

Особенности морфологии, экологии и полиморфизма мтДНК сига (*Coregonus lavaretus* L.) р. Кереть как нового объекта искусственного воспроизводства

Е. А. БОРОВИКОВА^{1,2}, Ю. В. КОДУХОВА¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., пос. Борок
E-mail: elena.ibiw@gmail.com

² Институт биофизики федерального исследовательского центра
“Красноярский научный центр СО РАН”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

Статья поступила 31.10.2017

Принята к печати 09.12.2017

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты исследования особенностей морфологического и генетического полиморфизма популяции проходного беломорского сига (*Coregonus lavaretus* L.) р. Кереть. По морфологическим признакам популяция сига р. Кереть оказалась однородной. Четкие различия выявлены с озерными популяциями сига как Европы, так и Сибири по признакам, связанным в первую очередь с движением и ориентацией особей в пространстве (высота тела, длина и положение плавников, ширина лба). Впервые для беломорского сига приведена характеристика признаков черепа (краниологический анализ). Результаты анализа полиморфизма ND1 фрагмента митохондриальной ДНК подтвердили высказываемые ранее предположения о сложном происхождении сига р. Кереть – в популяции обнаружены потомки трех разных филогенетических линий.

Ключевые слова: сиг *Coregonus lavaretus*, морфологический анализ, краниологический анализ, генетический полиморфизм, митохондриальная ДНК.

Сиг (*Coregonus lavaretus* L.) – один из наиболее полиморфных представителей семейства Coregonidae, широко распространен в северных холодноводных экосистемах, часто являясь их ключевым звеном [Svärdson, 1949; Reshetnikov, 2004; Кудерский, 2011]. Высокая экологическая пластичность, образование множества внутривидовых форм, легкость гибридизации сделали его уникальным объектом для исследования закономер-

ностей формообразования, географической изменчивости, адаптивной радиации и механизмов экологического видообразования [Попов, Сендек, 2003; Bernatchez et al., 2010; Præbel et al., 2013; и др.].

Среди популяций сига европейской территории России особого внимания заслуживают популяции бассейна Белого моря, с которыми, по мнению ряда авторов, связано проникновение данного вида с территории Сибири в

европейскую часть России [Решетников, 1980; Кудерский, 1987; Sendek, 2004]. Более того, как отмечал еще И. Ф. Правдин [1947], в западной части беломорского бассейна в поздне- и послеледниковое время сига бассейна Балтики и сибирских водоемов заняли одни и те же местообитания, что могло привести к образованию здесь их особой группы.

Наиболее регулярно разными авторами в течение нескольких десятилетий проводилось изучение морфологии, экологии и биологии морского проходного сига, заходящего на нерест в р. Кереть [Ершов, 1989; Ершов, Дирин, 1995; Гуричев и др., 2005; Гуричев, 2006].

Кроме морфо-экологической изменчивости для сига керетского бассейна исследовали полиморфизм аллозимных локусов [Сендек и др., 2005] и конкретно для данного вида р. Кереть – полиморфизм участка митохондриальной ДНК, включающего ген субъединицы 1 НАДН дегидрогеназного комплекса (ND1 фрагмент мтДНК) [Боровикова и др., 2014]. Анализ полиморфизма длин рестриционных фрагментов (ПДРФ) выявил неоднородность популяции сига р. Кереть, на основе чего обсуждалась гипотеза о присутствии в ней групп особей разного происхождения. Данный факт подтверждает упомянутые выше предположения разных авторов об особенностях формирования и происхождении популяций сига западной части беломорского бассейна [Новиков, 1951; Правдин, 1954; Сендек и др., 2005]. Однако в силу низкой разрешающей способности ПДРФ-анализа полученные результаты требуют уточнения и проверки [Боровикова, Махров, 2009], что и предпринято в настоящей работе с использованием данных секвенирования.

В настоящее время популяция сига р. Кереть является объектом искусственного воспроизводства. Перелов производителей во время их анадромной миграции и молоди в местах нагула – одна из причин резкого снижения его численности. Так, в 1981 г. на Чупинский рыбзавод сдано менее 50 кг рыбы [Ершов, Дирин, 1995]. В 2008 г. сотрудниками рыбоучетного заграждения (РУЗ) насчитано только 300 особей, поднявшихся до пропускного пункта на оз. Заборное (устное сообщение В. В. Игнатенко). Подобное уменьшение численности популяции поставило вопрос о необходимости искусственного воспро-

изводства сига. Мероприятия по искусственному разведению начаты в 2014 г. по инициативе сотрудников РУЗ, что привело к стабилизации популяции и десятикратному увеличению числа особей, заходящих в реку.

В ходе настоящей работы исследованы морфо-экологические особенности современной популяции проходного сига р. Кереть, а также проведено сравнение полученных данных с имеющимися в литературе с целью ответа на вопрос: оказало ли влияние снижение численности популяции и последующее искусственное воспроизводство на размеры и морфологические признаки сига. Впервые для беломорского проходного сига изучены особенности краниологии. Кроме того, в связи с выявленными особенностями генетического полиморфизма интерес представляла проверка гипотезы о существовании морфологических различий между группами сига, выделенными на основе данных о полиморфизме мтДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собран в р. Кереть в июле 2015 г. и в конце сентября – начале октября 2016 г. Информация о численности выборок сига, проанализированных разными методами приведена в табл. 1. Для сравнения использовали данные для ряда других популяций *S. lavaretus*.

Морфологический анализ проводили согласно схеме, включающей девять меристических и 31 пластический признак [Правдин, 1966]. При выполнении измерений черепа использовали схему, предложенную Г. Х. Шапошниковой и В. А. Клюкановым [1974]. Перед проведением промеров черепа очищали методом вываривания и подсушивали, избегая, однако, сильного высыхания хрящевых частей, ведущего к деформации черепа. Схема измерений (с точностью до миллиметра) включала 11 параметров (табл. 2). В дальнейшем для проведения сравнительного анализа использовали не абсолютные значения краниологических и морфометрических показателей, а относительные индексы (см. табл. 2 и 3).

Возраст рыбы определяли по чешуе, руководствуясь методическими рекомендациями, приведенными в работах [Чугунова, 1952; Правдин, 1966].

