

## Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России

Е. А. БОРОВИКОВА<sup>1,2</sup>, Ю. И. МАЛИНА<sup>1</sup>

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

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

Статья поступила 24.11.2017

Принята к печати 19.12.2017

### АННОТАЦИЯ

Обсуждаются особенности заселения сигом *Coregonus lavaretus* L. водоемов европейской территории России в связи с оледенениями плейстоцена. На основе данных о частотах и филогенетических связях гаплотипов митохондриальной ДНК показана значительная роль в формировании современных популяций данного вида вселенцев из западных приледниковых водоемов, или рефугиумов, один из которых располагался в районе Северной Атлантики, а второй – в пределах юго-восточной Балтики. До последнего оледенения, максимум которого наблюдался около 20 тыс. л. н., также имели место и вселения из Сибири. Однако потомки этих мигрантов в современных водоемах рассматриваемой территории не являются доминирующими. Обсуждаются причины успеха в расселении мигрантов из разных рефугиумов; в частности, значительная роль отводится размерам водоема, где обитала популяция до начала экспансии.

**Ключевые слова:** сиг *Coregonus lavaretus*, генетический полиморфизм, митохондриальная ДНК, филогеография, приледниковые рефугиумы.

Филогеография, или исследование закономерностей и процессов, определяющих особенности географического распространения внутривидовых групп разного происхождения (филогенетических линий) [Avice, 2000], стала актуальным направлением молекулярно-генетических работ в последние десятилетия для всех групп организмов, в том числе и для рыб [Bernatchez, Dodson, 1991; Østbye et al., 2005; Brown, Stepien, 2009; Levin

et al., 2017; и др.]. Действительно, сведения о происхождении популяций позволяют оценить степень их уникальности, что важно для разработки мер поддержания и охраны биоразнообразия [Fraser, Bernatchez, 2001; Hansen et al., 2008]. Кроме того, представление об истории популяции необходимо иметь и в случае, если она используется в рыболовных целях и селекционных работах [Артамонова, 2008]. Знание особенностей фило-

географии бывает полезно и при решении проблем таксономии и систематики разных групп рыб [Neilson, Stepien, 2009; Borovikova et al., 2013; Levin et al., 2017]. Важное значение имеет обсуждение вопросов происхождения и при рассмотрении активно расселяющихся в настоящее время видов [Brown, Stepien, 2009; Mombaerts et al., 2014; и др.].

В случае Европейского Севера несомненный интерес представляет история расселения сиговых рыб (Coregonidae) – группы, широко распространенной в северных холодноводных экосистемах и имеющей немалую хозяйственную ценность. Наиболее часто разными авторами предпринимаются попытки реконструировать пути распространения в Европе двух видов этого семейства: сига (*Coregonus lavaretus*) и ряпушки европейской (*C. albula*). Для этой цели используют как данные об особенностях морфологии и экологии [Новиков, 1951; Правдин, 1954; Svärdson, 1988], так и результаты исследования полиморфизма разных генетических маркеров [Махров, Болотов, 2006; Боровикова, 2009; Сендек и др., 2009; и др.].

Одна из наиболее крупномасштабных работ, посвященных филогеографии сига Западной Европы, – исследование К. Østbye с соавт. [2005], выполненное с использованием в качестве маркерных двух участков митохондриального генома: фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI) и фрагмента гена, кодирующего субъединицу 3 НАДН-дегидрогеназного комплекса (ND3). Авторами работы показано, что в заселении европейских водоемов принимали участие три филогенетические линии сига: Североευропейская, распространенная от Кольского полуострова до альпийских водоемов, включая водоемы Балтийского бассейна; Сибирская и Южноευропейская, представители последней распространены в водоемах Южной Скандинавии и Центральной Европы.

Вопросы филогеографии сига, населяющего водоемы европейской части России, рассматриваются в ряде работ Д. С. Сендека с соавт. [Sendek, 2004; Сендек и др., 2009; Сендек, 2012]. Несомненным является заключение этих исследователей, что водоемы бассейна Белого и Баренцева морей в разное время заселялись несколькими филогенети-

ческими линиями сига. Кроме того, делается вывод о вселении в беломорские водоемы данного вида из Ботнического залива Балтийского моря. Следует отметить, однако, что несмотря на важные результаты этих работ, сделаны они на основе исследования полиморфизма аллозимных локусов, которые, как известно, являются не самыми лучшими маркерами для изучения филогеографии [Боровикова, 2016].

В связи со сказанным выше целью настоящей работы – исследовать полиморфизм популяций сига Европейского Севера России с использованием маркеров митохондриального генома и, учитывая палеогеографические реконструкции, сделать выводы о путях расселения вида в водоемах региона.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Информация о проанализированном материале приведена в табл. 1; использованы как собственные данные, полученные в ходе многолетних работ (2004–2017 гг.), так и данные о последовательностях сига Европы из базы GenBank (NCBI <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

Для проведения молекулярно-генетического анализа брали пробы мышечной ткани, печени или жирового плавника, фиксированные 96%-м этанолом в соотношении 1 : 5. Клеточную ДНК выделяли с использованием набора ДНК-Экстран-2 (ЗАО “Синтол”, Москва). С полученных образцов тотальной клеточной ДНК с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) синтезировали фрагмент митохондриальной ДНК (мтДНК) длиной 2052 пары нуклеотидов (п. н.), включающий ген, кодирующий субъединицу I НАДН-дегидрогеназного комплекса (ND1 фрагмент). Синтез фрагмента (амплификацию) проводили с применением праймеров LGL381 и LGL563 [Politov et al., 2000] в 25 мкл однократного буфера для амплификации (НПО “СибЭнзим”). Амплификационная смесь включала 100–300 нг клеточной ДНК, по 10–15 пмоль каждого из двух праймеров, по 200 нмоль каждого из четырех дезоксирибонуклеотидов и 0,5–1 ед. *Taq*-полимеразы (НПО “СибЭнзим”). Концентрацию  $MgCl_2$  в конечном растворе доводили до 2 мМ. Про-

