрипопуляционного аллельного и генного разнообразия в выборках четырех форм сига оз. Куэтсьярви

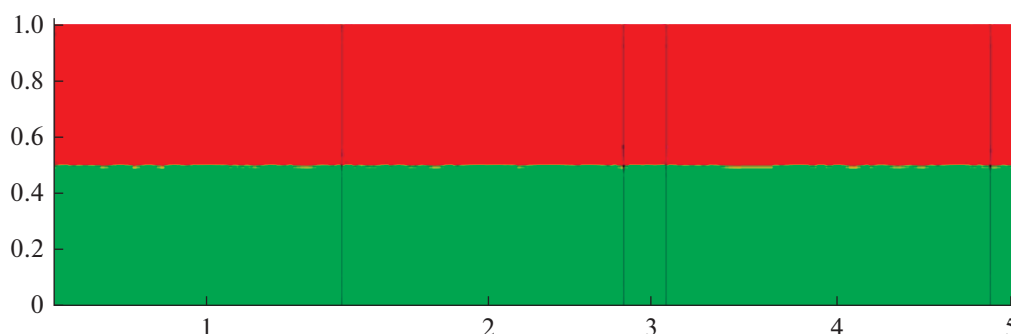
Выборка		N	Na	Ne	H_O	H_E	uH_E	F
<i>mr2</i>	Среднее	48	1.938	1.283	0.180	0.191	0.193	0.053
	Ошибка		0.063	0.066	0.040	0.039	0.039	0.051
<i>mr1</i>	Среднее	47	2.000	1.261	0.164	0.179	0.181	0.091
	Ошибка		0.091	0.067	0.039	0.036	0.037	0.084
<i>sr2</i>	Среднее	7	1.625	1.284	0.143	0.175	0.188	0.142
	Ошибка	0.000	0.125	0.088	0.043	0.046	0.049	0.098
<i>sr1</i>	Среднее	54	1.938	1.279	0.189	0.190	0.192	0.042
	Ошибка	0.000	0.063	0.064	0.043	0.038	0.038	0.056
Среднее по выборкам	Среднее	39 (всего 156)	1.875	1.277	0.169	0.184	0.188	0.076
	Ошибка	2.352	0.047	0.035	0.020	0.019	0.020	0.035

Примечание: N — численность выборки, Na — число аллелей в среднем на локус, Ne — эффективное число аллелей, H_O — наблюдаемая гетерозиготность, H_E — ожидаемая из равновесия Харди–Вайнберга гетерозиготность, uH_E — несмещенная оценка гетерозиготности, F — внутрипопуляционный коэффициент инбридинга, $F = (H_E - H_O)/H_E$.

увеличивается от верховьев р. Пасвик к низовьям: с 17 (оз. Муддусъярви) до 23 тычинок (оз. Куэтсьярви). У других групп сигов из разных частей системы число тычинок на первой жаберной дуге варьирует незначительно: у *sr2* (*LSR*) оно составляет в среднем от 23 до 25, у *mr1* (*DR*) — от 33 до 36, у *mr2* (*LDR*) — от 32 до 34. Это приводит к тому, что четыре выявленные группы сигов из оз. Куэтсьярви по количеству тычинок на первой жаберной дуге наиболее близки, чем из других участков р. Пасвик.

Экстерьерные признаки выделенных внутривидовых групп сигов в озерах системы р. Пасвик играют функциональную роль в питании и перемещении рыб, приуроченных к определенным зонам озера (Kahilainen, Østbye, 2006). Высокая специализация *sr*- и *mr*-сигов на питании зообентосом и зоопланктоном соответственно в верхнем и

среднем течении Пасвика, как в летнее-осеннее, так и в зимнее время (Kahilainen et al., 2005; Siwertsson et al., 2013; Hayden et al., 2021), не обнаруживается нами у сигов в оз. Куэтсьярви. Возможной причиной перекрытия спектров питания мелких форм сигов *sr1* и *mr1* является низкая численность и биомасса ракообразного зоопланктона в озере, в результате чего *mr1*-сиги переходят на обильные корма, доступные для данной формы — личинки и куколки хирономид (Zubova et al., 2020). Процент интродуцированной ряпушки в оз. Куэтсьярви по уловам 2020 г. составил всего 1% (2 экземпляра), что вряд ли может послужить причиной смещения ниши у *mr1*-сига в озере (Zubova et al., 2022), как это наблюдалось в озерах Тьерехухта (верхнее течение р. Пасвик) и Скрюккенбухта (нижнее течение р. Пасвик), где численность ряпушки была высокой (Kelly et al., 2022). Высокая

**Рис. 5.** Результаты анализа Байесовской кластеризации в программе Structure в виде столбчатой диаграммы частот исходных кластеров. Формы сигов: 1 — *mr2*, 2 — *mr1*, 3 — *sr2*, 4 — *sr1*; 5 — форма не определена.