Т а б л и ц а 1

Информация о выборках сига (*C. lavaretus*), использованных в работе

Локальность	Координаты	Год сбора	МА	КА	МГА С
р. Кереть	66°16' с. ш., 33°33' в. д.	2015	39	–	–
		2016	25	25	7
оз. Лоухское (бассейн р. Кереть)	66°11' с. ш., 33°22' в. д.	2016	2	–	–
		2017	31	–	–
оз. Онежское, Пиньгуба	61°51' с. ш., 34°35' в. д.	2015	–	–	7
оз. Ладожское	–	2017	–	–	2
оз. Ладожское (волховской сиг)	–	2017	–	–	1
оз. Псковско-Чудское	58°41' с. ш., 27°26' в. д.	2006	–	–	2
оз. Кубенское	59°48' с. ш., 39°07' в. д.	2004	–	–	2
оз. Собачье (сиг “хищник”)	69°04' с. ш., 90°56' в. д.	2017	14	14	–
оз. Собачье (сиг мокчегор)	–	2017	13	13	–
Всего			124	52	21

П р и м е ч а н и е. МА – морфологический анализ; КА – краниологический анализ; МГА С – молекулярно-генетический анализ, секвенирование.

Т а б л и ц а 2

Характеристики черепа сига р. Кереть в сравнении с сигом других водоемов

Признак	р. Кереть	оз. Собачье сиг “хищник”	оз. Собачье сиг мокчегор	оз. Ладож- ское лудога*	оз. Чудское*
Длина основания черепа от края рыла до заднего края basioccipitale, мм	36,1–50,8 41,9±0,82	37,1–55,3 48,5±1,44	47,2–63,2 54,3±1,17	36,1–50,8	40,0–50,0
Ширина черепа в % длины основания черепа на уровне:					
ethmoidale laterale	28,0–35,1 32,1±0,31	28,2–33,6 30,7±0,49	28,3–34,1 30,6±0,47	28,0–35,1 32,1	26,2–34,8 30,1
sphenoticum	48,0–55,4 51,9±0,39	44,0–50,6 47,8±0,58	48,7–53,0 50,6±0,34	48,0–55,4 51,9	49,5–57,6 52,9
pteroiticum	45,6–53,4 49,7±0,41	35,9–49,1 45,7±0,83	47,2–51,7 48,9±0,36	45,6–53,4 49,7	50,0–57,5 53,5
у заднего края ethmoidale laterale	21,2–27,3 23,9±0,29	20,1–24,8 22,8±0,34	21,3–26,5 24,1±0,40	21,2–27,3 23,9	22,7–28,4 24,8
Высота черепа в % длины основания черепа:					
на уровне ethmoidale laterale	19,9–25,3 22,8±0,25	19,2–22,0 20,4±0,23	18,0–30,7 21,0±0,89	21,4–26,0 23,4	22,1–26,8 24,2
у переднего края prooticum	37,0–42,6 40,3±0,31	34,4–36,6 35,6±0,19	34,8–40,3 36,8±0,37	39,5–47,8 42,3	43,0–47,7 45,0
от основания basioccipitale до вершины supraoccipitale	36,9–46,2 42,5±0,41	34,2–46,1 37,2±0,79	36,1–42,3 39,9±0,58	34,0–39,6 36,3	37,3–41,7 39,1
расстояние от переднего края рыла до ethmoidale laterale	29,4–34,5 31,6±0,25	26,8–36,7 32,7±0,63	28,8–33,7 31,5±0,39	28,4–33,1 30,4	25,4–29,7 27,9
длина maxillare, мм	32,4–39,5 34,7±0,37	12,7–21,1 17,4±0,65	16,1–19,6 17,7±0,34	–	–
длина проксимальной части maxillare в % дистальной	52,0–79,8 61,9±1,34	68,4–94,2 76,0±1,93	75,3–99,6 86,5±2,25	83,5–111,0 97,0	70,0–89,7 84,1

П р и м е ч а н и е. * Данные по [Шапошникова, 1971]. В таблице отражены результаты сравнения средних значений краниологических характеристик сигов с выборкой сига р. Кереть 2016 г.: жирным шрифтом выделены различия на уровне доверительной вероятности 0,001; жирным курсивом – на уровне 0,01; курсивом – на уровне 0,05.

Сравнение морфологических признаков сига р. Кереть с признаками сига ряда других водоемов

Признак	р. Кереть*	р. Кереть	оз. Лоухское (бассейн р. Кереть)	оз. Собачье сиг "хищник"	оз. Собачье сиг мокчегор
1	2	3	4	5	6
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	—	23–36 26,7±0,30	20–48 27,9±0,93	20–24 22,3±0,45	20–23 22,6±0,28
Неразветвленных лучей в спинном плавнике	—	2–4 3,5±0,08	3–5 3,8±0,11	3–4 3,7±0,13	3–4 3,6±0,14
Разветвленных лучей в спинном плавнике	—	9–12 10,8±0,11	10–12 10,8±0,11	10–12 11,1±0,21	9–13 10,8±0,30
Неразветвленных лучей в анальном плавнике	—	2–5 3,5±0,07	2–5 3,9±0,10	3–5 4,0±0,18	3–4 3,9±0,08
Разветвленных лучей в анальном плавнике	—	11–15 12,6±0,10	11–14 12,6±0,13	11–13 12,1±0,18	10–13 12,0±0,25
Лучей в грудном плавнике	—	I 14–I 16 I 15,0±0,09	I 14–I 16 14,9±0,11	I 14–I 15 I 14,4±0,14	I 13–I 15 I 14,5±0,18
Лучей в брюшном плавнике	—	II 9–II 11 II 10,2±0,06	(I)II 10–(I)II 12 (I)II 10,6±0,10	(I)II 10–(I)II 11 (I)II 10,6±0,13	II 10–II 11 10,1±0,08
Длина по Смитту, мм	351,1±3,80	263,0–442,0 343,4±5,76	183,0–369,0 230,0±6,15	262,5–434,0 356,7±12,7	344,0–504,0 439,8±12,9
Длина тела до конца чешуйного покрова, мм	—	251,0–422,0 331,1±4,81	174,0–352,0 217,3±5,85	251,0–416,0 339,8±12,3	295,0–476,0 402,5±14,9
% длины по Смитту					
Антедорсальное расстояние	—	40,1–44,7 42,7±0,14	42,1–46,6 43,8±0,22	35,3–46,6 43,3±0,70	39,5–45,6 43,0±0,39
Постдорсальное расстояние	—	38,2–45,0 41,9±0,20	38,7–43,6 40,6±0,21	37,8–42,4 40,5±0,35	38,4–42,9 41,2±0,41
Антеанальное расстояние	—	67,7–74,7 71,7±0,18	68,8–73,6 71,2±0,21	45,2–75,3 70,7±2,0	64,9–73,4 71,0±0,62
Антевентральное расстояние	47,0±0,14	44,0–50,9 47,8±0,20	45,3–50,3 47,9±0,27	46,7–51,4 49,0±0,31	40,6–48,0 46,1±0,56
Пектровентральное расстояние	30,0±0,15	21,9–33,6 29,6±0,26	25,0–30,6 28,4±0,26	29,2–33,6 30,7±0,36	26,8–32,0 30,1±0,46
Вентроанальное расстояние	—	22,8–26,8 24,8±0,14	22,2–27,2 25,0±0,22	24,1–26,6 24,9±0,17	24,2–27,0 25,5±0,27
Антепектральное расстояние	—	17,0–21,7 19,2±0,12	18,6–21,4 20,2±0,11	17,8–20,6 19,1±0,18	15,6–18,5 17,0±0,20
Максимальная высота тела	—	19,3–24,7 21,4±0,16	19,0–25,2 21,4±0,28	17,7–24,1 20,8±0,43	22,8–26,4 24,5±0,28
Минимальная высота тела	6,8±0,04	6,2–7,4 6,8±0,04	5,9–7,6 6,6±0,07	6,1–6,9 6,6±0,06	6,5–7,6 6,9±0,09
Длина хвостового стебля	—	10,7–13,7 12,4±0,12	10,7–14,3 12,7±0,17	10,5–12,8 11,8±0,20	9,0–13,3 11,5±0,31
Длина основания спинного плавника	—	9,7–13,0 11,2±0,10	10,2–13,1 11,2±0,10	9,9–12,4 11,2±0,21	9,7–13,0 11,3±0,22
Высота спинного плавника	15,0±0,10	14,7–19,3 16,3±0,14	17,1–20,4 18,7±0,16	15,6–19,4 17,4±0,28	14,1–17,9 15,8±0,33