## Характеристика исследованного материала

Водоем, популяция	Координаты	ПДРФ	С	Номер NCBI
оз. Имандра	67°40' с. ш., 32°55' в. д.	40	–	–
р. Умба	66°39' с. ш., 34°18' в. д.	17	–	–
р. Кереть	66°16' с. ш., 33°33' в. д.	58	9	MG251333–MG251336
оз. Варацкое	66°13' с. ш., 33°09' в. д.	7	–	–
оз. Сегозеро	63°10' с. ш., 39°57' в. д.	27	–	–
оз. Сямозеро	61°53' с. ш., 33°15' в. д.	10	–	–
оз. Онежское	61°32' с. ш., 35°14' в. д.	36	–	–
оз. Онежское, Пиньгуба	61°51' с. ш., 34°35' в. д.	23	9	MG251338–MG251340
р. Сев. Двина	64°32' с. ш., 40°29' в. д.	9	–	–
оз. Кубенское	59°48' с. ш., 39°07' в. д.	59	2	MG251331, MG251332
оз. Ладожское	–	12	2	MG251337
оз. Ладожское, волховской сиг	–	9	2	MG251341
оз. Ладожское*	–	–	4	KX010454, KX010455, KP123667, KP123668
р. Нева*	–	–	2	KP123656, KP123657
оз. Псковско-Чудское	58°41' с. ш., 27°26' в. д.	9	3	MG251330
оз. Вишгинецкое, Калинин-градская обл.	54°26' с. ш., 22°43' в. д.	16	–	–
Балтийское море, Калинин-градская обл.	54°58' с. ш., 20°14' в. д.	10	–	–
Балтийское море, Эстония*	–	–	8	JQ661382–JQ661389
Балтийское море*	–	–	24	KP123646–KP123673
Ниссум-фьорд, Дания*	56°24' с. ш., 8°11' в. д.	–	19	JQ661463–JQ661481
Рингкёбинг-фьорд, Дания*	56°00' с. ш., 8°12' в. д.	–	20	JQ661443–JQ661462
оз. Флайндер, Дания*	56°31' с. ш., 8°56' в. д.	–	8	JQ661435–JQ661442
оз. Танге, Дания*	56°20' с. ш., 9°35' в. д.	–	8	JQ661427–JQ661434
оз. Килен, Дания*	56°30' с. ш., 8°33' в. д.	–	8	JQ661419–JQ661426
Бухта Ахтервассер, Германия*	54°59' с. ш., 13°52' в. д.	–	8	JQ661390–JQ661397
оз. Хальштеттер, Австрия*	47°33' с. ш., 13°40' в. д.	–	4	KP123674–KP123677
оз. Марьяновское, Польша*	53°22'33" с. ш., 15°17' в. д.	–	1	DQ399868
оз. Иньско, Польша*	53°26' с. ш., 15°31' в. д.	–	2	DQ399864, DQ399867
оз. Моржицкое, Польша*	52°51' с. ш., 14°24' в. д.	–	1	DQ399866
оз. Мидвей, Польша*	53°17' с. ш., 14°53' в. д.	–	1	DQ399865
оз. Сьремское, Польша*	52°04' с. ш., 17°00'45" в. д.	–	1	DQ399863
	Всего	342	146	

П р и м е ч а н и е. \* Информация взята из GenBank; ПДРФ – ПДРФ-анализ; С – секвенирование.

грамма амплификации ND1 фрагмента включала этап первоначальной денатурации ДНК: +94 °С – 5 мин; 32 цикла синтеза фрагмента: +94 °С – 1 мин, +53 °С – 30 с, 72 °С – 1 мин 15 с; заключительный этап дотройки концов: +72 °С – 10 мин [Politov et al., 2000, с модификацией].

Полиморфизм ND1 фрагмента анализировали с помощью ПДРФ-анализа (полимор-

физм длин рестриктных фрагментов) и путем секвенирования. Для ПДРФ-анализа в работе использован набор из 15 эндонуклеаз рестрикции (рестриктаз), которые, как показано ранее, позволяют выявлять полиморфизм мтДНК в популяциях сиговых рыб: *Ase* I, *Ava* II, *Bst*N I, *Bst*U I, *Dde* I, *Dpn* II, *Hae* III, *Hha* I, *Hinc* II, *Hinf* I, *Hph* I, *Msp* I, *Nci* I, *Rsa* I, *Tag* I [Politov et al., 2000;

Kohlmann et al., 2007; Боровикова, 2009]. Реакцию рестрикции проводили в смеси объемом 10 мкл, содержащей 1 мкл 10-кратного буфера, 3–4 мкл ПЦР-продукта ND1 фрагмента и 0,5–1 единиц соответствующего фермента в течение 10–12 ч при температуре, рекомендованной фирмой-производителем ферментов.

Анализ длин фрагментов после расщепления амплификата проводили в 1,7–2%-м агарозном геле за исключением продуктов рестрикции *Bst*NI. В последнем случае длины фрагментов анализировали в 1,3%-м геле. С целью выявления полиморфизма, проявляющегося на уровне низкомолекулярных фрагментов, продукты расщепления исследуемого участка мтДНК ферментами *Dde*I и *Hae*III анализировали также в 11%-м полиакриламидном геле. Для электрофореза использовали трис-ЭДТА-боратную буферную систему [Маниатис и др., 1984].

После электрофореза агарозные и полиакриламидные гели окрашивали раствором бромистого этидия и визуализировали результат в УФ-свете. На основании полученных данных для каждого образца составляли комплексные гаплотипы. Результаты ПДРФ-анализа учитывали при отборе проб для дальнейшего секвенирования – из разных популяций для выявления полиморфизма, не регистрируемого ферментами рестрикции, целенаправленно брали образцы, принадлежащие к одинаковым комплексным гаплотипам.

Для определения нуклеотидной последовательности ND1 фрагмента длиной 1930 п. н. использовали два внешних праймера LGL381 и LGL563 [Politov et al., 2000] и шесть внутренних [Bochkarev et al., 2011]. Фрагменты синтезировали 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<sup>®</sup> Terminator v3.1 Ready Reaction Cycle Sequencing Kit (ABI PRISM<sup>®</sup>) в ИБВВ РАН. Информация о последовательностях депонирована в базу данных NCBI под номерами MG251330–MG251341.

Сравнение выборок по частотам гаплотипов (тест на однородность) проводили с при-

менением критерия хи-квадрат в программе CHIRXC [Zaykin, Pudovkin, 1993]. Для анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей использовали программу MEGA6 [Tamura et al., 2013]. Для оценки степени дифференциации гаплотипов и их групп рассчитывали *p*-дистанцию, а также использовали модель нуклеотидных замен TrN [Tamura, Nei, 1993]. При расчете стандартной ошибки показателей *p*-дистанции применяли процедуру “бутстреп” (500 повторов). Построения медианной сети вариантов нуклеотидной последовательности проводили с помощью программы NETWORK 5.0.0.1. [Bandelt et al., 1999]. При построении сети и расчетах *p*-дистанции использовали последовательности равной длины – 1863 п. н. Для определения принадлежности ряда секвенированных последовательностей и последовательностей из GenBank к конкретной гаплогруппе применяли “виртуальную” рестрикцию на онлайн-ресурсе RestrictionMapper v.3 (<http://www.restrictionmapper.org/>). При анализе сети гаплотипов и выделении гаплогрупп использовали метод кластеризации, описанный в работе [Templeton, 1998].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На основании данных ПДРФ-анализа в 14 исследованных популяциях сига европейской территории России описано 28 комплексных гаплотипов мтДНК, два из которых, P524 и P3, ранее отмечались у пыжьяна (*C. l. pidchian*) и муксуна (*C. t. miksun*) Сибири [Politov et al., 2000]. Секвенирование ND1 фрагмента как более тонкий метод анализа позволило выявить еще четыре варианта последовательностей, не регистрируемых с использованием рестриктаз. Таким образом, всего разными методами для выборки сига объемом 366 особей обнаружено 32 гаплотипа.