численность и биомасса литорального макрозообентоса в исследуемых водоемах системы р. Пасвик, возможно, создает благоприятные условия для питания в данной экологической зоне водоема Куэтсьярви как для *sr2*-, так и для *mr2*-форм сигов. Известно, что при обилии пищи в водоеме спектры питания разных видов рыб широко перекрываются (Мина, 1986). На основе полученных данных мы можем также утверждать, что *mr2*-форма сига выглядит как более универсальная, по сравнению *sr2*-формой, так как может эффективно питаться как макрозообентосом, так и зоопланктоном, а при достижении определенных размеров переходит на хищничество.

Результаты анализа генетических данных — полиморфизма аллозимных локусов ядерной локализации — свидетельствуют о крайне низкой степени дифференциации изученных симпатрических форм по определенному набору аллозимных локусов. Рассмотрим возможные сценарии такой ситуации существования морфологически и экологически различающихся форм при гомогенности частот аллелей по многим локусам. Можно предполагать, что ныне существующие расы произошли недавно из одной предковой популяции, давшей в озере “букет” форм, которые репродуктивно не изолированы. При наличии нескольких экологических, в первую очередь трофических, ниш они поддерживают оптимальный для этих ниш фенотип в четырех вариантах — быстро- и медленно растущие, бентофаг и планктофаг. Не исключено, хотя и маловероятно, что в озеро было несколько последовательных вселений аллопатрически возникших слабо дивергировавших морфологических форм, которые, не утратив своего фенотипического своеобразия, подвержены потоку генов между собой в результате скрещиваний и интрогрессировали до такой степени, что исходная дифференциация утрачена. Нужно отметить, что исследований, которые подтвердили или опровергли бы нерест обнаруженных форм сигов оз. Куэтсьярви на разных нерестилищах или в разные сроки, пока не проводилось. Но в любом случае, даже если они имеют какие-то различные предпочтения при размножении и частично изолированы, поток генов явно перекрывает эти процессы и в результате генофонд интегрируется в единую популяцию. Можно также объяснить наблюдаемую морфоэкологическую дифференциацию без частотных различий по структурным локусам эпигенетическими причинами, то есть дифференциальной экспрессией генов, примеров чему для симпатрических популяций сигов описано уже достаточно много (Derome, Bernatchez, 2006; Vychenko et al., 2014 и др.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Н.Ю. Гордон за помощь при проведении электрофоретических экспериментов и П.А. Казимирову за консультации и помощь при статистической обработке данных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках бюджетных тем НИР 0112-2019-0001 (проведение аллозимного анализа — ИОГен РАН) и № 122011300123-8 (описание гидрохимических и гидробиологических характеристик озера — ИППЭС КНЦ РАН) и частично поддержана из средства гранта РНФ № 19-77-10007 (сбор биологических проб на озере в 2020 г. — ИППЭС КНЦ РАН).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Отбор биоматериала осуществлен с учетом этических стандартов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. Тюмень: Госрыбцентр, 2013. С. 32–36.
- Зубова Е.М. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской субарктики (на примере Мурманской области): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Апатиты: ИППЭС КНЦ РАН, 2015. 28 с.
- Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. Биотическая симпатрия сига *Coregonus lavaretus* (L.) оз. Куэтсьярви (система р. Пасвик, Мурманская область) // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 2. С. 29–51.
- Кашулин Н.А., Решетников Ю.С. Накопление и распределение никеля, меди и цинка в органах и тканях рыб в субарктических водоемах // Вопр. ихтиол. 1995. Т. 35. С. 687–697.
- Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.-А. Рыбы пресноводных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1999. 142 с.
- Кашулин Н.А., Даувадьдар В.А., Денисов Д.Б. и др. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестн. МГТУ. 2013. Т. 16. С. 98–107.
- Лукин А.А., Кашулин Н.А. Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1991. 50 с.
- Мелехин А.В., Бочкарев Н.А., Кашулин Н.А. и др. Фото-документация морфологических данных у рыб // Вестн. Кольского научного центра РАН. 2021. Т. 13. № 2. С. 30–36.