1	2	3	4	5	6
Длина основания анального плавника	–	9,3–12,1 10,7±0,11	9,8–13,2 11,3±0,15	9,7–11,4 10,5±0,13	9,6–11,9 10,8±0,21
Высота анального плавника	9,9±0,07	9,0–12,8 11,0±0,11	10,0–13,8 11,7±0,16	10,2–13,4 11,6±0,25	10,3–12,5 11,5±0,19
Длина грудного плавника	–	11,5–16,3 13,9±0,14	13,6–17,9 15,6±0,16	12,7–16,3 14,3±0,31	13,6–15,9 14,6±0,23
Длина основания грудного плавника	–	2,6–4,0 3,3±0,04	2,5–3,6 3,0±0,05	2,3–3,1 2,8±0,06	2,8–3,3 3,1±0,05
Длина брюшного плавника	–	11,9–15,4 13,5±0,12	13,3–16,7 15,4±0,14	12,9–16,1 14,1±0,25	12,0–15,1 13,7±0,26
Длина основания брюшного плавника	–	3,2–6,1 3,9±0,08	2,6–4,6 3,7±0,07	2,9–4,3 3,6±0,11	3,2–4,1 3,6±0,07
Длина головы	17,7±0,08	16,6–20,5 18,6±0,09	18,6–21,2 20,0±0,11	17,9–20,1 19,0±0,19	15,6–18,9 17,0±0,25
% длины головы					
Высота головы у затылка	–	56,5–75,0 67,3±0,56	59,0–74,5 64,3±0,67	54,9–70,3 61,4±1,10	65,1–73,3 68,4±0,70
Высота головы через середину глаза	–	41,4–54,4 46,5±0,31	39,5–50,9 44,1±0,43	36,6–43,2 40,4±0,58	39,9–46,0 41,5±0,45
Заглазничное расстояние	–	47,1–53,5 51,2±0,16	43,8–51,1 47,9±0,30	47,9–53,8 50,7±0,44	50,0–54,7 52,6±0,48
Горизонтальный диаметр глаза	19,6±0,13	17,3–23,8 20,1±0,19	19,7–28,4 25,4±0,31	17,8–23,1 19,7±0,40	17,3–21,7 19,5±0,36
Ширина лба	–	19,0–32,4 27,6±0,33	23,8–29,5 26,6±0,28	23,3–28,6 25,9±0,40	25,7–29,9 28,1±0,33
Длина рыла	23,4±0,17	23,3–32,4 28,2±0,27	23,1–32,3 27,0±0,38	25,0–31,5 28,8±0,46	24,3–29,5 26,6±0,42
Длина верхнечелюстной кости	29,0±0,23	25,9–31,9 29,1±0,18	24,2–30,7 27,7±0,27	24,1–35,5 31,0±0,70	25,3–29,2 27,3±0,36
Длина нижнечелюстной кости	39,5±0,18	28,1–43,8 36,3±0,31	34,5–46,2 40,3±0,38	31,5–39,6 36,2±0,63	32,7–37,8 35,7±0,45

П р и м е ч а н и е. * Данные по [Ершов, Дири́н, 1995]. В таблице отражены результаты сравнения средних значений морфологических характеристик сигов с выборкой сига р. Кереть 2015–2016 гг.: жирным шрифтом выделены различия на уровне доверительной вероятности 0,001; жирным курсивом – на уровне 0,01; курсивом – на уровне 0,05.

Для анализа данных о внешней морфологии сига и параметров черепа использовали основные статистические характеристики: интервал варьирования признака, его среднее значение, ошибку средней, коэффициент вариации и др. Значимость различий между выборками по средним значениям признаков оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента [Ивантер, Коросов, 2003].

Ранее в литературе проводилось сравнение морфологических характеристик проходных сигов бассейна Белого моря [Ершов,

Дири́н, 1995]. В связи с этим для лучшего понимания особенностей морфологии проходного сига р. Кереть предпринято сравнение его с жилыми формами данного вида озер европейской территории России (оз. Лоухское) и Сибири (оз. Собачье, плато Путорана).

Обработку данных с использованием методов дискриминантного анализа и анализа главных компонент проводили в программном пакете Statistica 10 (StatSoft Inc.). В случае дискриминантного анализа использовали 26 пластических признаков: отношение к длине по

Смитту антедорсального, антевентрального, пектровентрального, вентроанального, постдорсального, антеанального расстояний, высоты спинного и анального плавников, длины брюшного и грудного плавников, а также основания спинного, анального, грудного и брюшного плавников, максимальной и минимальной высоты тела, длины хвостового стебля, головы; отношение к длине головы длин рыла, верхней и нижней челюстей, горизонтального диаметра глаза, заглазничного расстояния, высоты головы у затылка и через середину глаза, ширины лба. В анализ главных компонент включены отношение проксимальной и дистальной частей maxillare и девять параметров черепа, выраженных в процентах от длины основания черепа: ширина черепа на уровне ethmoidale, shenoticum, pteroticum, заднего края ethmoidale laterale; высота черепа на уровне ethmoidale laterale, переднего края pteroticum, от основания basioccipitale до вершины supraoccipitale, длина рыла от переднего его края до ethmoidale laterale, длина maxillare.