Данные дополнены информацией из базы GenBank: путем “виртуальной” рестрикции 115 последовательностей сига из европейских водоемов оказались отнесены к 17 комплексным гаплотипам, семь из которых ранее не отмечались. Использование “виртуальной” рестрикции позволило совместно рассматривать данные, полученные как путем секвенирования, так и с помощью ПДРФ-анализа.

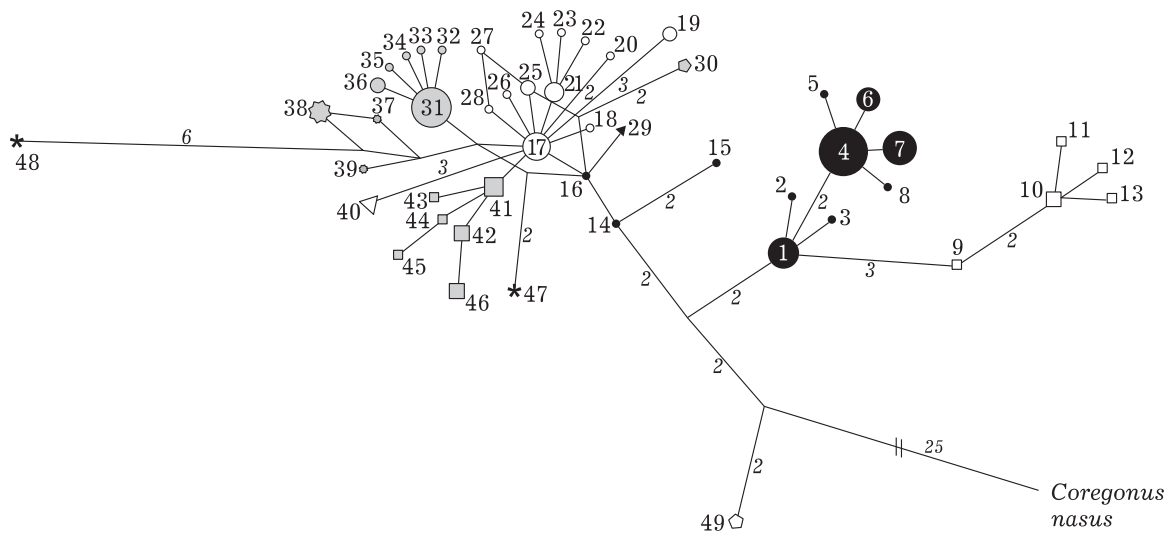


Рис. 1. Медианная сеть гаплотипов сига (*C. lavaretus*) водоемов Европы. Гаплогруппы: I – черный круг; II – белый квадрат; III – белый круг; IV – черный треугольник; V – серый пятиугольник; VI – светло-серый круг; VII – серая звезда; VIII – белый треугольник; IX – серый квадрат; \* – варианты, принадлежность которых к конкретной гаплогруппе на данный момент не определена; белый пятиугольник – последовательность пыжьяна (*C. l. pidschian*) р. Лена (номер NCBI KM013418). Варианты последовательностей пронумерованы. Число нуклеотидных замен, если оно больше единицы, указано рядом с отрезком, соединяющим варианты. Показано расстояние (в парах нуклеотидов) до ближайшей последовательности другого представителя рода *Coregonus* – чира (*C. nasus*)

Среди выявленных комплексных гаплотипов отмечены распространенные, фиксируемые в двух и/или более водоемах, и характерные только для конкретной популяции (уникальные) гаплотипы. Число уникальных гаплотипов в изученных популяциях сига, как правило, невелико (один – два, реже три), частоты их изменяются от 0,02 до 0,20, что, однако, зависит от объема проанализированной выборки.

Кроме данных ПДРФ-анализа и “виртуальной” рестрикции отдельно рассматривали результаты секвенирования. Для 146 нуклеотидных последовательностей длиной 1863 п. н. построена медианная сеть гаплотипов (см. табл. 1; рис. 1). Ее анализ с учетом информации об особенностях географического распространения того или иного гаплотипа позволил выделить девять гаплогрупп. Генетическая дифференциация между ними невелика, значения показателя *p*-дистанции не превышают таковых для внутривидового уровня (табл. 2).

Большая часть групп объединяет несколько вариантов последовательностей, в то время как три группы (IV, V и VIII) образованы всего одним вариантом. При выделении по-

следних руководствовались тем фактом, что последовательности групп IV и VIII приурочены к ограниченному региону и конкретной популяции, что может рассматриваться как свидетельство изоляции в прошлом, аллопатричного происхождения. Вариант группы V оказался сходен с гаплотипом P524, ранее описанным в популяциях Сибири [Politov et al., 2000]. Поэтому он также вынесен в отдельную линию до получения большей информации о полиморфизме сибирских популяций сига.

Следует отметить, что две последовательности сига Балтийского моря (см. номера 47 и 48 на рис. 1) не удалось отнести ни к одной из групп гаплотипов. Возможно, как и в случае группы V, с получением дополнительной информации о полиморфизме популяций района Балтики их положение в сети гаплотипов станет более определенным.

Гаплогруппы характеризуются определенной географической приуроченностью, что выражается в закономерном изменении частот образующих их гаплотипов (табл. 3; рис. 2).

Так, в водоемах европейской территории России распространены гаплотипы группы III, тогда как в Западной Европе частоты их

Дифференциация последовательностей ND1 фрагмента мтДНК (*p*-дистанции) внутри и между гаплогруппами сига европейских водоемов