- Мина М.В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 193 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые насекомые / Ред. С.Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 2000. 997 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые / Ред. С.Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 2001. 825 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Ред. В.Р. Алексеев, С.Я. Цалолихин. М.; СПб.: КМК, 2016. 457 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: КМК, 2014. 346 с.
- Aebersold P.B., Winans G.A., Teel D.J. et al. Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation / NOAA Tech. rep. NMFS 61, U.S. Dept. of commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Washington, D.C., 1987. 19 p.
- Amundsen P.A., Staldivik F., Lukin A. et al. Ecology and heavy metal contaminations in the fish communities of the Pasvik River System. Report. Norwegian College of Fishery Science, Univ. of Tromsø, Norway, 1993. 29 p.
- Amundsen P.A., Staldivik F.J., Lukin A.A. et al. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia // Sci. Total Environ. 1997. V. 201. P. 211–224.
- Amundsen P.-A., Staldivik F.J., Reshetnikov Yu.S. et al. Invasion of vendace (*Coregonus albula*) in a subarctic watercourse // Biol. Conserv. 1999. V. 88. P. 405–413.
- Amundsen P.A., Kashulin N.A., Koroleva I.M. et al. Environmental monitoring of fish in the Paz watercourse. Norway, NCFS: Univ. of Tromsø, 2006. 48 p.
- Bohn T., Amundsen P.-A. Effects of invading vendace (*Coregonus albula* L.) on species composition and body size in two zooplankton communities of the Pasvik River System, Northern Norway // J. Plankton Res. 1998. V. 20. P. 243–256.
- Bychenko O.S., Sukhanova L.V., Azhikina T.L. et al. Differences in brain transcriptomes of closely related Baikal coregonid species // Biomed. Res. Int. 2014. V. 2014. ID857329.
- Clayton J.W., Tretiak D.N., Kooyman A.H. Genetics of multiple malate dehydrogenase isozymes in skeletal muscle of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) // J. Fish. Res. Board. Can. 1971. V. 28. P. 1005–1008.
- Dauvalter V., Rognerud S. Heavy metals pollution in sediment of the Pasvik River drainage // Chemosphere. 2001. V. 42. P. 9–18.
- Dauvalter V., Kashulin N., Sandimirov S. et al. Chemical composition of lake sediments along a pollution gradient in a Subarctic watercourse // J. Environ. Sci. Health. Part A. 2011. V. 46. P. 1020–1033.
- Derome N., Bernatchez L. The transcriptomics of ecological convergence between 2 limnetic coregonine fishes (Salmonidae) // Mol. Biol. Evol. 2006. V. 23. № 12. P. 2370–2378.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUC-
TURE: a simulation study // Mol. Ecol. 2005. V. 14. № 8. P. 2611–2620.
- Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies // Genetics. 2003. V. 164. № 4. P. 1567–1587.
- Hayden B., Harrod C., Thomas S., Kahilainen K. Winter ecology of specialist and generalist morphs of European whitefish, *Coregonus lavaretus*, in subarctic northern Europe // J. Fish Biol. 2021. P. 1–11.
- Harrod C., Mallela L., Kahilainen K. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation // J. Anim. Ecol. 2010. V. 79. P. 1057–1068.
- Häkli K., Østbye K., Kahilainen K. et al. Diversifying selection drives parallel evolution of gill raker number and body size along the speciation continuum of European whitefish // Ecol. Evol. 2018. V. 8. P. 2617–2631.
- Hubisz M.J., Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information // Mol. Ecol. Res. 2009. V. 9. № 5. P. 1322–1332.
- Kahilainen K.K., Østbye K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2006. V. 68. P. 63–79.
- Kahilainen K.K., Malinen T., Tuomaala A., Lehtonen H. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2004. V. 64. P. 418–434.
- Kahilainen K.K., Alajärvi E., Lehtonen H. Planktivory and diet-overlap of densely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake // Ecol. Fresh. Fish. 2005. V. 14. P. 50–58.
- Kahilainen K.K., Malinen T., Tuomaala A. et al. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes // Biol. J. Linn. Soc. 2007. V. 92. P. 561–572.
- Kahilainen K.K., Malinen T., Lehtonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake // Ecol. Fresh. Fish. 2009. V. 18. P. 481–490.
- Kahilainen K., Patterson W., Sonninen E. et al. Adaptive radiation along a thermal gradient: preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs // PloS One. 2014. V. 11. P. 1–12.
- Kahilainen K.K., Thomas S.M., Nystedt E.K.M. Ecomorphological divergence drives differential mercury bioaccumulation in polymorphic European whitefish (*Coregonus lavaretus*) populations of subarctic lake // Sci. Tot. Environ. 2017. V. 599–600. P. 1768–1778.
- Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Denisov D.B. et al. Selected aspects of the current state of fresh water resources in the Murmansk Region, Russia // J. Environ. Sci. Health Part A. 2017. V. 52. P. 921–929.
- Kelly B., Amundsen P.-A., Power M. Trophic niche segregation among native whitefish and invasive vendace in a north Norwegian lake system // Ecol. Fresh. Fish. 2022. V. 31. P. 143–153.
- Lukin A., Dauvalter V., Kashulin N. et al. Assessment of copper–nickel industry impact on a subarctic lake ecosystem // Sci. Tot. Environ. 2003. V. 306. P. 73–83.
- Moiseenko T., Mjelde M., Brandrud T. et al. Pasvik River watercourse, Barents region: pollution impacts and ecological responses / Investigation in 1993 Institute of