Для проведения молекулярно-генетического анализа от каждой особи брали пробы мышечной ткани и фиксировали 96%-м этанолом в пропорции 1 : 5. Клеточную ДНК выделяли с использованием набора ДНК-Экстран-2 (ЗАО “Синтол”, Москва).

Первоначально для определения принадлежности особи к той или иной гаплогруппе проводили ПДРФ-анализ ND1 фрагмента мтДНК длиной примерно 2050 пар нуклеотидов (п. н.). Фрагмент синтезировали с использованием праймеров и условий полимеразной цепной реакции (ПЦР), указанных в работе [Боровикова и др., 2014]. Затем использовали набор из трех информативных эндонуклеаз рестрикции (рестриктаз): *Eco47I*, *RsaI* (производитель “ThermoFisher Scientific”) и *MhII* (НПО “СибЭнзим”). Реакцию проводили в смеси объемом 10 мкл, содержащей 1 мкл 10-кратного буфера, 4 мкл ПЦР-продукта ND1 фрагмента и 0,5–1 единиц соответствующего фермента в течение 10–12 ч при температуре, рекомендованной фирмой-производителем ферментов.

Образцы для дальнейшего секвенирования отбирали согласно данным ПДРФ-анализа. Так, в случае сига р. Кереть брали пробы, относящиеся к трем гаплотипам L1, L2 и L3.

Для сравнения в работу включены образцы ДНК сига ряда других водоемов европейской территории России, для которых ПЦР-ПДРФ-анализ проведен ранее (см. табл. 1). Особое внимание уделяли образцам, относящимся к одной из трех перечисленных выше гаплогрупп, хотя в анализ включали и другие гаплотипы.

Для определения нуклеотидной последовательности ND1 фрагмента использовали два внешних праймера LGL381 и LGL563 [Politov et al., 2000] и шесть внутренних [Bochkarev et al., 2011]. Амплификацию проводили согласно рекомендациям Н. А. Бочкарева с соавт. [Bochkarev et al., 2011]. Определение нуклеотидной последовательности проводили на автоматическом секвенаторе 3500 ABI (8 капилляров) с использованием набора BigDye[®] Terminator v3.1 Ready Reaction Cycle Sequencing Kit (ABI PRISM[®]) в ИБВВ РАН. Информация о последовательностях депонирована в базу данных NCBI под номерами MG251330–MG251341.

Кроме собственных данных, полученных в результате секвенирования, использовали данные Генбанка о последовательностях ND1 фрагмента сига европейских водоемов. В анализ включали только те последовательности, которые согласно виртуальной рестрикции, проведенной с помощью онлайн ресурса RestrictionMapper v.3 (<http://www.restrictionmapper.org/>), принадлежали к одному из комплексных гаплотипов, выявленных в популяциях сига европейской территории России (табл. 5). Всего, таким образом, в анализ включена 41 последовательность из NCBI.

Сравнение выборок по частотам гаплотипов (тест на однородность) проводили с применением критерия хи-квадрат в программе CHIRXC [Zaykin, Pudovkin, 1993]. Для анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей использовали программу MEGA6 [Tamura et al., 2013]. Оценивая степень дифференциации гаплотипов и их групп рассчитывали *p*-дистанцию. Для оценки генетической дивергенции использовали модель K2P [Kimura, 1980]; при расчете стандартной ошибки показателя применяли процедуру “бутстреп” (500 повторов). Построение сети вариантов нуклеотидной последовательности проводили с помощью программы NETWORK 5.0.0.1. [Bandelt et al., 1999].

Факторные нагрузки на главные компоненты

Признак		PC1	PC2	PC3
Длина основания черепа, %				
Ширина черепа на уровне	Ethmoidale laterale	-0,620	-0,434	0,373
	Заднего края ethmoidale laterale	-0,634	-0,085	0,592
	Sphenoticum	-0,885	0,235	0,136
Высота черепа на уровне	Pteroticum	-0,806	0,354	0,163
	Ethmoidale laterale	-0,579	-0,266	-0,305
	Переднего края prooticum	-0,879	-0,150	-0,243
	От основания basioccipitale до вершины supraoccipitale	-0,774	0,227	-0,145
Длина рыла от начала до ethmoidale laterale		0,271	-0,720	0,250
Длина рыла		0,003	-0,793	0,077
Отношение проксимальной части maxillare к дистальной		0,515	0,499	0,558
Общая дисперсия		4,264	1,916	1,086
Доля общей дисперсии.		0,426	0,192	0,109

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом выделены значимые нагрузки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Максимальная длина тела, отмеченная для сига р. Кереть, составила 48 см; масса некоторых рыб превышала 1000 г. Длина по Смитту варьировала от 26,3 до 37,8 см. В совокупной выборке 2015–2016 гг. присутствовали особи семи возрастных групп (2+ – 8+). Следует отметить, что частота встречаемости особей разных возрастов различалась по годам. Так, в 2015 г. не отмечено трехлеток (2+), бóльшую часть выборки составляли рыбы 4+, единично встретились особи 8+. В 2016 г. бóльшая часть сигов оказалась в возрасте 2+, рыбы старше 6+ отсутствовали.

В исследованных выборках 2015–2016 гг. преобладали самцы (57,8 %). Гонады подавляющего большинства отловленных рыб находились в стадии зрелости не выше третьей. Только осенью 2016 г. обнаружено несколько самок с гонадами на стадии зрелости IV.

Результаты морфологического анализа представлены в табл. 3. Важной характеристикой сига, позволяющей сделать выводы об особенностях питания и, следовательно, о занимаемой в водоеме экологической нише, является число жаберных тычинок [Svärdson, 1952; Решетников, 1980]. Принято считать, что сиг р. Кереть относится к группе малотычинок сигов, у которых число жаберных тычинок не превышает 30. В проанализированной выборке бóльшая часть особей характеризовалась числом тычинок от 24 до 30. Однако две особи имели 32 и 36 жабер-

ных тычинок, что позволяет классифицировать их как среднетычинок. Ранее особей с числом тычинок более 31 в популяциях беломорского проходного сига не отмечали [Правдин, 1954; Сендек и др., 2005].

Впервые для сига р. Кереть проведен краниологический анализ, полученные результаты представлены в табл. 2.

Внутри- и межпопуляционная дифференциация по морфологическим признакам. По морфологическим признакам популяция сига р. Кереть оказалась однородной, дифференциации внутри нее не выявлено. Таким образом, предположение о различиях в морфологии сигов-носителей разных комплексных гаплотипов мтДНК не подтвердилось.