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	№ 49	CA	CT	SL	
I	<b>0,1 ± 0,03</b>	0,13	0,15	0,2	0,17	0,18	0,18	0,19	0,17	0,15	0,30	0,35	0,32	0,39
II	0,4	<b>0,1 ± 0,04</b>	0,19	0,19	0,21	0,21	0,21	0,23	0,20	0,17	0,31	0,34	0,33	0,40
III	0,5	0,7	<b>0,1 ± 0,04</b>	0,07	0,10	0,08	0,09	0,10	0,06	0,15	0,28	0,34	0,31	0,38
IV	0,5	0,6	0,2	<b>n/c</b>	0,11	0,11	0,12	0,12	0,09	0,15	0,29	0,34	0,32	0,37
V	0,6	0,7	0,3	0,2	<b>n/c</b>	0,14	0,14	0,15	0,12	0,17	0,31	0,34	0,33	0,38
VI	0,6	0,7	0,2	0,2	0,3	<b>0,03 ± 0,01</b>	0,09	0,12	0,08	0,17	0,29	0,35	0,31	0,38
VII	0,7	0,8	0,3	0,3	0,4	0,2	<b>0,1 ± 0,03</b>	0,13	0,09	0,17	0,30	0,35	0,32	0,38
VIII	0,6	0,8	0,2	0,3	0,4	0,3	0,4	<b>0,0</b>	0,10	0,19	0,30	0,36	0,34	0,38
IX	0,6	0,7	0,2	0,2	0,3	0,2	0,3	0,3	<b>0,1 ± 0,05</b>	0,15	0,28	0,34	0,31	0,38
№ 49	0,5	0,5	0,5	0,4	0,5	0,6	0,6	0,6	0,5	<b>n/c</b>	0,28	0,31	0,20	0,36
CN	1,7	1,8	1,6	1,6	1,7	1,7	1,8	1,7	1,7	1,5	<b>0,0</b>	0,34	0,34	0,42
CA	2,0	2,0	2,0	1,9	1,9	2,0	2,1	2,1	2,0	1,7	2,2	<b>0,1 ± 0,06</b>	0,37	0,42
CT	2,1	2,2	2,1	2,1	2,2	2,0	2,2	2,2	2,1	2,1	2,4	2,4	<b>n/c</b>	0,42
SL	2,9	3,0	2,8	2,8	2,8	2,8	2,7	2,8	2,9	2,6	3,4	3,2	3,4	<b>n/c</b>

Примечание. Под диагональю – значения *p*-дистанций между гаплогруппами, выше диагонали – стандартная ошибка; по диагонали – значения *p*-дистанций внутри групп. Значения всех показателей в таблице умножены на 100. № 49 – вариант пшьяна (номер NSBI KM013418), CN – чир *Coregonus nasus*, CA – ряпушка *C. albus* (DQ399869 и DQ399870), CT – тугун *C. tugin* (KX151789), SL – нельма *Stenodus leucichthys* (KX151784); *n/c* (not calculated) – значение не рассчитано, так как группа представлена одной последовательностью.

## Частота встречаемости гаплогрупп в популяциях сига водоемов Европы

Водоем	Гаплогруппа									Номер варианта*
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
р. Умба	–	–	1,00	–	–	–	–	–	–	–
оз. Имандра	0,03	–	0,83	–	0,14	–	–	–	–	–
р. Кереть	–	–	0,31	–	–	0,27	–	0,42	–	25, 31, 32, 40
оз. Варацкое	–	–	–	–	–	–	–	1,00	–	–
оз. Сямозеро	–	–	0,20	–	–	0,50	–	0,30	–	–
оз. Онежское	0,04	–	0,21	0,02	–	0,45	0,02	0,20	0,06	17, 31, 36, 46
оз. Сегозеро	–	–	–	–	–	0,85	–	0,15	–	–
р. Сев. Двина	0,11	–	0,45	0,11	0,11	0,22	–	–	–	–
оз. Кубенское	0,03	–	0,14	0,51	0,25	0,07	–	–	–	29, 30
оз. Ладожское	–	–	0,67	–	–	0,27	–	–	0,06	17, 26, 28, 31
оз. Ладожское, волховской сиг	–	–	0,33	–	–	0,67	–	–	–	17, 33
оз. Псковско-Чудское	–	–	0,67	–	–	0,11	–	–	0,22	17, 20
оз. Виштинское, Калининградская обл.	0,19	–	0,31	–	–	0,50	–	–	–	–
р. Нева	–	–	–	–	–	–	0,50	–	0,50	37, 41
Балтийское море, Калининградская обл.	0,63	–	0,37	–	–	–	–	–	–	–
Балтийское море, Эстония	–	–	0,25	–	–	0,75	–	–	–	19, 31
Балтийское море	0,22	0,23	0,17	–	–	0,17	0,04	–	0,17	1, 9–18, 27, 31, 34, 35, 39, 42–45, 47, 48
Бухта Ахтервассер, Германия	–	–	0,25	–	–	0,25	0,50	–	–	21, 31, 38
Озера Польши	0,17	0,17	0,17	–	–	0,17	0,16	–	0,16	1, 10, 22, 31, 38, 42
оз. Хальштеттер, Австрия	0,25	–	0,75	–	–	–	–	–	–	2, 21, 23, 24
Ниссум-фьорд, Дания	0,95	–	0,05	–	–	–	–	–	–	4, 6–8, 21
Рингкёбинг-фьорд, Дания	0,95	–	0,05	–	–	–	–	–	–	1, 4–7, 21
оз. Флайндер, Дания	1,00	–	–	–	–	–	–	–	–	1, 4, 6
оз. Танге, Дания	1,00	–	–	–	–	–	–	–	–	1, 3, 4, 7
оз. Килен, Дания	1,00	–	–	–	–	–	–	–	–	1, 4, 6

П р и м е ч а н и е. \* Номера вариантов соответствуют номерам гаплотипов на рис. 1. Оценка значимости различий между популяциями  $p < 0,001$ ,  $\chi^2 = 2563,9$ .

меньше. Исключение составляет австрийское оз. Хальштеттер; однако высокая частота гаплотипов этой группы здесь может обуславливаться небольшим объемом выборки.

Гаплотипы группы VI сосредоточены на линии Балтийское море (Финский залив) – Ладожское и Онежское озера – устье р. Сев. Дви-

на; севернее и южнее этой условной линии варианты гаплогруппы встречаются реже.

Как сказано выше, гаплотипы групп IV и VIII приурочены к определенным, ограниченным районам. Так, гаплогруппа VIII имеет наибольшие частоты в популяции морского проходного сига р. Кереть, в то время как