- North Industrial Ecology Problems (Russia), Norwegian Institute for Water Research (Norway) / NIVA-report OR-318, Oslo, 1994. P. 1–87.
- Nøst T., Yakovlev V., Berger H.M. et al. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway / NINA Scientific Report 26. Trondheim, Norway: Norwegian Institute for Nature Research, 1991. 41 p.
- Østbye K., Næsje T.-F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Femud, Norway // J. Evol. Biol. 2005. V. 18. P. 683–702.
- 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. 2006. V. 14. P. 4371–4387.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. P. № 1. P. 288–295.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. № 19. P. 2537–2539.
- Polotov D.V., Gordon N.Y., Makhrov A.A. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species / Biology and Management of Coregonid Fishes, Archiv für Hydrobiologie Special Issues // Adv. Limnol. 2002. V. 57. № P. 21–34.
- Popova O.A., Reshetnikov Yu.S. On complex indices in studying fish nutrition // J. Ichthyol. 2011. V. 51. P. 712–717.
- Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A. et al. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats // Ecol. Evol. Res. 2013. V. 15. P. 4970–4986.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155 (2). P. 945–959.
- Ridgeway Y.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc. 1970. V. 99. P. 147–151.
- Sandlund O.T., Næsje T.F., Jonsson B. Ontogenetic changes in habitat use by whitefish, *Coregonus lavaretus* // Environ. Biol. Fish. 1992. V. 33. № 4. P. 341–349.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Amer. Fish. Soc. 1990. V. 119. P. 283–292.
- Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.-A. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations // Adv. Limnol. 2008. V. 63. P. 229–240.
- Siwertsson A., Knudsen R., Kahilainen K. et al. Sympatric diversification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish // Evol. Ecol. Res. 2010. V. 12. P. 929–947.
- Siwertsson A., Knudsen R., Præbel K. et al. Discrete foraging niches promote ecological, phenotypic and genetic divergence in sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*) // Evol. Ecol. 2013. V. 27. P. 547–564.
- Thomas S.M., Kainz M.J., Amundsen P.-A. et al. Resource polymorphism in European whitefish: analysis of fatty acid profiles provides more detailed evidence than traditional methods alone // PloS One. 2019. V. 14. P. 1–23.
- Ylikörkkö J., Christensen G.N., Kashulin N. et al. Environmental challenges in the joint border area. Rep. 41. Centre for economic development, transport and the environment for Lapland. Kokkola: Juvenes Print, 2015. 175 p.
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Dauvalter V.A. et al. Long-term environmental monitoring in an arctic lake polluted by metals under climate change // Environments. 2020. V. 7. P. 1–24.
- Zubova E., Kashulin N., Terentjev P., Melekhin A. Diversity and distribution of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) in watercourse of northwestern Russia // Polish Polar Res. 2022. V. 43. P. 69–99.

Morphoecological and Genetic Differentiation among Sympatric Forms of Whitefish in Lake Kuetsjarvi (River Pasvik Basin, Murmansk Oblast)

E. M. Zuboba^{a, *}, N. A. Kashulin^a, P. M. Terentyev^a, V. V. Sokolov^b, and D. V. Politov^{b, **}

^aInstitute of Industrial Ecology of the North Kola Scientific Center,
Russian Academy of Sciences, Murmansk oblast, Apatity, Russia

^bVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: seelewolf84@yandex.ru

**e-mail: dmitri_p@inbox.ru

The study is devoted to the morphoecological and genetic analysis of the differentiation among forms of the whitefish *Coregonus lavaretus* L. *sensu lato* (Teleostei: Salmoniformes: Coregoninae) of Lake Kuetsjarvi, located in the lower course of one of the largest lake-river systems in northern Europe, Inari-Pasvik (Barents Sea basin). Four forms of whitefish have been identified: slow and fast growing medium-rakered and slow and fast growing sparsely-rakered. It was shown that, against the background of pronounced and stable differences in the number of gill rakers, head shape, growth rate, and trophic peculiarities, there is practically no differentiation in the frequencies of allozyme loci. The results are confirmed by the analysis of multilocus allozyme genotypes using Bayesian clustering in the Structure software, which did not reveal differences in the proportion of initial clusters between forms. As an explanation for the observed pattern, we consider the recent and incomplete isolation of the described forms, the phenotypic differences of which can be determined by epigenetic features.

Keywords: whitefish, population structure, sympatric forms, morphology, nutrition, growth rate, allozymes, differentiation