Результаты сравнительного анализа керетского сига с сигом из других популяций приведены в табл. 2–4 и на рис. 1, 2.

Видно, что популяция р. Кереть дифференцируется от озерных сигов, в том числе и от сига оз. Лоухское, несмотря на то, что оно находится в бассейне данной реки. Дискриминантный анализ свидетельствует о различиях в признаках, связанных в первую очередь с движением, ориентацией особей в пространстве и особенностями питания: наибольший вклад в дифференциацию вносят высота тела, положение плавников (особенно грудных), их длина, диаметр глаза, а также длина верхней и нижней челюстей.

Интерес представляет сходство проходного беломорского сига с сигами оз. Собачье (плато Путорана). В анализ включались дан-

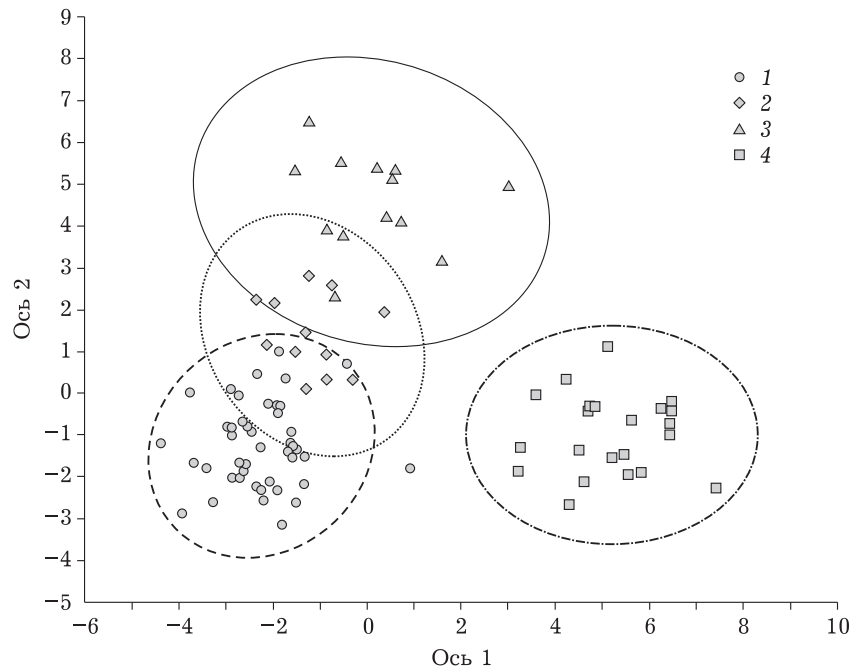


Рис. 1. Результаты дискриминантного анализа с использованием данных о 26 пластических признаках сига водоемов европейской территории России и Сибири. 1 – р. Кереть; 2 – оз. Собачье (сиг “хищник”); 3 – оз. Собачье (сиг мокчегор); 4 – оз. Лоухское. Эллипсами обозначены области распределения особей с вероятностью 95 %. Лямбда Уилкса 0,004; $F_{104,252} = 7,216$; $p < 0,000$

ные для двух форм, обитающих в этом озере: так называемого сига “хищника” и сига мокчегора [Заделенов и др., 2015]. Дискриминант-

ный анализ выявил большее сходство сига р. Кереть с сигом “хищником”: по-видимому, обе формы имеют сходные тенденции в изменчивости пластических параметров (см. рис. 1).

Данные же анализа главных компонент для краниологических признаков свидетельствуют об обратном: сиг р. Кереть по особенностям строения черепа более близок мокчегору (см. рис. 2).

Следует отметить значимые различия средних значений ряда признаков для выборок керетского сига, взятых с временным интервалом в несколько десятилетий (см. табл. 3).

Полиморфизм мтДНК. В выборках из р. Кереть за 2015–2016 гг. выявлено пять комплексных гаплотипов, частоты которых приведены в табл. 5, в ней также для сравнения представлены данные для других популяций сига бассейнов Балтийского и Белого морей, полученные ранее [Боровикова и др., 2014].

Особенностью популяции сига р. Кереть является высокая частота гаплотипа L3 – носители его составляют почти 50 % анализируемой выборки. При этом наблюдается снижение частоты этого варианта в юго-западном направлении. Южнее Онежского озера носители L3 не отмечены.

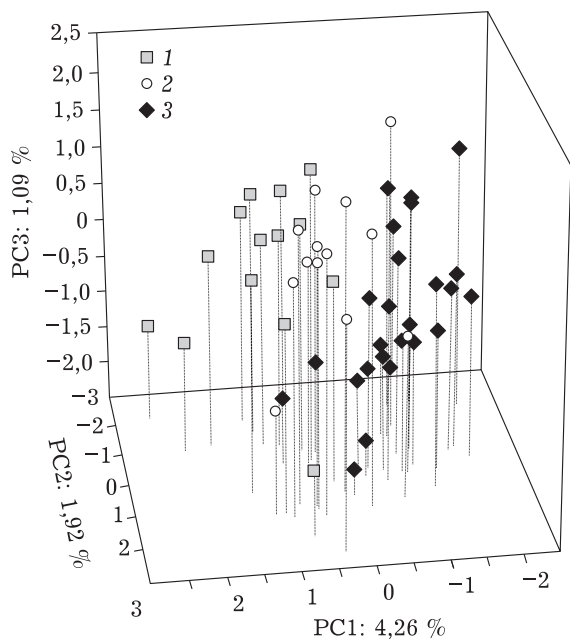


Рис. 2. Результаты анализа главных компонент с использованием краниологических данных. 1 – оз. Собачье (сиг “хищник”); 2 – оз. Собачье (сиг мокчегор); 3 – р. Кереть

Частоты комплексных гаплотипов в популяциях сига европейской территории России

	ИМ	УМ	КР1	КР2	СГ	СМ	ОН	ДВ	ЧД	КБ	БТМ	ВШ
L1	0,80	0,76	0,19	0,28	–	0,10	0,20	0,34	0,56	0,14	0,20	0,31
L2	–	–	0,35	0,21	0,78	0,50	0,41	0,11	0,11	0,07	–	0,50
L3	–	–	0,46	0,45	0,15	0,10	0,20	–	–	–	–	–
L4	–	–	–	–	–	0,10	–	0,11	–	–	–	–
L5	–	–	–	–	–	–	0,02	0,11	–	0,42	–	–
L6	–	–	–	–	–	–	0,02	–	0,22	–	–	–
L7	–	–	–	–	–	–	0,02	–	–	–	0,20	–
P3	0,03	–	–	–	–	–	0,02	0,11	–	0,03	–	0,19
P524	0,14	–	–	–	–	–	–	0,11	–	0,25	–	–
<i>p</i>	0,03	0,24	0	0,06	0,07	0,20	0,11	0,11	0,11	0,09	0,60	0
<i>n</i>	1	3	0	1	2	1	4	1	1	3	1	0
<i>N</i>	40	17	26	32	10	11	46	9	9	59	10	16
<i>H</i>	0,35	0,42	0,66	0,71	0,76	0,18	0,75	0,92	0,69	0,75	0,62	0,66