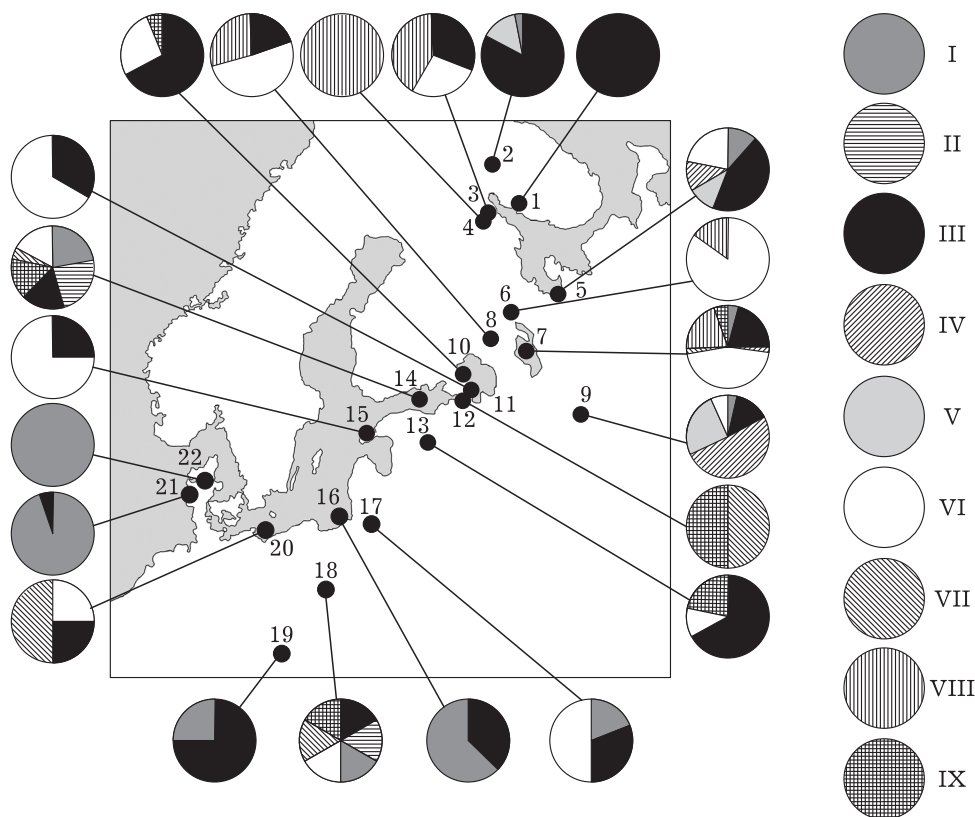


Рис. 2. Частоты гаплогрупп мтДНК сига (*C. lavaretus*) в водоемах Европы. Цифрами обозначены: 1 – оз. Имандра; 2 – р. Умба; 3 – р. Кереть; 4 – оз. Варацкое; 5 – р. Сев. Двина; 6 – оз. Сегозеро; 7 – оз. Онежское; 8 – оз. Сязозеро; 9 – оз. Кубенское; 10 – оз. Ладожское; 11 – оз. Ладожское, волховской сиг; 12 – р. Нева; 13 – оз. Псковско-Чудское; 14 – Балтийское море; 15 – Балтийское море, Эстония; 16 – Балтийское море, Калининградская обл.; 17 – оз. Виштинское; 18 – озера Польши; 19 – оз. Хальштеттер, Австрия; 20 – бухта Ахтервассер, Германия; 21 – фьорды Ниссум и Рингкёбинг, Дания; 22 – озера Танге, Флайндер и Килен, Дания

гаплотипы группы IV характерны для эндемичной популяции карликового сига нельмушки (*C. l. nelmuschka*) оз. Кубенское (бассейн р. Сев. Двина).

Варианты гаплогруппы I, включающей гаплотип P3, отмеченный впервые для пыжьяна Сибири [Politov et al., 2000], широко распространены в популяциях сига Европы, чаще встречаясь, однако, в бассейне Северного моря. Гаплогруппы II, VII и IX, образующие отдельные ветви на сети гаплотипов, характерны более для водоемов Восточной и Южной Балтики.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

**Роль оледенений Плейстоцена в формировании современной картины генетического полиморфизма сига Европейского Севера.** Расселение в водоемах Европы и внутри-

видовая дифференциация сига, как и других лососевидных, тесно связана с историческими событиями плейстоцена, а именно с событиями оледенений [Behnke, 1972]. Наступление ледника приводило к деструкции местообитаний, перемещению и фрагментации популяций [Pielou, 1991]. Периоды же его отступления создавали новые водоемы, пригодные для обитания холодноводных видов рыб, в том числе и сиговых.

Современная картина распространения сиговых в европейских водоемах во многом определяется событиями последних 20 тыс. лет [Behnke, 1972]. Во время максимума последнего оледенения значительную роль в сохранении этой группы на территории Европы, безусловно, играли приледниковые водоемы, или рефугиумы, которые формировались вдоль края ледника в результате подпруживания ледяным щитом крупных водных



потоков. В дальнейшем, по мере таяния льда сложная сеть приледниковых водоемов служила основными путями расселения холодноводной ихтиофауны [Bernatchez, Dodson, 1994; Кудерский, 2003].

В освобождающихся ото льда водоемах в связи с наличием свободных экологических ниш происходила быстрая эволюция сига. Действительно, хорошо известно, что в течение всего только нескольких поколений морфо-экологические характеристики этих рыб могут существенно изменяться, вследствие чего в коротких временных и географических масштабах возникает их значительная внутривидовая дифференциация [Боровикова, Махров, 2013].

Таким образом, анализ филогеографии сига европейских водоемов осложняется не только особенностями формирования самих водоемов, куда вселялись сиви, но и высокой пластичностью этой группы. Основные черты процесса заселения сигом этих водоемов находят отражение в характерной картине внутри- и межпопуляционного полиморфизма маркеров мтДНК.

**Особенности филогеографии сига северо-запада европейской территории России.** Из описанных девяти гаплогрупп наиболее древними, очевидно, являются группы I и III. Так, о древности группы I свидетельствует близость ее к корню сети, который маркируется последовательностью пьжъяна Сибири (вариант 49) и направлен к гаплотипам чира (*S. nasus*) (см. рис. 1). Кроме того, о древности позволяет говорить и большее число последовательностей, которыми образованы первая и третья группы: большее время существования обусловило формирование большего числа вариантов.

Носители гаплотипов группы I, вероятно, проникли на территорию Европы из Сибири задолго до последнего оледенения. О связи с сибирскими популяциями свидетельствует тот факт, что в эту группу входит сибирский гаплотип P3.

Можно предположить два пути вселения сига из сибирских водоемов. Первый мог быть связан с шельфовыми районами Ледовитого океана, а второй – с приледниковыми рефугиумами Предуралья. Так, согласно палеогеографическим реконструкциям западнее Уральских гор около 90 тыс. л. н. подпружен-

ный водный поток образовал ледниковое оз. Коми, сообщающееся с еще одним ледниковым озером – Беломорским [Mangerud et al., 2004; Svendsen et al., 2004]. Озеро Коми, скорее всего, и оказалось своеобразным “депо” сиговых Сибири и источником их расселения далее на запад, о чем говорится и в работах [Sendek, 2004; Махров, Болотов, 2006; Боровикова, 2009; Сендек и др., 2009].

Возможность расселения сиговых рыб вдоль шельфовой зоны Ледовитого океана также обсуждается в литературе [Устюгов, 1976; Ferguson et al., 1978; Сендек, 2012]. В частности, типичный представитель сибирской фауны сиговых, омуль (*S. autumnalis*), вероятно, именно таким путем достиг водоемов Великобритании, где сейчас обитает его эндемичная популяция – поллан. В случае сига его морские проходные формы вполне могли также мигрировать вдоль берега континента в западном направлении.

Отметим еще раз, что вселение сига из Сибири в Европу имело место до последнего оледенения. Трансгрессия ледника значительно фрагментировала европейские популяции сига, часть из них оказалась отеснена далеко на запад в крупный рефугиум Северной Атлантики, который простирался от Британских островов до территорий Скандинавского полуострова [Махров, Болотов, 2006]. Существование этого водоема подтверждается данными для ряда видов лососевидных – кумжи (*Salmo trutta*) и атлантического лосося (*S. salar*) [Makhrov et al., 2002, 2005]. Вероятно, именно с этим и связан тот факт, что в настоящее время в Европе носители гаплотипов линии I многочисленны в популяциях Дании: современные датские популяции сига располагаются в пределах этого древнего рефугиума.

В то же время судить о происхождении современных носителей гаплотипов I в популяциях Европейского Севера России довольно сложно. Предки их могли, с одной стороны, сохраняться в локальных небольших рефугиумах в ходе последней трансгрессии ледника, с другой – могли быть полностью вытеснены наступающим ледником и вселиться вновь с запада по мере регрессии ледяного щита. Судя по мозаичному распространению гаплотипов I в пределах рассматриваемой территории, наиболее вероятен первый вариант.

Гаплогруппа III, одна из двух самых распространенных гаплогрупп в популяциях сига водоемов Севера России, скорее всего относится к Североευропейской филогенетической линии. Согласно работе [Østbye et al., 2005] она образует отдельную группу 3-1 и более распространена в водоемах Скандинавского полуострова. Разнообразие вариантов внутри этой группы свидетельствует о ее древности.

Возможно в Европе гаплотипы III также появились с востока. В то же время нельзя отвергать и возможность существования потока расселения сига с запада на восток, тем более что для другого представителя сиговых – ряпушки (*C. albula*), это направление расселения не ставится под сомнение [Боровикова и др., 2016]. В последнем случае мигранты из Северной Европы вдоль берегов Ледовитого океана могли достигать водоемов Сибири.

Вторая широко распространенная гаплогруппа – VI в своем происхождении, несомненно, связана с приледниковыми водоемами в восточной части бассейна современного Балтийского моря. Как видно из сети гаплотипов, она возникла позднее группы III (см. рис. 1). Закономерное изменение частот гаплотипов группы VI свидетельствует о потоке расселения из района Балтики на северо-восток в водоемы беломорского бассейна, о котором имеются многочисленные упоминания в литературе [Новиков, 1951; Правдин, 1954; Сендек, 2012].

Можно предположить, что расселение с запада происходило по линии Финский залив Балтийского моря – оз. Ладожское – оз. Онежское – устье р. Сев. Двина. Большое число гаплотипов разных линий в современных популяциях сига вдоль этой условной линии свидетельствует о смешении разных потоков расселения в этом районе (см. рис. 2).

Следует отметить, что в пределах европейской территории России, по крайней мере во время последнего оледенения, существовали небольшие приледниковые водоемы, которые могли сохраняться между лопастями ледника. В подобном рефугиуме на востоке рассматриваемого региона сохранились предки современной популяции карликового сига нельмушки (*C. l. nelmuschka*). В настоящее время популяция данной рыбы харак-

теризуется высокими частотами гаплотипа IV и его производных, которые в других популяциях крайне низки. Сиг нельмушка отличается не только уникальным генетическим полиморфизмом, но и морфологическими, экологическими, физиологическими особенностями – это эндемик, единственный представитель карликовой формы сига в водоемах европейской территории России [Лебедев, 1982а, б; Borovikova et al., 2007].

В своем происхождении нельмушка, очевидно, связана с вселенцами из Сибири, проникшими на территорию Европы через древнее оз. Коми. Отметим, что с ним связано расселение в Европу и ряпушки [Боровикова, 2009; Borovikova et al., 2013]. По мере отступления последнего ледника представители линии IV расселялись вслед за ним на северо-запад и северо-восток, однако достичь смогли только оз. Онежское и р. Сев. Двина.

В бассейне современной р. Кереть обитают представители еще одной локальной линии сига – VIII. Скорее всего, эта линия возникла в небольшом рефугиуме в пределах современного беломорского бассейна. Можно предположить, что это потомки сига из Беломорского ледникового озера, о существовании которого говорится в работах [Mangerud et al., 2004; Svensen et al., 2004]. Однако здесь возникает противоречие с результатами анализа полиморфизма аллозимов: распространение аллелей ряда локусов свидетельствует о разном происхождении популяций сига Карельского и Зимнего берегов Белого моря [Сендек и др., 2009].

Скорее всего с Беломорским ледниковым озером в своем происхождении связаны популяции Беломоро-Кулойского плато, а представители линии VIII из бассейна р. Кереть сформировались в других водоемах. В целом следует отметить, что для уточнения происхождения сигов востока европейской территории России необходимо исследование полиморфизма их популяций с использованием не только аллозимных, но и митохондриальных маркеров.

Из района р. Кереть прослеживается слабый поток расселения на юго-запад, который прерывается в водоемах бассейна оз. Онежское (см. табл. 3; рис. 2).

Необходимо отметить, что кроме обширного водоема на севере Атлантики и водо-

ема на востоке Балтики, в Центральной Европе могли существовать и другие, менее крупные водоемы-убежища, где, возможно, сформировались линии гаплотипов II, VII и IX. Однако во внутренних водоемах Европейского Севера России представители этих линий не обнаружены; самая восточная точка, где зафиксирован один из них – акватория Балтийского моря (см. табл. 3; рис. 2).

**Закономерности расселения сига в европейских водоемах.** Направление расселения из всех перечисленных рефугиумов несложно предположить: основная траектория перемещения рыб совпадала с направлением отступающего ледникового щита, т. е. движение происходило в северном и северо-западном направлениях. В то же время по системе приледниковых водоемов вдоль края ледника рыбы могли передвигаться и в широтном направлении как на запад, так и на восток.

В этой ситуации кажется логичным, что при освоении определенной территории преимущество должны иметь выходцы из ближайшего источника расселения. Однако полученные данные показывают, что ситуация отличается от предполагаемой. Так, гаплотипы мтДНК, типичные для сига нельмушки (оз. Кубенское), обнаружены только у сигов Онежского озера и у нескольких особей из р. Сев. Двина. В то же время из рефугиума в районе Балтийского моря поток расселения сиговых являлся значительно большим: гаплотипы, происходящие из него, зафиксированы в бассейнах рек Кереть и Сев. Двина. Широко распространилась из этого рефугиума и ряпушка: носители характерной замены в митохондриальном геноме за пределами Балтийского бассейна обнаружены у ряпушки р. Печора и на п-ове Ямал [Боровикова, 2009].

Очевидно, по каким-то причинам выходцы из одних приледниковых рефугиумов способны преодолевать значительные расстояния, и они более успешны в освоении новых территорий, в то время как потенциал к широкому расселению рыб из других рефугиумов намного ниже.