Примечание. *p* – частота уникальных гаплотипов; *n* – число уникальных гаплотипов; *N* – численность выборки; *H* – гаплотипическое разнообразие. ИМ – оз. Имандра, УМ – р. Умба, КР1 – р. Кереть (2003–2004 гг.), КР2 – р. Кереть (2015–2016 гг.), СГ – оз. Сегозеро, СМ – оз. Сямозеро, ОН – оз. Онежское, ДВ – р. Сев. Двина, ЧД – оз. Чудское, КБ – оз. Кубенское, БТМ – Балтийское море (Калининградская обл.), ВШТ – оз. Виштынецкое.

Кроме гаплотипа L3 в популяции р. Кереть встречаются комплексные гаплотипы L1 и L2, для которых также характерна определенная географическая приуроченность. Из табл. 5 видно, что L1 типичен для популяций сига бассейна Белого моря, в то время как вариант L2 встречается с наибольшей частотой у сига из бассейна оз. Онежское; при удалении от озера частоты этого гаплотипа и его производных снижаются. Следует отметить, что в ходе настоящей работы впервые в популяции р. Кереть за многолетний период выявлен уникальный гаплотип, т. е. характерный только для данной популяции и нигде ранее неотмеченный. Однако в целом значимого изменения частот гаплотипов за более чем десятилетний период не выявлено (см. выборки КР1 и КР2 в табл. 5; $\chi^2 = 8,644$; $df = 4$; $p = 0,055$).

Как уже отмечено выше, для дальнейшего секвенирования из разных водоемов отобраны носители одинаковых комплексных гаплотипов. Результаты секвенирования подтвердили существование трех гаплотипических групп – L1, L2 и L3 (рис. 3), хотя внутри каждой обнаружены варианты, нерегистрируемые в ходе ПДРФ-анализа. Уровень дифференциации как между группами, так и внутри них незначителен (табл. 6). Интерес-

но, что для гаплотипа L3 по данным секвенирования уровень различий с ближайшим вариантом группы L1 выше по сравнению с данными ПДРФ-анализа. Так, согласно ему последнему комплексные гаплотипы L1 и L3 различаются в одном сайте, в то время как секвенирование дополнительно выявило еще две нуклеотидные замены.

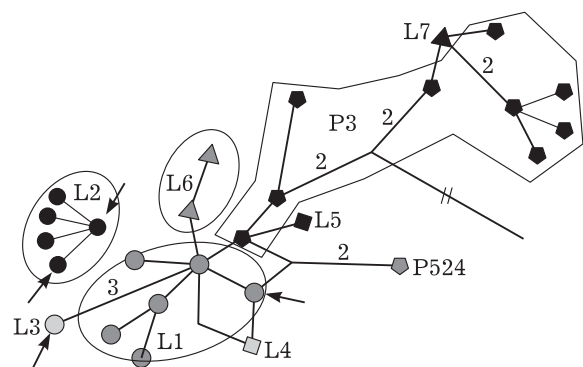


Рис. 3. Сеть вариантов последовательностей ND1 фрагмента мтДНК сига из европейских водоемов. Отмечены разные гаплогруппы, выделенные на основе ПДРФ-анализа и включающие от одной до нескольких последовательностей. Стрелками указаны варианты, обнаруженные в р. Кереть. Число нуклеотидных замен между вариантами равно единице, если над соединяющими их отрезками не указано иное

Внутри- и межгрупповая дифференциация последовательностей ND1 фрагмента мтДНК сига из водоемов Европейской территории России

	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	P3	P524
L1	0,07	–	–	–	–	–	–	–	–
L2	0,20	0,03	–	–	–	–	–	–	–
L3	0,20	0,30	0,0	–	–	–	–	–	–
L4	0,10	0,10	0,30	n/c	–	–	–	–	–
L5	0,10	0,20	0,30	0,20	n/c	–	–	–	–
L6	0,10	0,20	0,30	0,20	0,20	0,09	–	–	–
L7	0,40	0,50	0,50	0,50	0,40	0,40	0,0	–	–
P3	0,50	0,60	0,60	0,60	0,50	0,50	0,10	0,15	–
P524	0,20	0,30	0,40	0,20	0,20	0,30	0,50	0,60	n/c

П р и м е ч а н и е. Под диагональю приведены значения p -дистанций (в %) между гаплотпами, по диагонали – внутри групп; n/c (not calculated) – значение не рассчитано, так как группа представлена одной последовательностью.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфо-экологические особенности сига р. Кереть. В целом полученные данные о возрастной и половой структурах популяции проходного сига р. Кереть согласуются с данными, представленными в литературе [Ершов, 1989; Гуричев, 2006]. Отмечено семь возрастных групп из одиннадцати возможных. Так же, как и ранее, сиг разного возраста и разных стадий зрелости заходит в реку в разное время. Эта особенность заметна даже в ходе анализа выборок еастоящей работы менее многочисленных, чем в ряде предыдущих работ.

Провести анализ динамики всего комплекса используемых морфологических показателей за многолетний период времени, к сожалению, не удалось, вследствие отсутствия в литературе необходимой для этого информации [Правдин, 1954; Ершов, 1989; Гуричев, 2006]. Однако, судя по всему, за более чем 60 лет размеры рыб существенно не уменьшились (см. табл. 3).

В то же время сравнение ряда пластических признаков современной популяции сига и данных второй половины прошлого столетия показало, что сиг в настоящее время характеризуется сдвинутыми назад брюшными, высокими спинным и анальным плавниками, длинной головой и рылом, но при этом короткой нижней челюстью (см. табл. 3). Изменения плавников свидетельствуют о снижении подвижности сига: подвижные рыбы характеризуются более передним положени-

ем брюшных плавников и обтекаемой формой тела [Алеев, 1957]. Особенности же параметров головы, вероятно, связаны с изменениями в питании – в литературе имеются примеры подобной изменчивости строения костей черепа у рыб [Кодухова, Карабанов, 2017].

По-видимому, преобразования внешней морфологии сига так же, как и появление в районе р. Кереть трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.), обусловлены глобальной трансформацией морских экосистем [Ivanova et al., 2016].

По сравнению с жилыми формами сига проходной беломорский сиг, нерестящийся в р. Кереть, характеризуется особенностями морфологии, обуславливающими более активное движение, лучшую маневренность и ориентацию в пространстве (см. табл. 2–4, рис. 1, 2). Действительно, результаты дискриминантного анализа и анализа главных компонент показали, что дифференцирующими признаками для рыб из разных популяций являются размер глаза, длина плавников, расстояния между плавниками и длина хвостового стебля. Все эти черты связаны с подвижностью, маневренностью, характером движения рыб [Алеев, 1957].

Неожиданным оказалось большее сходство по внешним морфологическим параметрам проходного сига р. Кереть с сигами оз. Собачье (плато Путорана), чем с рыбами из оз. Лоухское (см. рис. 1, 2). Полученные результаты можно рассматривать как интересный пример однонаправленности изменчивости признаков при разной экологии организ-

мов. Несомненно, проходной беломорский сиг и озерная хищная его форма из сибирского озера характеризуются своими особенностями питания, размножения и т. п. Однако в их образе жизни есть и сближающая черта – это необходимость активного движения. В случае проходного сига активное движение становится необходимым для совершения длительных миграций во время нагула и при преодолении течения во время движения в реки на нерест. Сиг “хищник” также вынужден активно и стремительно двигаться во время добычи пищи. Видимо поэтому проходной сиг и сиг “хищник” оз. Собачье оказываются сходными по тем параметрам тела, которые связаны с движением, а именно положением плавников и их размерами [Алеев, 1957].

В то же время по строению черепа керетский сиг и хищная форма оз. Собачье отличны друг от друга. Здесь, вероятно, оказывает влияние характер питания. Для хищника важно не только быстро двигаться, но и хорошо ориентироваться в пространстве. Поэтому для него характерна большая подвижность головы, чему способствует более узкое основание черепа. Для бентофагов подвижность головы не имеет большого значения, поэтому по краниологическим признакам сиг р. Кереть, который является бентофагом [Ершов, 1989], оказывается ближе к сигу мокчегору оз. Собачье, также питающемуся бентосом [Заделенов и др., 2015, 2016].

Особенности генетического полиморфизма и происхождения популяции проходного сига р. Кереть. Полученные данные подтверждают высказанное ранее предположение о сложном происхождении популяции сига р. Кереть. По-видимому, каждый из гаплотипов – L1, L2 и L3, маркирует отдельную линию сига, приуроченную в своем происхождении к конкретному географическому региону. Так, линия L3 связана с бассейном Белого моря – возможно с р. Кереть и/или прилегающими водоемами. Линия L2 сформировалась в районе современного оз. Онежское или западнее него. О точной локализации источника расселения линии L1 судить сложнее, скорее всего это водоемы Скандинавского полуострова. Возможно, данная линия относится к филогенетической линии сига, согласно работе [Østbye et al., 2005], образующей группу 3-1 (clade 3-1), распространенную на севере Европы.

Линия L1 является самой древней из трех обсуждаемых: на сети гаплотипов варианты ее последовательностей располагаются ближе к таковым сига Сибири, где согласно общепринятой точке зрения находятся центры разнообразия для многих представителей семейства сиговых (Coregonidae) [Решетников, 2010].

По-видимому, в ходе отступления последнего ледника представители трех линий начали расселяться из водоемов-рефугиумов, где они переживали неблагоприятные условия оледенения: носители гаплотипов L2 в северо-восточном направлении, L3 – в юго-западном. Представители линии L1 могли как населять водоемы региона еще до наступления последнего ледника, так и заселить их, двигаясь с северо-запада. Как упоминалось выше, точка зрения о вселении в бассейн Белого моря сига из бассейна Балтики и смешанном происхождении ряда популяций высказывалась ранее [Новиков, 1951; Правдин, 1954]; возможность проникновения данного вида со стороны Ботнического залива обсуждается и в работе [Сендек и др., 2005].

Интересно, что долгое время (исследования генетического полиморфизма сига р. Кереть проводятся с 2004 г.) среди анализируемых выборок не отмечалось особей с уникальными гаплотипами и только в последние годы (2015–2016 гг.) такой гаплотип обнаружен. Возможно, это следствие работ по искусственному воспроизводству, проводимых для поддержания этой популяции Выгским рыболовным заводом: увеличение численности сига, заходящего на нерест в р. Кереть, могло повысить вероятность фиксации редких вариантов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование популяции сига р. Кереть, сравнение ее с другими популяциями данного вида позволило обсуждать ряд особенностей формирования тех или иных морфологических признаков рыб. Проведенный анализ показал, что даже внутри одной экологической группы (малотычинковых сига в исследованном случае) возможна дифференциация в зависимости от способа добычи пищи, подвижности рыбы, способности к ориентации в пространстве.

Уникальные черты популяции сига р. Кереть выявлены в ходе анализа генетическо-

го полиморфизма, а именно показано происхождение ее в результате смешения трех филогенетических линий. В связи с этим вполне возможно, что ряд характерных для этой популяции морфологических признаков обусловлен ее сложным формированием. Следует отметить большое значение для поддержания популяции керетского сига проводимых мероприятий по его искусственному воспроизводству, что нашло отражение в сохранении ее возрастной структуры, размерно-весовых характеристик рыб, особенностях генетического полиморфизма. Выявленная генетическая неоднородность этой популяции и довольно высокий уровень полиморфизма позволяют рассматривать ее как подходящий объект для проведения селекционных работ.