В одной из недавних работ размер временного ареала разных групп пресноводных рыб, а также его широтное и меридиональное положение, связывают с такими факто-

рами, как способность к миграции, особенности формы тела, образа жизни (озерные, речные, озерно-речные формы), необходимого температурного оптимума [Blanchet et al., 2013]. Однако сами же авторы отмечают, что в предложенной ими модели, по-видимому, учтены далеко не все факторы, обуславливающие успех в расселении, и отдельные черты биологии группы нельзя рассматривать как единственное объяснение их способности к широкому распространению.

Причины, определяющие те или иные адаптационные возможности группы рыб, в том числе обуславливающие и способность к широкому расселению, необходимо искать в особенностях ее истории. В частности, существенное значение имеет размер водоема, в котором конкретная популяция сформировалась и обитает (или обитала в прошлом, если рассматривать приледниковые рефугиумы), и из которого начинает свое расселение [Боровикова, Махров, 2014]. Вполне вероятно, что в этом случае проявляется одно из “правил” эволюции: на больших территориях быстрее идут эволюционный прогресс и рост конкурентоспособности, тогда как на малых территориях, в изоляции быстрее происходит появление всевозможных странных, необычных и причудливых форм [Марков, 2010].

Какие особенности обитания в более крупных рефугиумах могут способствовать успеху в расселении? Во-первых, может иметь значение тот факт, что чем крупнее водоем, тем, вероятно, у рыб, его населяющих, развивается большая способность к миграциям. При этом формируется и характерная форма тела, способствующая движению, на которую обращают внимание авторы работ [Алеев, 1957; Blanchet et al., 2013].

Еще одним фактором, который может обуславливать больший успех в расселении рыб из крупных приледниковых водоемов, является число мигрирующих особей. Очевидно, что оно из популяции с большей численностью будет больше, чем из популяции, меньшей по размерам.

Кроме того, определенную роль в снижении способности к расселению могла сыграть адаптация к специфическим условиям обитания в небольших водоемах, о чем может свидетельствовать наличие в популяциях необычных аллелей или гаплотипов мтДНК.

Вполне возможно, что подобная специализация снижала способность адаптации к несколько иным условиям во вновь осваиваемых водоемах, влияла на конкурентоспособность, тем самым ограничивая расселение [Боровикова, Махров, 2014].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, заселение сигом северо-запада европейской территории России представляло собой сложный, растянутый во времени процесс. Современная картина полиморфизма мтДНК сига водоемов рассматриваемого региона окончательно сложилась в ходе отступления последнего ледника 15–10 тыс. л. н. Полученные данные свидетельствуют, что большая часть территории заселена мигрантами с запада, которые шли на восток как огибая Скандинавский полуостров, так и через Балтийский ледниковый водоем. Вероятно, преобладал второй путь движения, поскольку современные популяции сига бассейна Балтики демонстрируют исключительное разнообразие вариантов нуклеотидных последовательностей.

На востоке европейской части России в период отступления последнего ледника центрами расселения стали небольшие водоемы, заселенные потомками мигрантов из Сибири. Однако потоки расселения сига из них на запад оказались настолько слабы, что не могли конкурировать со встречными потоками. Очевидно, на успех в расселении сига из разных рефугиумов существенное влияние оказал размер этих водоемов на момент начала миграции.

Следует отметить также, что в ряде современных водоемов европейской территории России сосуществуют выходцы из разных рефугиумов. Так, например, популяции сига вдоль условной линии Балтийское море (Финский залив) – оз. Ладожское – оз. Онежское – устье р. Сев. Двина имеют сложное происхождение в результате смешения особей, принадлежащих разным филогенетическим линиям.

Авторы работы благодарят за помощь в сборе проб В. С. Артамонову, С. Н. Балдину, Н. В. Бардукова, И. В. Вихрева, Н. В. Гордееву, Е. Е. Ежову, А. А. Махрова, А. П. Новоселова, Ю. С. Решетни-

кова, А. Ю. Рольского, С. Г. Соколова, О. П. Стерлигову, А. Н. Шарова, Ю. Н. Шарову, В. А. Широкова, И. Л. Щурова, В. В. Игнатенко и сотрудников РУЗ Выгского рыбноводного завода, сотрудников Вологодской лаборатории – филиала ГосНИОРХ и Псковского отделения ГосНИОРХ и сотрудников рыбноводного хозяйства ООО “Форват”, а также А. А. Махрова за обсуждение материалов, советы и 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.
- Артамонова В. С. Генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях атлантического лосося (*Salmo salar* L.): автореф. дис. .... канд. биол. наук. М., 2008. 24 с.
- Боровикова Е. А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* Valenciennes Европейского Севера России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.
- Боровикова Е. А. Молекулярно-генетические исследования в решении проблем филогении и филогеографии сиговых рыб (Coregonidae) // *Тр. ИБВВ РАН*. 2016. Вып. 73 (76). С. 46–63.
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сигов Европы: Морфоэкологический подход // *Тр. Карел. науч. центра РАН*. 2013. № 6. Сер. Экологические исследования. С. 105–115.
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Адаптивные возможности популяций и история их формирования: успех в расселении лососевидных рыб зависит от размеров приледниковых рефугиумов // *Любицеские чтения-2014: сб. мат-лов конф.* Ульяновск: УлПГУ, 2014. С. 70–76.
- Боровикова Е. А., Романов В. И., Никулина Ю. С. Морфологические и генетические особенности ряпушки (Coregonidae: *Coregonus* sp.) озера Собачье (плато Путорана) // *Экол. генетика*. 2016. Т. 14, № 3. С. 47–55.
- Кудерский Л. А. История формирования ихтиофауны больших озер бассейна Финского залива // *Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер*. СПб.: АССПИН, 2003. С. 468–474.
- Лебедев В. Г. Происхождение и систематическое положение нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*. 1982а. Вып. 183. С. 58–70.
- Лебедев В. Г. Osteологическая характеристика нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // *Там же*. 1982б. Вып. 190. С. 102–107.
- Маниатис Т., Фрич Э., Самбрук Дж. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 480 с.