Авторы работы благодарят за помощь в сборе проб С. Н. Балдину, Н. В. Бардукова, И. В. Вихрева, Л. А. Глущенко, А. А. Махрова, В. П. Прокаева, А. Ю. Рольского, С. Г. Соколова, В. А. Широкова, И. Л. Щурова, В. В. Игнатенко и сотрудников РУЗ Выгского рыболовного завода, сотрудников Вологодской лаборатории филиала ГосНИОРХ и Псковского отделения ГосНИОРХ, а также А. А. Махрова за обсуждение материала и ценные замечания к рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 16-14-10001.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Характеристика и топография функций плавников рыб // Вопр. ихтиологии. 1957. Вып. 8. С. 55–76.
- Боровикова Е. А., Артамонова В. С., Махров А. А. Генетическое разнообразие популяций сига (*Coregonus lavaretus*) Европейского Севера России // Современное состояние биоресурсов внутренних вод: матлы докл. II Всерос. конф. с междунар. участием. 6–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. М.: Полиграф-Плюс, 2014. Т. 1. С. 91–98.
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2009. № 1. С. 95–99 [Borovikova E. A., Makhrov A. A. Detection of the mitochondrial DNA haplotype characteristic of the least cisco (*Coregonus sardinella*, Valenciennes, 1848) in the vendace (*C. albula*, Linnaeus, 1758) population of Vodlozero (the Baltic Sea basin) // Biol. Bull. 2009. Vol. 36, N 1. P. 80–83].
- Гуричев П. А. Исследования нагульного стада сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) губы Кереть Белого моря // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2006. Вып. 2. С. 25–32.
- Гуричев П. А., Белоусов И. Ю., Полякова Н. А., Синюхина А. Н. Сравнительная характеристика популяции сига *Coregonus lavaretus* L. бассейна губы Чупа Белого моря // Там же. 2005. Вып. 3. С. 106–113.
- Ершов П. Н. Некоторые черты экологии проходного сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* в период нагула в Кандалакшском заливе Белого моря // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 3. С. 406–415.
- Ершов П. Н., Дирин Д. К. Сиг // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Сер. Исследование фауны морей. Ч. 2. СПб., 1995. Вып. 42 (50). С. 88–103.
- Заделенов В. А., Глущенко Л. А., Матасов В. В., Шадрин Е. Н. Ихтиофауна больших норильских озер (Кутарамакан, Лама, Собачье) // Науч. тр. ФГБУ “Объединенная дирекция заповедников Таймыра”. Норильск: АПЕКС, 2015. С. 116–130.
- Заделенов В. А., Глущенко Л. А., Андрущенко П. Ю., Матасов В. В., Шадрин Е. Н. Морфо-экологическая характеристика сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus* (L.) озера Собачье (плато Путорана) // Вестн. рыбохозяйственной науки. 2016. Т. 3, № 4 (12). С. 45–50.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Кодухова Ю. В., Карабанов Д. П. Морфологические изменения в популяции плотвы (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae) озера Плещеево в результате вселения моллюска *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 9. С. 1069–1077 [Kodukhova Yu. V., Karabanov D. P. Morphological changes in the population of roach (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae) in lake Pleshcheevo as a result of the introduction of the mollusk, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) // Zool. Zhurn. Vol. 96, N 9. P. 1069–1077].
- Кудерский Л. А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера европейской территории СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 258. С. 102–121.
- Кудерский Л. А. Состояние уловов и воспроизводства сиговых рыб в водоемах России / Избр. тр. Т. 1. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам: сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 339. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 381–391.
- Новиков П. И. О нахождении сигов балтийскоморского происхождения в западной части бассейна Белого моря // Изв. Карело-Финск. фил. АН СССР. 1951. № 1. С. 89–91.
- Попов И. Ю., Сендек Д. С. Квинтэссенция эволюции // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. СПб., 2003. С. 172–189.
- Правдин И. Ф. Морфо-биологическая классификация и генезис сигов (род *Coregonus* s. str.) Ладожского озера // Изв. Карело-финск. науч.-исслед. базы АН СССР. 1947. № 1-2. С. 75–85.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Решетников Ю. С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М., 2010. С. 62–87.

- Сендек Д. С., Новоселов А. П., Студенов И. И., Гуричев П. А. Филогенетические связи популяций обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus*, L.) из водоемов бассейна Белого моря // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. С. 135–147.
- Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов рода *Coregonus* оз. Севан // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 4. С. 575–586.
- Шапошникова Г. Х., Клюканов В. А. Методика изучения скелетов рыб в целях систематики // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: “Минтис”, 1974. С. 9–12.
- Чугунова Н. И. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Сов. наука, 1952. 115 с.
- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16 (1). P. 37–48.
- Bernatchez L., Renaut S., Whiteley A. R., Derome N., Jeukens J., Landry L., Lu G., Nolte A. W., Østbye K., Rogers S. M., St-Cyr J. On the origin of species: insights from the ecological genomics of lake whitefish // Phil. Trans. R. Soc. B. 2010. Vol. 365. P. 1783–1800.
- Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Katokhin A. V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers // Evol. Ecol. 2011. Vol. 25. P. 557–572.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: Spawning habitats, mortality, and abundance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 301–315.
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. Vol. 16. P. 111–120.
- Østbye K., Bernatchez L., Næsje T. F., Himberg K. J. M., Hindar K. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. 2005. Vol. 14. P. 4371–4387.
- Politov D. V., Gordon N. Yu., Afanasiev K. I., Altukhov Yu. P., Bickham J. W. Identification of palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. Fish Biol. 2000. Vol. 57 (Suppl. A). P. 51–71.
- Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A., Karhunen M., Kahilainen K. K., Ovaskainen O., Østbye K., Peruzzi S., Fevolden S.-E., Amundsen P.-A. Ecological speciation in postglacial European whitefish: Rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats // Ecol. Evol. 2013. Vol. 3 (15). P. 4970–4986.
- Reshetnikov Yu. S. Coregonid fishes in Arctic waters // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 41. P. 3–11.
- Sendek D. S. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 41. P. 25–39.
- Svärdson G. The Coregonid problem. I. Some general aspects of the problem // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, 1949. Report N 29. P. 89–101.
- Svärdson G. The Coregonid problem. IV. The significance of scales and gill rakers // Ibid. Drottningholm, 1952. Report N 33. P. 204–232.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.
- Zaykin D. V., Pudovkin A. I. Two programs to estimate of χ^2 values using pseudo-probability tests // J. Heredity. 1993. Vol. 84. P. 152.

The Features of Morphology, Ecology and Mitochondrial DNA Polymorphism of the Whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from the Keret' River as a New Object of the Artificial Reproduction

E. A. BOROVIKOVA^{1,2}, Yu. V. KODUKHOVA¹

¹ I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
152742, Yaroslavl Oblast, Borok
E-mail: elena.ibiw@gmail.com

² Institute of Biophysics of Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of SB RAS”
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50

The features of the morphoecological and genetic polymorphism of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from the Keret' River (White Sea basin) are discussed. According to morphological characteristics this whitefish population is homogeneous. At the same time, the differentiation with the lake whitefish populations of European Russia and Siberia was detected. The differences of the parameters associated with the movement and orientation of individuals in space (body height, length and position of the fins, interorbital distance) were revealed. For the first time the data of the craniological analysis were described for the White Sea whitefish. The results of the mitochondrial ND1 fragment polymorphism analysis confirmed the assumption of the heterogenous origin of the whitefish from the Keret' River: the descendants of three different phylogenetic lines were found in the population.

Key words: whitefish *Coregonus lavaretus*, morphological analysis, craniological analysis, genetic polymorphism, mitochondrial DNA.