- Марков А. В. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель: CORPUS, 2010. 527 с.
- Махров А. А., Болотов И. Н. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1319–1334 [Makhrov A. A., Bolotov I. N. Dispersal routes and species identification of freshwater animals in Northern Europe: A review of molecular evidence // Rus. Journ. Genetics. 2006. Vol. 42, N 10. P. 1101–1115].
- 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.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Сендек Д. С. Внутривидовые родственные связи обыкновенного сига, *Coregonus lavaretus* L. и европейской ряпушки, *Coregonus albula* L. из российской части Финского залива и крупнейших озер бассейна Восточной Балтики // Океанология. 2012. Т. 52, № 6. С. 857–863 [Sendek D. S. Intra-species alliance of the European whitefish *Coregonus lavaretus* L. and vendace *Coregonus albula* L. from the Russian part of the Gulf of Finland and the largest lakes of the eastern Baltic Basin // Oceanology. 2012. Vol. 52, N 6. P. 790–796].
- Сендек Д. С., Новоселов А. П., Студенов И. И., Гуричев П. А. Происхождение сигов Беломоро-Кулойского плато // Мат-лы XI науч. семинара “Чтения памяти К. М. Дерюгина”. СПб.: Кафедра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, 2009. С. 5–24.
- Устюгов А. Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 5 (100). С. 773–783.
- Avise J. C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge; Massachusetts; London, England: Harvard University Press, 2000.
- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16 (1). P. 37–48.
- Behnke R. J. The systematic of salmonid fishes of recently deglaciated lakes // J. Fisheries Res. Board of Canada. 1972. Vol. 29 (6). P. 639–671.
- Bernatchez L., Dodson J. J. Phylogeographic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and its relation to Pleistocene glaciations // Evolution. 1991. Vol. 45 (4). P. 1016–1035.
- Bernatchez L., Dodson J. J. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. Journ. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51 (Suppl. 1). P. 240–251.
- Blanchet S., Reyjol Y., April J., Mandrak N. E., Rodrigues M. A., Bernatchez L., Magnan P. Phenotypic and phylogenetic correlates of geographic range size in Canadian freshwater fishes // Global Ecol. Biogeogr. 2013. Vol. 22 (9). P. 1083–1094.
- 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.
- Borovikova E. A., Alekseeva Ya. I., Schreider M. J., Artamonova V. S., Makhrov A. A. Morphology and genetics of the ciscoes (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // Acta Ichthyol. et Pisc. 2013. Vol. 43 (3). P. 183–194.
- Borovikova E. A., Gordon N. Yu., Sharova J. N., Polotov D. V. Length variation in the mtDNA control region in *Coregonus lavaretus nelmuschka* from Lake Kubbenskoye and related whitefish forms of northwest Russia // Advanc. Limnol. 2007. Vol. 60. P. 59–67.
- Brown J. E., Stepien C. A. Invasion genetics of the Eurasian round goby in North America: tracing sources and spread patterns // Mol. Ecol. 2009. Vol. 18. P. 64–79.
- Ferguson A., Himberg K.-J. M., Svärdsö G. Systematic of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): An electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae // J. Fish Biology. 1978. Vol. 12. P. 221–233.
- Fraser D. J., Bernatchez L. Adaptive evolutionary conservation towards a unified concept for defining conservation units // Mol. Ecol. 2001. Vol. 10, N 12. P. 2741–2752.
- Hansen M. M., Fraser D. J., Als T. D., Mensberg K.-L. D. Reproductive isolation, evolutionary distinctiveness and setting conservation priorities: The case of European lake whitefish and the endangered North Sea houting (*Coregonus* spp.) // BMC Evol. Biol. 2008. Vol. 8. P. 137–153.
- Kohlmann K., Kempter J., Kersten P., Sadowski J. Haplotype variability at the mitochondrial ND-1 gene region of *Coregonus lavaretus* from Polish lakes // Advanc. Limnol. 2007. Vol. 60. P. 47–57.
- Levin B. A., Simonov E. P., Ermakov O. A., Levina M. A., Interesova E. A., Kovalchuk O. M., Malinina Y. A., Mamilov N. S., Mustafaeu N. J., Pulin D. V., Pozdeev I. V., Prostakov N. I., Roubenyan H. R., Titov S. V., Vekhov D. A. Phylogeny and phylogeography of the roaches, genus *Rutilus* (Cyprinidae), at the Eastern part of its range as inferred from mtDNA analysis // Hydrobiologia. 2017. Vol. 788 (1). P. 33–46.
- Makhrov A. A., Skaala O., Altukhov Yu. P. Alleles of *sAAT-1,2\** isoloci in brown trout: Potential diagnostic markers for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe // J. Fish Biol. 2002. Vol. 61. P. 842–846.
- Makhrov A. A., Vespoor E., Artamonova V. S., O'Sullivan M. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: Pioneers from North America // Ibid. 2005. Vol. 67 (Suppl. A). P. 68–79.
- Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka J.-P., Möller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J. I. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quarter. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 1313–1332.
- Mombaerts M., Verreycken H., Volckaert F. A. M., Huyse T. The invasive round goby *Neogobius melanostomus* and tubenose goby *Proterorhinus semilunaris*: two introduction routes into Belgium // Aquatic Invasion. 2014. Vol. 9 (3). P. 305–314.
- Neilson M. E., Stepien C. A. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae:

- Teleostei): Evidence for new cryptic species // *Biol. Journ. Linn. Soc.* 2009. Vol. 96. P. 664–684.
- 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.
- Pielou E. C. *After the Ice Age: The Return of Life to Glaciated North America.* Chicago: University of Chicago Press, 1991. 376 p.
- 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.
- 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. Pleistocene age of spring-spawning cisco, *Coregonus trybomi* // *Nordic Journ. Freshwat. Res.* 1988. Vol. 64. P. 101–112.
- Svendsen J. I., Alexanderson H., Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Funder S., Gataullin V., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Hubberten H. W., Ingólfsson Ó., Jakobsson M., Kjær K. H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J.-P., Lysa A., Mangerud J., Matiouchkov A., Murray A., Möller P., Nieszen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegert C., Siegert M. J., Spielhagen R. F., Stein R. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // *Quarter. Sci. Rev.* 2004. Vol. 23. P. 1229–1271.
- Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Mol. Biol. Evol.* 1993. Vol. 10. P. 512–526.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Ibid.* 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.
- Templeton A. R. Nested clade analyses of phylogeographic data: Testing hypotheses about gene flow and population history // *Mol. Ecol.* 1998. Vol. 7. P. 381–397.
- Zaykin D. V., Pudovkin A. I. Two programs to estimate of  $\chi^2$  values using pseudo-probability tests // *J. Heredity.* 1993. Vol. 84. P. 152.

## Phylogeography of Whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) of North-West Russia

E. A. BOROVIKOVA<sup>1,2</sup>, J. I. MALINA<sup>1</sup>

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

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

The paper elucidates the features of colonization by whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) of water bodies of European Russia in connection with the Pleistocene glaciation events. Based on the data on the frequencies and phylogenetic relationships of mitochondrial DNA haplotypes, a significant role of migrants from the western periglacial refugia was shown. The first large refugium was located in the North Atlantic, and the other was placed in the South-East Baltic. Until the last glaciation, the maximum of which was observed about 20 thousand years ago, there were also migrations from Siberia. However, at present the descendants of these migrants in the water bodies of north-west Russia are not dominant. The size of the refugium may be an important condition for the successful spreading of the whitefish.

**Key words:** whitefish *Coregonus lavaretus*, genetic polymorphism, mitochondrial DNA, phylogeography, periglacial refugium.